

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ТРУДЫ ИНСТИТУТА ОКЕАНОЛОГИИ ИМ. П.П. ШИРШОВА

Том 119

**СТРУКТУРА,
ПУТИ ФОРМИРОВАНИЯ
И РАСПРОСТРАНЕНИЕ
ДОННОЙ ФАУНЫ
ОКЕАНА**



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

Москва 1984

ACADEMY OF SCIENCES OF THE USSR

TRANSACTIONS OF THE P.P. SHIRSHOV INSTITUTE OF OCEANOLOGY

Volume 119

STRUCTURE,
FORMATION AND WAYS
OF THE DISTRIBUTION
OF THE OCEAN
BOTTOM FAUNA

Editors-in-chief

doctor of biological sciences *A.P. Kuznetsov*

candidate of biological sciences *N.G. Vinogradova*

PUBLISHING HOUSE «NAUKA»

Moscow 1984

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ТРУДЫ ИНСТИТУТА ОКЕАНОЛОГИИ

Том 119

СТРУКТУРА, ПУТИ ФОРМИРОВАНИЯ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ ДОННОЙ ФАУНЫ ОКЕАНА

Ответственные редакторы

доктор биологических наук *А.П. Кузнецов*
кандидат биологических наук *Н.Г. Виноградова*

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

Москва 1984

Структура, пути формирования и распространение донной фауны океана. М.: Наука, 1984.

Сборник посвящен исследованиям глубоководной донной фауны различных районов Мирового океана. Особое внимание уделено структуре донной фауны. Приводятся характеристики видового состава населения глубоководных трофических областей. Выясняется роль основных компонентов донной фауны в формировании трофической структуры. Даются общая характеристика и количественная оценка глубоководной донной фауны Тихого океана и некоторых котловин Северо-Западной Атлантики, обсуждаются гидробиологические и исторические предпосылки асимметрии современных батимальных фаун, возможность существования на океанических подводных возвышенностях особой вертикальной зоны — талассобатиали.

Для специалистов в области морской биологии, биогеографов, преподавателей и студентов вузов.

Рецензенты:

Г.М. БЕЛЯЕВ, А.А. НЕЙМАН

ПРЕДИСЛОВИЕ

В течение многих лет в Институте океанологии им. П.П. Ширшова АН СССР разрабатывается теория биологической структуры океана. Это одно из важнейших направлений современной биоокеанологии. Начало разработки этой теории было положено академиком Л.А. Зенкевичем и членом-корреспондентом В.Г. Богоровым. Создание теории биологической структуры океана было проявлением нового подхода к изучению океана как сложной системы взаимосвязанных физических, химических, геологических и биологических процессов. В настоящее время получены крупные обобщения в познании глобальных закономерностей распределения жизни в океане. Биологическая структура проявляется в широтной, циркумконтинентальной и вертикальной биологической зональности, а также в симметрии и асимметрии слагающих ее элементов, в первую очередь районов с повышенной и пониженной биопродуктивностью. Закономерности биологической структуры океана прослеживаются на всех его глубинах как в толще вод, так и на дне.

Особый интерес вызывают сейчас вопросы, связанные с асимметрией в распределении современных фаун и других биологических явлений в океане, еще недостаточно изученные и освещенные в печати. Асимметрия биологической структуры океана определяется не современным распределением абиотических факторов среды, а в первую очередь историей океана и хорошо увязывается в пространственном и временном аспектах с тектоникой литосферных плит, определившей современное положение материков. Особое значение для объяснения наблюдаемых особенностей распространения фаун имеет история формирования Антарктиды — ее отрыв и образование мощного кругового течения в Южном океане в мезозойское время.

В основе меридиональной асимметрии в составе и количественных характеристиках шельфовой и батинальной фаун в низких широтах лежит разнонаправленность крупномасштабных круговоротов поверхностных вод, обуславливающих фаунистическую обедненность шельфов и склонов в тропическом поясе на востоке океанов и приуроченность центров распространения тропических фаун к их западным окраинам. В свою очередь биогеографическая асимметрия во многом определяет источники и районы проникновения видов на большие глубины океана.

В настоящем сборнике представлены статьи сотрудников лаборатории донной фауны океана Института океанологии им. П.П. Ширшова АН СССР, а также специалистов Института биологии южных морей АН УССР и Государственного

океанографического института, посвященные дальнейшему изучению системы организации морского донного населения, прежде, всего населения больших глубин открытого океана, выделению структурных элементов глубоководной фауны — трофических областей, вертикальных фаунистических подразделений открыто океанических поднятий, фауны батимальной зоны и абиссальных котловин, а также районов формирования и путей распространения глубоководного бентоса. Специальное внимание уделено и изучению фауны подводных гор и среднеокеанических хребтов в связи с вопросом о происхождении и путях формирования донной фауны на изолированных поднятиях в открытом океане, которые в некоторых случаях являются районами повышенной биологической продуктивности. Обсуждается правомочность выделения талассобатиали как особой вертикальной зоны.

УДК 574.9:591.9 (26)

ГИДРОБИОЛОГИЧЕСКИЕ И ИСТОРИЧЕСКИЕ ПРЕДПОСЫЛКИ АСИММЕТРИИ СОВРЕМЕННЫХ БАТИАЛЬНЫХ ФАУН

О.Н. Зезина

Асимметрия биологических явлений, как и их симметрия, — неотъемлемые свойства биологической структуры океана в понимании Л.А. Зенкевича и В.Г. Богорова [Зенкевич, 1948; Богоров, Зенкевич, 1966; Беляев и др., 1973; Виноградова, 1976, 1980].

Симметрия биологических явлений по отношению к экватору, в основе которой лежит климатическая зональность, наблюдается как в экологическом, так и в фаунистическом аспектах. Искажения симметрии биогеографической широтной зональности наиболее подробно проанализированы К.В. Беклемишевым [1969] на примере распространения пелагических организмов. Анализ причин, вызывающих искажения биогеографической симметрии в бентали на шельфах и склонах, был впервые выполнен на современных брахиоподах [Зезина, 1973, 1975б, 1976, 1978, 1979, 1981а, б]. Теоретическое обсуждение явления асимметрии широтных зон на шельфе привело В.Н. Семенова [1977] к составлению оригинальной широтно-зональной номенклатуры. Позднее Т.С. Расс, анализируя явления широтно-зональной симметрии и асимметрии ихтиофауны, предложил именовать их аксиальными в связи с тем, что они отражают особенности "структуры океана вдоль оси нашей планеты" [Расс, 1980, с. 783].

Основные нарушения аксиальной, или амфиэкваториальной, симметрии фаунистических широтных поясов как в сублиторали, так и в батии проявляются в неодинаковой степени смещения этих поясов к северу и к югу от экватора (рис. 1). В южном полушарии широтные фаунистические пояса более раздвинуты, чем в северном, где они в значительной степени перекрывают друг друга. Это нарушение фаунистической симметрии связано с искажением симметрии гидрологических круговоротов, в основе которого лежит неравномерное распределение суши и моря по отношению к экватору. Такое распределение, реально существующее в настоящем, судя по данным глобальной тектоники [Дик, Холден, 1974; Городницкий и др., 1978], является следствием исторического прошлого нашей планеты.

Рассмотрение явлений симметрии и асимметрии по отношению к меридиональной оси океана Л.А. Зенкевич [1948] называл меридиональным аспектом, а Т.С. Расс [1980] предложил именовать трансверсальным, как отражающим сопоставления поперек земной оси.

В основе нарушений меридиональной, или трансверсальной, симметрии биологической структуры океана лежат такие планетарные явления, как вращение Земли, сила Кориолиса, конфигурация суши и разнонаправленность гомологичных крупномасштабных круговоротов поверхностных вод у западных и восточных берегов одного и того же океана (см. рис. 1). Эти явления, обеспечивая

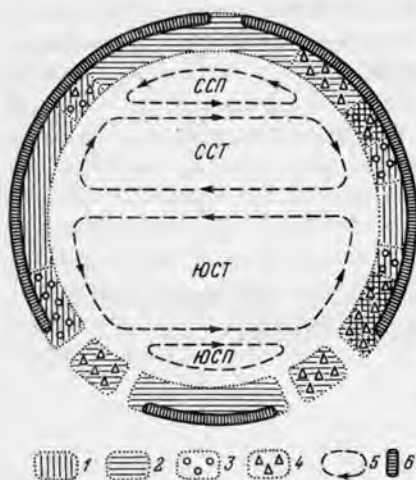


Рис. 1. Схема нарушений пространственной симметрии широтных фаунистических поясов на шельфах и склонах 1 — тропический пояс; 2 — арктобореальный и нотально-антарктический; 3 — северный и южный субтропические; 4 — низкобореальный и нотальный; 5 — основные круговороты поверхностных вод (ССП — северный субполярный, ССТ — северный субтропический, ЮСТ — южный субтропический, ЮСП — южный субполярный); 6 — суша

отгон поверхностных вод с востока на запад, стационарные подъемы вод (апвеллинги) и вынос к поверхности биогенных элементов преимущественно в восточных районах тропической зоны, создают различия продукционных характеристик на западе и востоке Тихого и Атлантического океанов. Эти различия, выраженные в различиях количественных оценок планктона, были отмечены в работах

Е. Гентшеля [Hentschel, 1933, 1936, 1942], В.Г. Богорова, Л.А. Зенкевича [1966], В.Г. Богорова [1967], а в последнее время получили биоценотическое толкование [Виноградов, Воронина, 1979].

Отражение меридиональной продукционной асимметрии планктона на донном населении было впервые обнаружено при исследовании количественного распределения и трофической структуры глубоководного бентоса Тихого океана [Филатова, 1969; Соколова, 1969, 1976а, б; Беляев и др., 1973]. Что же касается биогеографической асимметрии, т.е. нарушения зеркальности по качественному составу населения, то она запечатлена во многих схемах фаунистического и флористического районирования морей: разнокачественность морских фаун и флор на западе и востоке Тихого и Атлантического океанов, а также сдвиг широтных зон от экватора к полюсам на востоке этих океанов, безусловно, следует рассматривать как проявление меридиональной биогеографической асимметрии, не всегда осознанной составителями схем с точки зрения представлений о биологической структуре океана. Обедненность качественного состава морского населения на востоке Тихого океана также неоднократно отмечалась биогеографами, будучи противопоставлена богатству шельфового населения Западной Пацифики. Для бентали эти различия принято объяснять существованием восточноокеанского биогеографического барьера [Дьяконов, 1950, 1955; Ekman, 1953; Briggs, 1974]. Однако качественное обеднение населения Восточной Пацифики и в пелагиали [Беклемишев, 1969] доказывает, что дело здесь не только в разобщенности шельфов.

Явления меридиональной биогеографической асимметрии наглядно выражены в распространении современных брахиопод. Помимо таких особенностей асимметрии, как расширенность и большая территориальная разобщенность фаунистических широтных поясов на востоке в сравнении с западом, обращают на себя внимание различия в обилии и составе западных и восточных тепловодных видов (рис. 2), а также большая заглубленность западных тропических фаун по сравнению с восточными (рис. 3—6).

Обедненность тропических фаун на востоке всех трех океанов в большей мере выражена на замковых, чем на беззамковых брахиоподах. Это может быть связано с двумя обстоятельствами. Во-первых, среди беззамковых больше мелководных видов, чем среди замковых. Поэтому высокое расположение нижней границы поверхностных вод на востоке океанов [Sverdrup et al., 1942] оказывается для замковых существенным ограничением, а для беззамковых препятствием не является. Во-вторых, подъем вод и связанное с этим массовое развитие

фитопланктона создают на востоке океанов неблагоприятные условия для обитания замковых брахиопод, которые не выносят высокой концентрации взвеси и особенно живых растительных клеток [McCammon, 1969]. Для беззамковых брахиопод, имеющих специальные защитные приспособления к высокой концентрации взвеси, фитопланктон, как известно [Chuang, 1959, 1960], служит объектом питания, поэтому беззамковые (лингулиды и дисциниды) населяют даже районы апвеллингов.

Таким образом, в основе меридиональной биогеографической асимметрии низкоширотных фаун обнаруживаются экологические факторы, связанные со структурой и продуктивностью прибрежных вод, которые в свою очередь определяются системой поверхностных течений.

По данным о скорости осадконакопления и распространении микрофоссилий в океанских осадках [Лисицын, 1974; Лисицын и др., 1980], а также по теоретическим выкладкам, основанным на данных глобальной тектоники, система экваториальных течений менее других претерпевала изменения на протяжении истории существования океанов (по крайней мере, с середины мезозойской эры), и следовательно, можно предполагать, что экологические факторы, обеспечивающие сейчас меридиональную асимметрию тропических фаун, достаточно длительное время воздействовали на эти фауны сходным образом в одном и том же направлении. В частности, для замковых брахиопод, как, вероятно, и для некоторых других морских организмов, в течение мезозоя и кайнозоя исключалась возможность расположения центров распространения низкоширотных фаун на востоке океанов, и эти центры формировались на западных шельфах и склонах. Многовековые широтные колебания экваториальной зоны, вызывая перемещения апвеллингов по меридиану, в течение длительного времени, очевидно, играли роль элиминирующего фактора для тепловодных фаун на востоке океанов. Фаунистическое обеднение восточной части Тихого океана, отмеченное для некоторых групп морских организмов и названное Дж. К. Бриггсом [Briggs, 1974] "faunistical gap", возможно, отчасти является результатом именно такой многовековой элиминации.

Вследствие преимущественной направленности переноса теплых поверхностных вод с востока на запад расселение тропических брахиопод (как и других морских организмов) с западных шельфов на восточные в пределах одного и того же океана затруднено и в периоды отсутствия сухопутных преград источниками пополнения восточных тропических фаун становятся западные тропические фауны соседних, восточнее расположенных океанов. Преимущественная направленность глобальных трансокеанических миграций тепловодных фаун с востока на запад (в противоположность южным холодноводным) была отмечена Г.Б. Феллом [Fell, 1967a, b] на примере ископаемых иглокожих мелового периода, но позднее это соображение не принималось во внимание биогеографами вплоть до получения сходных результатов по современным брахиоподам [Зезина, 1975б, 1978, 1979, 1981a] и стебельчатым лилиям [Roux, 1978, 1979].

Обмен тропическими видами между западной частью Тихого океана и Индийским океаном в настоящее время возможен и осуществляется через проливы Зондского архипелага. Реальным выражением этого обмена служат, в частности, индо-западнотихоокеанские ареалы многих тропических видов морских беспозвоночных. Однако наличие многочисленных западно-тихоокеанских видов, не встреченных в Индийском океане, предполагает существование некоторой биогеографической преграды между западной частью Тихого океана и восточной частью Индийского. Эта преграда, которую можно назвать индо-вестпафической, подразумевается авторами всех биогеографических схем, в которых по Зондскому архипелагу проведена граница любого ранга, однако природа этой преграды до сих пор оставалась невыясненной. Судя по тому, что из брахиопод индо-западнотихоокеанские ареалы имеют только беззамковые, можно пред-

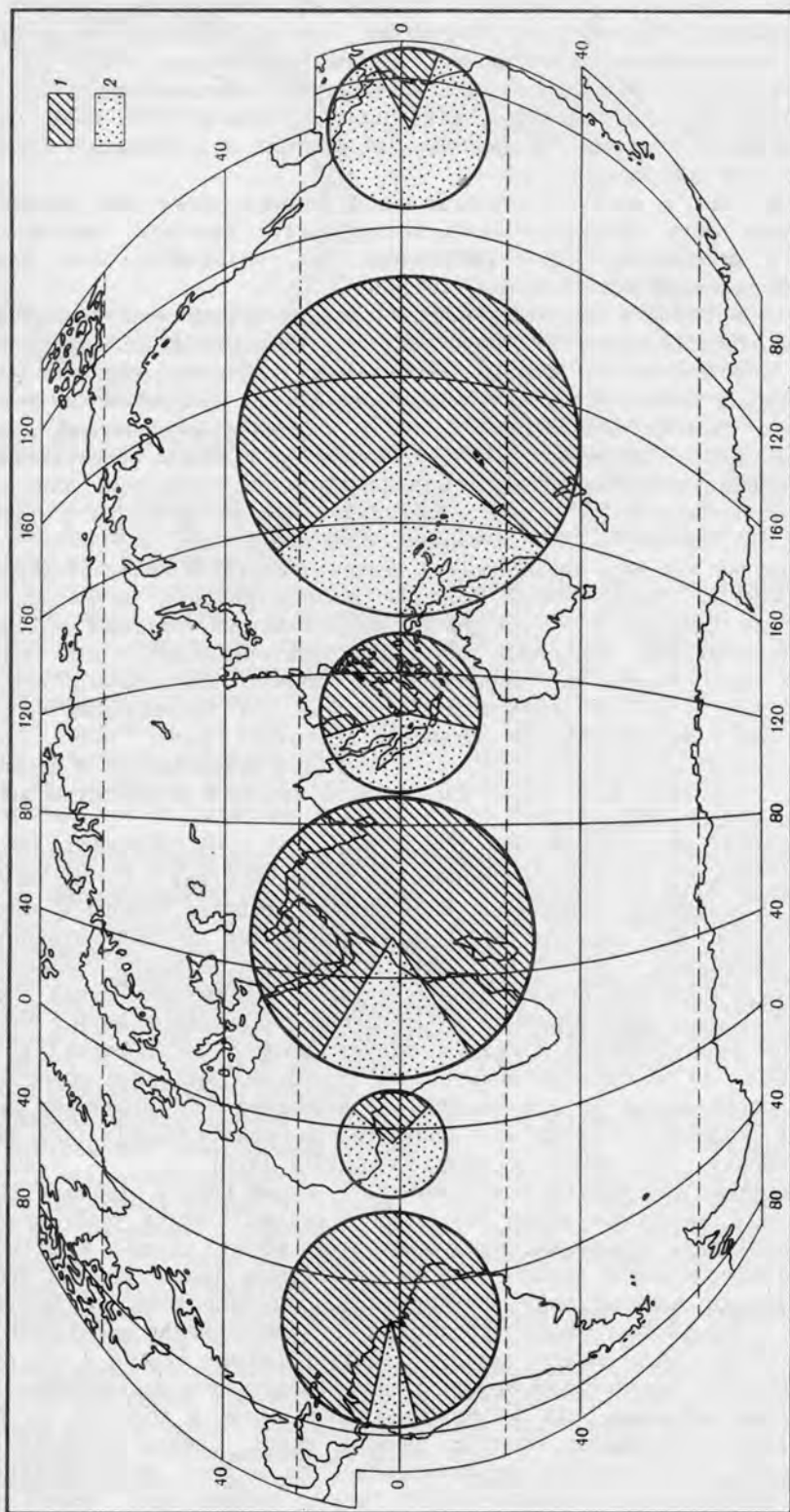


Рис. 2. Обилие и соотношение видов замковых и беззамковых брахиопод в фауне тропического пояса на западе и востоке осканов

1 — замковые; 2 — беззамковые. Площади кругов пропорциональны

количеству видов: наименьшему кругу соответствуют 4 вида, наибольшему — 35 видов

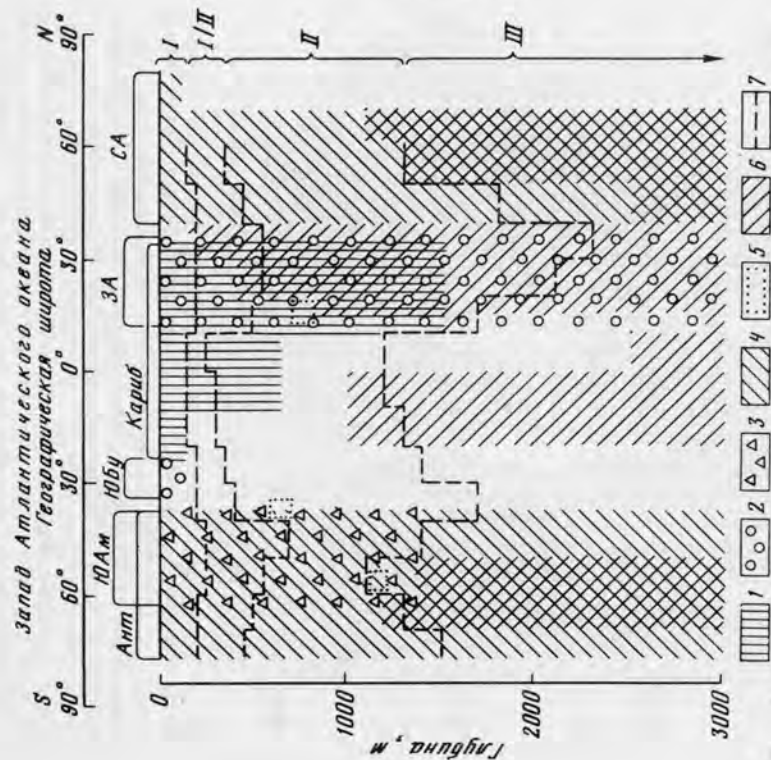


Рис. 5. Схема распространения по вертикали географических элементов фауны брахиопод на шельфах и склонах западной части Атлантического океана

Элементы фауны (Анти — антарктический, ЮАм — южно-американский, ЮБУ — южно-бразильско-уругвайский, Кариб — карибский, 3А — западно-атлантический, СА — североатлантический) в составе фаунистических широтных поясов: 1 — тропического; 2 — северного и южного субтропического; 3 — арктического; 4 — арктического; 5, 6, 7 см. рис. 3.

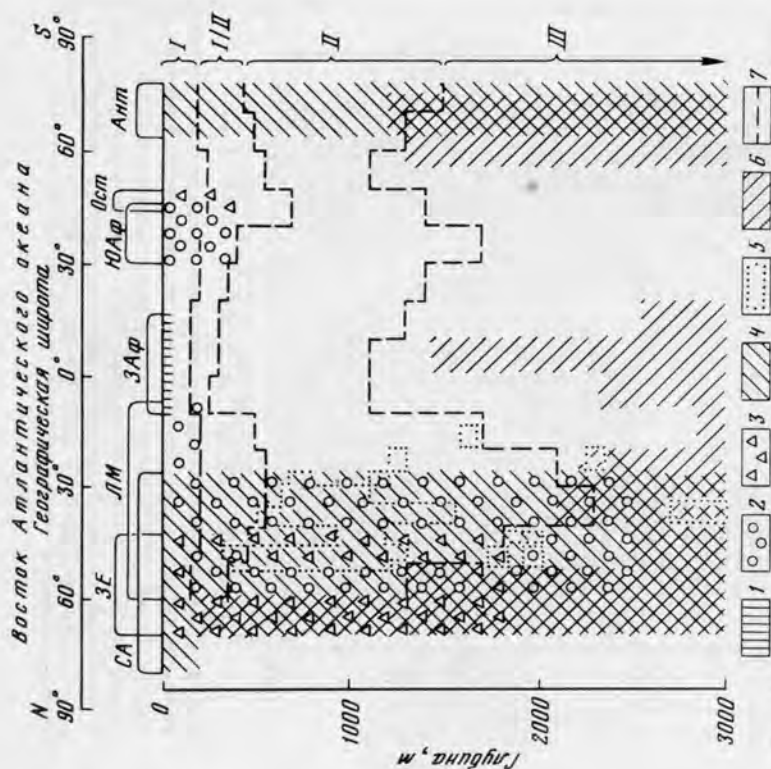


Рис. 6. Схема распространения по вертикали географических элементов фауны брахиопод на шельфах и склонах восточной части Атлантического океана

Элементы фауны (СА — североатлантический, 3А — западно-африканский, ЛМ — лузитано-мавританский, 3АФ — западно-африканский, Анти — островные южного океана, Анти — атлантический) в составе фаунистических широтных поясов: 1 — тропического; 2 — северного и южного субтропического; 3 — низкобореального и тотального; 4 — бореального и антарктического; 5, 6, 7 см. рис. 3.

полагать, что природу индо-восточноафриканской преграды составляют именно гидрологические и продукционные различия, которые существенны для замковых брахиопод и несущественны для беззамковых и которые лежат в основе меридиональной биогеографической асимметрии фауны.

Различия гидрологической и продукционной обстановки на западе и востоке одного и того же океана в пределах тропического пояса, по-видимому, служат одной из причин существования и таких хорошо известных меридиональных фаунистических барьеров, как срединно-атлантический и восточно-тихоокеанский. Это соображение не исключает, а лишь дополняет, развивает и конкретизирует представления о физической природе меридиональных фаунистических преград, объясняемых ранее только пространственной разобщенностью тропических шельфов. Вопросы переноса личинок донных беспозвоночных через океан в низких широтах подробно рассмотрены в работах Р. Шелтемы [Scheltema, 1966a, b, 1968, 1970, 1971, 1972, 1973, 1974, 1977]. На брахиоподах обособленность западных и восточных тропических фаун выражена максимально: ни в Тихом, ни в Атлантическом океанах нет ни одного тропического вида с амфиокеаническим ареалом. Между тем возможности трансокеанического переноса личинок в Атлантике доказана на примере зоантарий, полихет, двусторчатых моллюсков, брюхоногих моллюсков, сипункулид, иглокожих, а на брахиоподах такие случаи известны для атлантических видов северного субтропического пояса. В тропиках Атлантического океана меридиональная разобщенность фаун замковых брахиопод может быть объяснена структурно-гидрологическими особенностями биотопов, приспособленностью видов к определенному диапазону продукционных характеристик биотопа, а также преимущественным переносом поверхностных вод с востока на запад, при котором пополнение восточной тропической фауны с запада затруднено, а пополнение западной фауны с востока неэффективно из-за обедненности восточной тропической фауны.

Итак, система океанских течений создает условия, способствующие обогащению видами западных тропических шельфов и склонов и обеднению восточных. При этом расположенные на западе фаунистические центры имеют ограниченные возможности для расселения видов. Вопрос о том, как эти возможности реализуются, решается лишь при комплексном историко-географическом анализе отдельных систематических групп морских животных с использованием палеонтологических данных. До последнего времени наиболее подробно в этом отношении были изучены морские ежи, морские звезды и офиуры [Ekman, 1935, 1946; Дьяконов, 1950, 1955], а в последнее время — рыбы [Rosenblatt, 1967; Briggs, 1974; Расс, 1975], брахиоподы [Зезина, 1975b, 1977, 1979, 1981b], головоногие моллюски [Несис, 1975, 1982] и морские лилии [Roux, 1978, 1979].

Асимметрия распространения тропических фаун в глубину определяет важные исторические особенности формирования глубоководного донного населения. В низких широтах эврибатные батимально-абиссальные виды встречаются с западными тропическими сублиторально-батимальными видами в промежуточных водах, а в высоких широтах — с холодноводными эврибатными видами в промежуточных и глубинных водах (см. рис. 3, 4). Эти районы бентали Мирового океана можно рассматривать как наиболее благоприятные для проникновения мелководных видов на большие глубины (рис. 7). Эти же районы, по-видимому, благоприятны и для формирования глубоководных эндемиков, так как они расположены вблизи богатых сублиторально-батимальных фаунистических центров. Особенностью Атлантического океана является глубокое опускание вниз по склону видов северного субтропического пояса (см. рис. 5, 6). Это обеспечивает дополнительный (субтропический) источник пополнения глубоководной североатлантической фауны, определяет ее самобытность и предполагает заселение больших глубин северной части Атлантического океана не только с запада, но и с востока. В Индийском океане смещения мелководных и глубо-

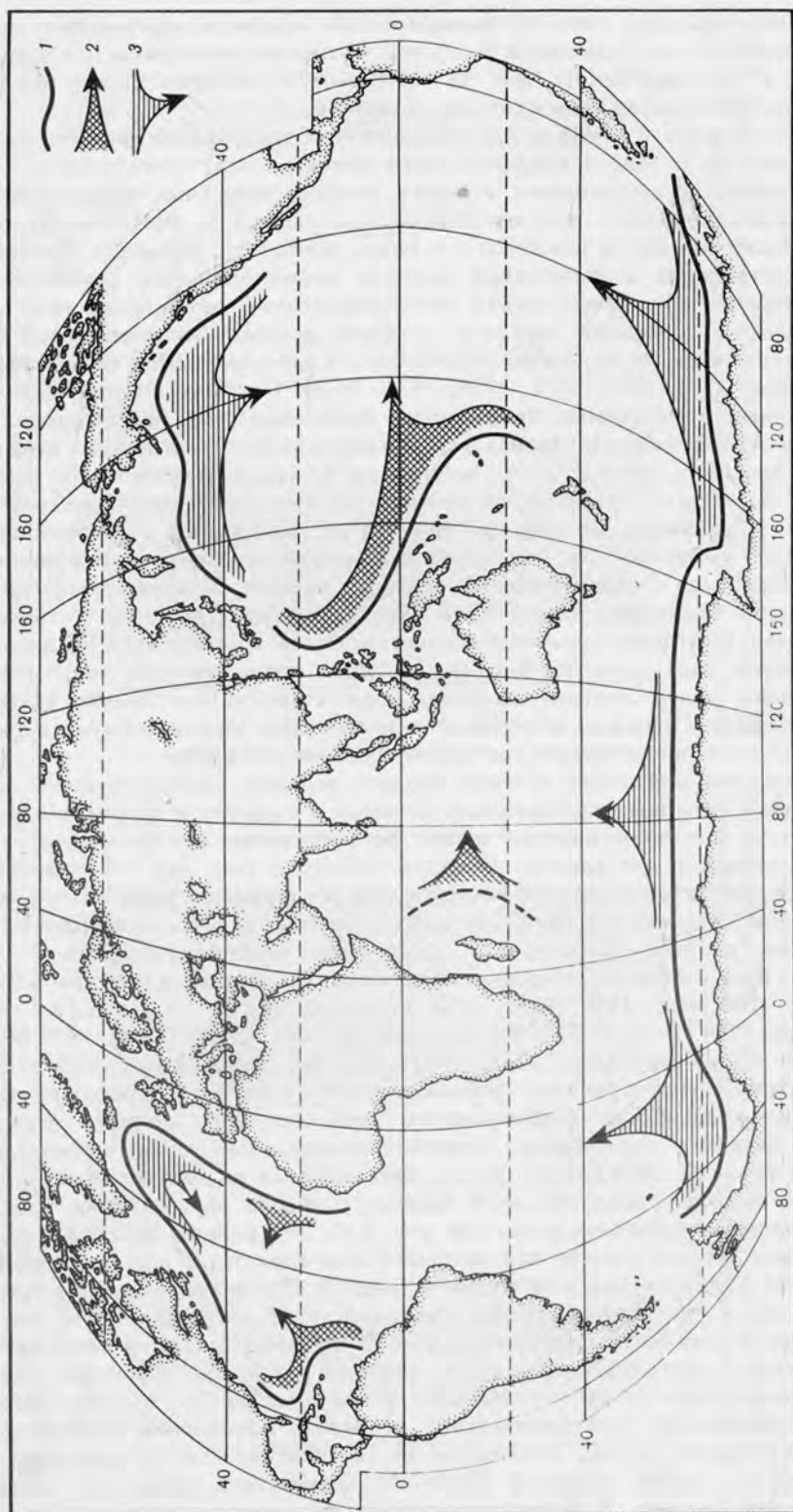


Рис. 7. Районы батнаги благоприятные для проникновения мелководных видов в глубины океана (1) и предполагаемые направления вселения фаун в абиссаль представителей низкоширотных (2) и высокоширотных (3)

ководных видов на склонах Африканского континента не наблюдается, и если предполагать аналогию с другими океанами, то вселение донной фауны с шельфов на большие глубины вероятнее всего ожидать на склонах островов и подводных поднятий в западной и центральной частях океана.

Динамика поверхностных и промежуточных вод [Sverdrup et al., 1942; Reid, 1965; Stewart, 1969; Бурков, 1980; Кукса, Михайличенко, 1975; Кукса, 1978; Цуногаи, Харада, 1981] способствует распространению донных животных с холодноводных шельфов на высокоширотные участки ложа, а также из тропической батнали на западе океанов в абиссальную зону. Возможно, существование именно этих двух типов источников заселения глубин, впервые указанных С. Экманом [Ekman, 1953] и подтвержденных позднее результатами исследований на отдельных систематических группах глубоководного бентоса [Kussakin, 1973; Зезина, 1975a; Hessler, Thistle, 1975; Миронов, 1980], является одним из главных факторов, определяющих биогеографическую неоднородность глубоководного населения дна, трехзональная структура которого выявлена Н.Г. Виноградовой [1956, 1977] в схеме биогеографического районирования абиссали по бентосу.

Таким образом, биогеографическая асимметрия океанов, с одной стороны, отражает ту экологическую ситуацию, которая существует в океанах в настоящее время, а с другой стороны, являясь продуктом их исторического прошлого, определяет процесс формирования фаун.

ЛИТЕРАТУРА

- Беклемишев К.В. Экология и биогеография пелагиали. М.: Наука, 1969, 291 с.
- Белчев Г.М., Виноградова Н.Г., Левенштейн Р.Я. и др. Закономерности распределения глубоководной донной фауны в свете развития идеи о биологической структуре океана. Океанология, 1973, т. 13, N 1, с. 149—157.
- Богоров В.Г. Биомасса зоопланктона и продуктивные районы Тихого океана. В кн.: Планктон. М.: Наука, 1967 (Тихий океан. Биология Тихого океана), с. 221—229.
- Богоров В.Г., Зенкевич Л.А. Биологическая структура океана. В кн.: Экология водных организмов. М.: Наука, 1966, с. 3—14.
- Бурков В.А. Общая циркуляция Мирового океана, Л.: Гидрометеиздат, 1980, 253 с.
- Виноградова М.Е., Воронина Н.М. Развитие сообщества океанической пелагиали. В кн.: Ученые советской океанологии: Материалы I съезда сов. океанологов. М.: Наука, 1979, с. 50—63.
- Виноградова Н.Г. Зоогеографическое районирование абиссали Мирового океана. ДАН СССР, 1956, т. 111, N 1, с. 195—198.
- Виноградова Н.Г. Большой лик океана. — Природа, 1976, N 11, с. 94—105.
- Виноградова Н.Г. Донная фауна абиссали и ультраабиссали. — В кн.: Биологическая структура океана. М.: Наука, 1977, с. 281—298. (Океанология. Биология океана; Т. 1).
- Виноградова Н.Г. Учение академика Л.А. Зенкевича о биологической структуре океана. Океанология, 1980, т. 20, N 5, с. 766—773.
- Городницкий А.М., Зонешаин Л.П., Мирлин Е.Г. Реконструкции положения материков в фанерозое (по палеомагнитным и геологическим данным). М.: Наука, 1978, 122 с.
- Дик Р., Холдей Дж. Распад Пангеи. В кн.: Новая глобальная тектоника. М.: Мир, 1974, с. 315—329.
- Дьяконов А.М. Фауна иглокожих Малайского архипелага и ее связь с прошлым и настоящим Мирового океана. Тр. МОИП, 1950, т. 70, вып. 4, с. 109—126.
- Дьяконов А.М. Об амфиокеаническом распространении иглокожих. В кн.: Сборник памяти Л.С. Берга. М.: Изд-во АН СССР, 1955, с. 449—462.
- Зезина О.Н. Биогеографическое районирование батнали океана по брахиоподам. Тр. ВНИРО, 1973, т. 84, с. 166—180.
- Зезина О.Н. Глубоководные брахиоподы из юго-восточной части Тихого океана и моря Скотия. Тр. ИОАН СССР, 1975a, т. 103, с. 245—258.
- Зезина О.Н. Об амфиокеанических различиях современных тепловодных шельфовых фаун на примере брахиопод. — В кн.: Тез. докл. 21-й сес. Всесоюз. палеонтол. о-ва. Л.: ВСЕГЕИ, 1975b, с. 14—16.
- Зезина О.Н. Биография батнали океана по данным о распространении современных брахиопод. В кн.: Международная география-76. М.: МГУ, 1976, вып. 3, с. 44—47.
- Зезина О.Н. Биогеографическая структура батнали современного океана по брахиоподам и пути формирования кайнозойских шельфовых фаун. — В кн.: Тез. докл. 3-й Всесоюз. конф. по мезо-зойским брахиоподам (Харьков, 1977). Харьков: Харьков. ун-т, 1977, с. 16—19.

- Зезина О.Н. О симметрии и ее нарушениях в широтной зональности фауны шельфов Мирового океана на примере брахиопод. — В кн.: Закономерности распределения и экологии прибрежных биоценозов (Сов.-амер. симпоз. по программе "Биол. продуктивность и биохимия Мирового океана". Ленинград, 1976). Л.: Зоол. ин-т АН СССР, с. 45—47, 1978.
- Зезина О.Н. О формировании современной фауны брахиопод на шельфах и склонах Мирового океана. — Бюл. МОИП. Сер. биол., 1979, т. 84, N 5, с. 52—59.
- Зезина О.Н. О причинах амфиокеанических различий современных тепловодных шельфовых фаун на примере брахиопод. — В кн.: Палеонтология, палеобιοгеография и мобилизм. Магадан: ДВНЦ АН СССР, 1981а, с. 161—166. (Тр. 21-й сесс. Всесоюз. палеонтол. о-ва, 1975).
- Зезина О.Н. О формировании современной фауны брахиопод на шельфах и склонах Тихого океана. — В кн.: Биология больших глубин Тихого океана. Владивосток, 1981б, с. 18—21.
- Зенкевич Л.А. Биологическая структура океана. — Зоол. журн., 1948, т. 27, N 2, с. 113—124.
- Кукса В.И. Атлас промежуточных и подповерхностных промежуточных вод Мирового океана. М.: Гидрометеиздат, 1978. 83 с.
- Кукса В.И., Михайличенко Ю.Г. Крупномасштабные особенности распространения промежуточных вод Мирового океана. — ДАН СССР, 1975, т. 223, N 6, с. 1459—1462.
- Лисицын А.П. Осадкообразование в океанах. М.: Наука, 1974. 438 с.
- Лисицын А.П. Процессы океанской седиментации. М.: Наука, 1978. 392 с.
- Лисицын А.П., Богданов Ю.А., Левитан М.А. и др. История мезозойско-кайнозойской седиментации в Мировом океане. — В кн.: Геологическая история океана. М.: Наука, 1980, с. 407—427. (Океанология. Геология океана).
- Миронов А.Н. Два пути формирования глубоководной фауны морских ежей. — Океанология, 1980, т. 20, N 4, с. 703—708.
- Несис К.Н. Сравнение фаун головоногих моллюсков по обе стороны Центральной Америки. — В кн.: Моллюски, их система, эволюция и роль в природе. Л.: Наука, 1975, с. 156—158.
- Несис К.Н. Зоогеография Мирового океана: сравнение зональности пелагиали и регионального членения шельфа (по головоногим моллюскам). — В кн.: Морская биогеография. М.: Наука, 1982, с. 114—134.
- Расс Т.С. Научные проблемы исследований Американского Средиземного моря и некоторые обобщения полученных новых данных. — Тр. ИОАН СССР, 1975, т. 100, с. 7—24.
- Расс Т.С. Симметрия и асимметрия ихтиофауны океана. — Океанология, 1980, вып. 5, с. 783—791.
- Семенов В.Н. Биогеографическая широтно-зональная номенклатура прибрежной морской биоты. — Океанология, 1977, т. 17, вып. 1, с. 142—152.
- Соколова М.Н. Закономерности распределения глубоководных донных беспозвоночных в зависимости от способа и условий их питания. — В кн.: Глубоководная донная фауна и плейстон. М.: Наука, 1969, с. 182—201. (Тихий океан. Биология Тихого океана; Кн. 2).
- Соколова М.Н. Трофическая зональность глубоководного макробентоса как элемент биологической структуры океана. — Океанология, 1976а, т. 16, N 2, с. 336—342.
- Соколова М.Н. Крупномасштабное районирование океана по трофической структуре глубоководного макробентоса. — Тр. ИОАН СССР, 1976б, т. 99, с. 19—30.
- Степанов В.Н. Мировой океан. М.: Знание, 1974. 255 с.
- Филатова З.А. Количественное распределение глубоководной донной фауны. — В кн.: Глубоководная фауна и плейстон. М.: Наука, 1976, с. 206—216. (Тихий океан. Биология Тихого океана; Кн. 2).
- Цуногаи С., Харада К. Процессы трансформации морской воды и циркуляция вещества, сопровождающие крупномасштабную циркуляцию вод в океане. — Кайё караку, Mar. Sci. Month., 1981, vol. 13, N 8, p. 541—545 (на яп. яз.).
- Briggs J.C. Marine zoogeography. N.Y.: McGraw-Hill, 1974. 475 p.
- Chuang S.H. The structure and function of the alimentary canal in *Lingula unguis* (L.) (Brachiopoda). — Proc. Zool. Soc. London, 1959, vol. 132, p. 283—311.
- Chuang S.H. An anatomical, histological and histochemical study of the gut of the brachiopod *Crania anomala*. — Quart. J. Microsc. Sci., 1960, vol. 101, p. 9—18.
- Ekman S. Tiergeographie des Meeres. Leipzig: Akad. Verlagsgesellschaft, 1935. 512 S.
- Ekman S. Zur Verbreitungsgeschichte der Warmwasserinsekten im Stillen Ozean (Asteroidea, Ophiuroidea, Echinoidea). — Nova acta Regiae soc. sci. upsal. Ser. 4, 1946, vol. 14, N 2, p. 1—42.
- Ekman S. Zoogeography of the sea. L.: Sedgwick and Jackson, 1953. 417 p.
- Fell H.B. Resolution of Coriolis parameters for former epochs. — Nature, 1967а, vol. 214, N 5094, p. 1192—1198.
- Fell H.B. Cretaceous and tertiary surface currents of the oceans. — Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev., 1967b, vol. 5, p. 317—341.
- Hentschel E. Das Pelagial der obersten Wasserschicht. — Wiss. Engeb. Dt. Atlant. Exped. "Meteor" (1925—1927), 1933, Bd. 11, Hauptteil I, S. 1—168.
- Hentschel E. Allgemeine Biologie des sudatlantischen Ozeans. — Wiss. Ergeb. Dt. Atlant. Exped. "Meteor" (1925—1927), 1936, Bd. 11, Hauptteil 2/4, S. 169—344.
- Hentschel E. Eine biologische Karte des Atlantischen Ozeans. — Zool. Anz., 1942, Bd. 137, N 7/8, S. 103—123.

- Hessler R.R., Thistle D. On the place of origin of deep-sea isopods. — *Mar. Biol.*, 1975, vol. 32, N 2, p. 155—165.
- Kussakin O.G. Peculiarities of the geographical and vertical distribution of marine isopods and the problem of deep-sea fauna origin. — *Mar. Biol.*, 1973, vol. 23, N 1, p. 19—34.
- McCammon H.M. The food of articulate brachiopods. — *J. Paleontol.*, 1969, vol. 43, N 4, p. 976—985.
- Reid J.L. Intermediate waters of the Pacific ocean. Baltimore: John Hopkins press, 1965. 85 p.
- Rosenblatt R.H. Zoogeographic relationships of the marine shore fishes of tropical America. — *Stud. Trop. Oceanogr.*, 1967, vol. 5, p. 579—592.
- Roux M. Ontogenèse et evolution des Crinoides pédoncules depuis le Trias. Implications océanographiques: Thèse/Univ. Paris. Orsay, 1978. 167 p.
- Roux M. Un exemple de relation étroite entre la géodynamique des océans et l'évolution des faunes benthique bathyales et abyssales: L'histoire des Crinoides pédonculés du Mésozoïque à l'Actuel. — *Bull. Soc. géol. France*, 1979, t. 21, N 5, p. 613—618.
- Scheltema R.S. Evidence for trans-Atlantic transport of Gastropod larvae belonging to the genus *Cymatium*. — *Deep-Sea Res.*, 1966a, vol. 13, p. 83—95.
- Scheltema R.S. Trans-Atlantic dispersal of veliger larvae from shoal-water benthic Mollusca. — In: Second Intern. oceanogr. Congr. (Moscow), Abstr. Moscow, 1966b, N 375, p. 320.
- Scheltema R.S. Dispersal of larvae by equatorial ocean currents and its importance to the zoogeography of shoal-water tropical species. — *Nature*, 1968, vol. 217, N 5134, p. 1154—1162.
- Scheltema R.S. The frequency of long-distance larval dispersal and the rate of gene-flow between widely separated populations of sipunculas. — In: Proc. Intern. Symp. on the biology of the Sipuncula and Echiura (Kotor, 1970). Kotor, 1970, p. 199—210.
- Scheltema R.S. Larval dispersal as a means of genetic exchange between geographically separated populations of shallow-water benthic marine gastropods. — *Biol. Bull.*, 1971, vol. 140, N 2, p. 284—322.
- Scheltema R.S. Eastward and westward dispersal across the Tropical Atlantic ocean of larvae belonging to the genus *Bursa* (Prosobranchia, Mesogastropoda, Bursidae). — *Intern. Rev. gesamt. Hydrobiol.*, 1972, Bd. 57, N 6, S. 863—873.
- Scheltema R.S. Dispersal of the protozoan *Folliculina simplex* Dons (Ciliophora, Heterotricha) throughout the North Atlantic ocean on the shells of gastropod veliger larvae. — *J. Mar. Res.*, 1973, vol. 31, N 1, p. 11—20.
- Scheltema R.S. Relationship of dispersal to geographical distribution and morphological variation in the polychaete family Chaetopteridae. — *Thalassia jugosl.*, 1974, sv. 10, N 1/2, s. 297—312.
- Scheltema R.S. Dispersal of marine invertebrate organisms: Paleobiogeographic and biostratigraphic implications. — In: Concepts and methods of biostratigraphy. Stoudsburg (Pa), 1977, p. 73—108.
- Stewart R.W. The atmosphere and the ocean. — *Sci. Amer.*, 1969, vol. 221, N 3, p. 76—86.
- Sverdrup H.U., Johnson M.W., Fleming R.H. The oceans, their physics, chemistry and general biology. N.Y.: Prentice-Hall, 1942, 1087 p.

HYDROBIOLOGICAL AND HISTORICAL REASONS FOR FAUNISTIC ASYMMETRY IN THE BATHYAL ZONE

O.N. Zezina

Summary

Biogeographic asymmetry reflects the recent ecological situation, depends on the history of the Earth and determines the distribution process of bottom fauna at the shelves and the slopes in the World Ocean. Bathyal regions, where shallow species meet deep-sea ones in low latitudes at the West of the Oceans and in high latitudes at the North and the South, are considered as the most suitable regions for the shallow species to penetrate the deep sea.

УДК 577. 472(265)

К ХАРАКТЕРИСТИКЕ ГЛУБОКОВОДНОЙ ДОННОЙ ФАУНЫ ЭКВАТОРИАЛЬНОЙ ЗОНЫ ТИХОГО ОКЕАНА

Е.П. Турпаева

В настоящей работе рассматривается состав донной фауны из экваториальной части центрального района Тихого океана. Работа выполнена на материалах, собранных в 28-м рейсе нис "Дмитрий Менделеев" на трех небольших геологических полигонах (участках дна порядка 100 квадратных миль), где проводились специальные исследования состава полей железомарганцевых конкреций. Полигоны были сосредоточены в рудной провинции Кларион—Клиппертон и расположены с таким расчетом, чтобы осветить по возможности участки холмистого и выровненного дна, расположенные как ниже, так и выше критической глубины карбонатакопления, имеющие разные мощности четвертичных и дочетвертичных осадков и лежащие вблизи разломов и вулканических гор [Турпаева, 1984].

Полигон ст. 2474 расположен в Северо-Восточной котловине Тихого океана в приэкваториальной полосе интенсивного осадконакопления. Размеры полигона 10×10 миль. В пределах полигона выделяются две геоморфологические провинции: северная холмистая с амплитудой рельефа 4660—5200 м и южная равнинная с глубинами 5300—5340 м. У подножья холма с его южной стороны расположены небольшие холмы, рассекающие осадки первого слоя и подстилающие базальты. Осадки на поверхности дна представлены слабоизвестковистыми глинисто-радиоляриевыми и радиоляриево-глинистыми илами. На большей части полигона обнаружены железо-марганцевые конкреции, расположенные на поверхности осадка и захороненные в его толще.

Полигон ст. 2483 расположен в Северо-Восточной котловине Тихого океана к востоку от ст. 2474. Размеры полигона 9,7×14,0 миль, глубины 4900—5300 м. Дно океана на полигоне представляет собой холмистую равнину с небольшими и плавными перепадами глубин. В северо-западном углу полигона находится холм с очень пологими склонами. Все формы рельефа ориентированы в субмеридиональном направлении. В долинах между поднятиями находятся небольшие разломы, также простирающиеся в субмеридиональном направлении. Осадки поверхностного слоя представлены глинисто-радиоляриевыми илами, которые на глубинах, превышающих 5100 м, обогащены диатомеями. Конкреции приурочены к полужидким осадкам поверхностного слоя.

Полигон ст. 2520 расположен в Центральной котловине Тихого океана. Размеры полигона 13,5×14,7 миль, глубины 4716—5628 м. Дно океана на полигоне представляет собой холмистую равнину, имеющую в южной части широкую впадину. В северо-восточном углу полигона расположен большой холм с широким основанием, очень крутым южным и пологим северным склонами. Поверхностный слой осадка на глубинах до 5000 м представлен фораминиферово-кокколитовыми илами, которые глубже 5000 м постепенно сменяются

Частота встречаемости основных систематических групп мейабентоса, %

Группа	Станция			Группа	Станция		
	2474	2483	2520		2474	2483	2520
Xenophyophoria	90	94	78	Isopoda	25	18	7
Komokiacea	45	70	72	Tanaidacea	30	12	21
Spongia	25	29	14	Harpacticida	15	18	14
Coelenterata	—	12	36	Echiuroidea	5	—	7
Nematodes	10	18	—	Brachiopoda	40	—	29
Polychaeta	55	77	21	Ascidacea	5	6	29

глинисто-радиоляриевыми слабоизвестковистыми илами. На всей акватории полигона обнаружены железомарганцевые конкреции, приуроченные главным образом к поверхностному слою осадка.

Пробы грунта поднимались на борт судна дночерпателем "Океан" с площадью раскрытия 0,25 м². Из этой пробы в первую очередь отбирали железомарганцевые конкреции и вырезки грунта на геологические анализы; для биологического исследования использовалась половина сбора дночерпателя. Полученные для биологических работ пробы осадка промывали по стандартной методике в промывном станке [Федиков, 1960] на газе с ячейей 0,45 мм; там же обмывали и все поднятые в данном дночерпателе железомарганцевые конкреции. В тех случаях, когда дночерпатель приносил комковатый осадок, после промывки в станке проводили еще дополнительное отмучивание. Полученную таким образом пробу донной фауны разбирали под бинокулярной лупой МБС-2 и взвешивали на торсионных весах для определения биомассы. Улов глубоководных дночерпателей состоит в основном из мелких организмов. Крупный макробентос ввиду его разреженности редко присутствует в глубоководных дночерпательных пробах и не учитывается при расчете биомассы по данным дночерпателя [Беляев, Соколова, 1960; Соколова, 1970]. Поэтому в настоящей работе в состав биомассы бентоса включался вес только мелких форм донных животных (размером до 0,5 см).

Качественный состав донной фауны на полигонах весьма разнообразен (табл. 1). Кроме того, отдельными дночерпателями были пойманы крупные единичные животные макробентоса: на полигоне ст. 2474 в четырех точках собраны представители Polychaeta, Echiuroidea, Ophiuroidea и Ascidacea; на полигоне ст. 2483 в одной точке — Polychaeta; на полигоне ст. 2520 в трех точках — Tanaidacea, Echiuroidea и Ascidacea. Качественный состав мелких (до 0,5 см длиной) животных на полигонах был довольно разнообразным (табл. 1). Наиболее часто встречались представители Xenophyophoria и Komokiacea — крупные простейшие, обитающие, по-видимому, на поверхности мягкого грунта. Во многих дночерпательных пробах ксенофиофоры были найдены также на поверхности железомарганцевых конкреций в виде разнообразных по форме наростов или сеточек, тяжи которых расстилались между бугорками микрошероховатой поверхности конкреций.

Кроме таких форм, систематическая принадлежность которых не вызывала сомнений, в пробах часто находились довольно оригинальные образования. Одни из них обрастали конкреции снаружи, другие имели вид комков грунта. Образования, которые обрастали конкреции снаружи, имели вид конусовидных наростов желто-оранжевого цвета, довольно рыхлых. Высота конуса достигала

обычно 1—1,5 см, основание имело диаметр 2—3 см; на вершине конуса часто можно было рассмотреть отверстие вертикального канала. В промывном станке эти образования разрушались довольно медленно. При промывке дночерпательной пробы в осадке иногда оставались неразмытые комки, темно-коричневые или двуцветные — коричневые с желто-оранжевыми пятнами. Комки были разного размера (1—3 см диаметром) и состояли из очень мелкого материала; на поверхности они имели отверстия тонких каналов. Иногда в мягких поверхностных слоях грунта при промывке обнаруживались довольно твердые комки, имеющие округлую или овальную форму, состоящие из более грубого материала, чем предыдущие, и также имеющие на поверхности отверстия каналов. В местах их разветвлений имелись небольшие сферические полости, где можно было заметить присутствие слизи. В некоторых участках полигонов под тонким слоем глинисто-радиоляриевых ила располагался слой твердого вещества, который геологи характеризовали как "древний комковатый осадок". Это был плотный слой толщиной до 10 см, темно-коричневый, со светлой бежевой поверхностью, испещренной углублениями разной формы и по виду напоминающей слои дерева, источенного древоточцами. При промывке в станке этот слой разламывался на отдельные довольно крупные комки неправильной формы. Их толща была пронизана сетью каналов, в местах соединения которых часто встречались сферические расширения.

При рассмотрении строения всех этих образований возникло предположение, что своей структурой они обязаны живым организмам. Подтверждением этого могут служить микрофотографии частей комков из дночерпательной пробы со ст. 2474 (точка 9). Эти комки сохранились при промывании пробы морской водой и были зафиксированы 70%-ным спиртом. Микрофотографии выполнены на электронном сканирующем микроскопе РЭМ Квискан-107. Структура материала при высушивании не изменилась. На снимках (см. таблицу на вкл.) ясно видно ткань, окружающая створки радиолярий и прорастающая внутрь их; эта ткань состоит из переплетения нитей, соединенных анастомозами. Как известно, такая структура ткани характерна для простейших животных, в частности для колониальных простейших *Komokiacea* [Tendal, Hessler, 1977; pl. 17, A, B; 19, C, D; 20, A—F]. Следует отметить некоторое сходство этой ткани также и с отдельными минеральными соединениями (карбонатными, кремнистыми) или с "образованиями неизвестного происхождения" [Carliss et al., 1981, p. 64], которые при увеличении имеют аналогичный облик. Однако они не имеют указанных выше структурных особенностей, что позволяет выделить обнаруженные нами комки и наросты как вполне оригинальные формы. Возможно, они сформированы простейшими животными (тип *Protozoa*), относящимися к классу саркодовых (*Sarcodina*) подклассу корненожек (*Rhizopoda*), и близки к представителям надотряда *Komokiacea*, Tendal, Hessler, 1977. В некоторых точках полигонов были обнаружены значительные скопления органогенных комков.

Большинство из рассмотренных нами железомарганцевых конкреций, собранных на полигонах ст. 2474 и 2483, служило субстратом для разнообразных мелких животных. На поверхности конкреций довольно часто можно было найти *Xenophyophoria* с жестким агглютинированным скелетом, образующих разнообразные корки и наросты. Иногда на конкрециях встречались мелкие колонии *Hydroidea*, седентарные многощетинковые черви *Serpulidae*, единичные *Actinia*, *Ascidia*, *Brachiopoda*. На конкрециях с шероховатой бугристой поверхностью всегда можно было заметить ажурные светлые сеточки, состоящие из очень тонких тяжей, которые стелились по всем ложбинкам между бугорками. В тех случаях, когда верхняя поверхность конкреций была гладкая, а нижняя шероховатая, эти сеточки присутствовали только на нижней поверхности, а на верхней были видны более массивные свободные тяжи, прикрепленные к конкреции только одним концом. Это были мягкие, прямые тяжи длиной

2—3 мм и диаметром 0,02—0,03 мм. Как у стелющихся, так и у свободных тяжей можно было заметить неясную членистость.

Природа таких тяжей, развивающихся на конкрециях, нами не выяснялась. Судя по внешним признакам, они представляют собой цепочки бактерий. Обилие бактериального населения железомарганцевых конкреций сейчас широко известно. В последние годы установлено, что поверхность конкреций покрыта органической пленкой толщиной 1—10 мкм. На поверхности и внутри этой пленки обнаружены многочисленные микроорганизмы: клетки, подобные коккам, дрожжам, а также цепочки клеток, сходных цианобактериями. Показано, что именно в местах расположения этих цепочек слою железо-марганцевой корки оказываются более толстыми [Burnett, Nealson, 1981].

Биомасса бентоса в пределах обследованных полигонов заметно изменялась. В разных точках одного и того же полигона величины биомассы различались в 8—20 раз (табл. 2). Поэтому при рассмотрении материала мы разделили точки сбора бентоса на две группы: с биомассой больше или меньше 0,2 г/м². Дальнейшая статистическая обработка показала правомочность такого разделения. Биомасса меньше 0,2 г/м² была встречена в 78% точек сбора донной фауны. Это были все точки на полигоне ст. 2520 и большинство точек на полигонах ст. 2474 и 2483. Средние значения биомассы этой группы точек на разных полигонах несколько изменялись, но были очень близки к величинам биомассы бентоса, характерным для данного района [Филатова, 1977]. В 22% случаев биомасса мейобентоса была больше 0,2 г/м². Разница средних величин биомассы у этих групп точек, оцененная по критерию Стьюдента, оказалась статистически достоверной для полигона ст. 2474 при 5%-ном уровне значимости, а для полигона ст. 2483 при 1%-ном уровне значимости.

В западной половине экваториальной зоны Тихого океана уже отмечены случаи локального повышения биомассы бентоса [Соколова, 1970]. Анализируя изменения биомассы в глубоководных районах тропической зоны Тихого океана, М.Н. Соколова выделила два района в юго-западной части Северо-Восточной котловины (нис "Витязь", ст. 5996) и в Центральной котловине у экватора (нис "Витязь", ст. 5937 и 5938) с относительно высокими значениями биомассы (соответственно 0,3 и 0,5 г/м²), тогда как в окружающих районах океана биомасса была ниже в 10 раз и более. При этом М.Н. Соколова установила наличие прямой связи между биомассой бентоса и величиной БПК в поверхностном слое осадка и отсутствие зависимости биомассы от микрорельефа и состава донных осадков. Полученные нами материалы подтверждают факт отсутствия связи между обилием фауны, осадками и микрорельефом. Поверхностный слой осадков на полигонах был весьма однородным. Характерные для данной зоны океана значения биомассы бентоса (около 0,1 г/м²) отмечены на самых разных формах микрорельефа. Биомасса больше 0,2 г/м² также обнаружена на разных глубинах, в том числе и на вершине абиссального холма.

Таблица 2

Биомасса бентоса на полигонах

Станция	Число проб	Биомасса, г/м ²	
		средняя	колебание
2474	14	0,080±0,048	0,032—0,163
	5	0,436±0,248	0,260—0,864
2483	11	0,108±0,046	0,052—0,143
	6	0,272±0,041	0,220—0,322
2520	14	0,073±0,041	0,021—0,164

В поисках причин, вызывающих разницу количественного развития бентоса на небольших участках дна, мы пришли к выводу о возможной связи между мозаичностью бентоса и гидротермальной активностью океанического дна. Все точки с биомассой бентоса больше $0,2 \text{ г/м}^2$ оказались вблизи разломов. На других точках, но также вблизи разломов, обнаружены скопления комков, формирование которых мы приписываем простейшим организмам. К сожалению, биомасса этих организмов не определялась. Для ее определения, возможно, потребуется либо разработка новой методики, либо изменение общепринятой. Пока нам приходится признать, что, по-видимому, весьма существенное количество органического вещества в данном районе осталось неучтенным.

Локальное повышение биомассы бентоса и развитие больших масс простейших животных вблизи разломов океанической коры позволяют предполагать, что в этих участках дна на поверхность выходят геотермальные воды. Поднимаясь в отдельных местах по трещинам в коренных породах и просачиваясь через донный осадок, эти воды способствуют более интенсивному развитию фауны.

В настоящее время хорошо известны сообщества донных животных, развивающихся около небольших теплых гидротермальных источников [Филатова, 1980; Corliss, Ballard, 1977; Hessler, 1981; Grassle et al., 1979; Enrigt et al., 1982]. Эти источники представляют собой голубоватые струи мутной воды, изливающиеся из небольших холмиков донных осадков, часто покрытых черными железомарганцевыми и желтыми сернистыми корками. Встречаются там и отложения соединений меди, цинка, кадмия, кобальта и других элементов, которое выносятся на поверхность дна с термальной водой [Зеленов, 1972; Зеленов, Иваненков, 1982]. Специальные биологические исследования, проведенные в 1979 г. с помощью подводного аппарата "Элвин" в районе Галапагосского рифта, показали, что в количественном отношении эти сообщества очень богаты, причем было отмечено богатство не только эпифауны, но и инфауны, где преобладали ксенофиоры. Вода, поступающая из гидротерм, содержит 10^3 — 10^6 бактериальных клеток в 1 мл, а это в 100—1000 раз превышает концентрацию бактериальных клеток в придонной воде вдали от гидротерм. На основании собранных при погружении аппарата "Элвин" данных сделано заключение, что бактериальный хемосинтез является основным источником питания животных в этих своеобразных сообществах. Способность бактерий к хемосинтезу за счет окисления сульфид-иона до молекулярной серы и далее до сульфат-иона давно известна. Сейчас обнаружено, что некоторые формы в гидротермальных сообществах (червеобразные животные — представители класса Vestimentifera, двустворчатые моллюски *Galathea pacifica*) культивируют серобактерий внутри собственного тела и используют их в качестве источника органического вещества [Southward et al., 1981; Childress, Mickel, 1982].

Как показали исследования последних лет, гидротермальная активность земных недр заметно отражается на состоянии придонной воды, вызывая увеличение температуры, концентрации растворенных микроэлементов группы железа и тяжелых металлов, аномальное содержание кислорода, фосфора, кремния и некоторое снижение солености [Зеленов, Иваненков, 1982]. Эти явления были отмечены в разных районах Мирового океана на большом количестве гидрологических станций. Они отражены, в частности, на картах распределения придонной температуры и солености в Тихом океане [Панфилова, 1967]. Принимая мощность аномального слоя равной 500 м, К.К. Зеленов и В.Н. Иваненков подсчитали, что минимальный объем аномальных вод в Мировом океане составляет $0,8 \cdot 10^6 \text{ км}^3$, минимальная площадь их распространения достигает $1,6 \cdot 10^6 \text{ км}^2$ и для сохранения их устойчивости необходима ежегодная компенсация рассеивающихся солей по крайней мере $28 \cdot 10^9 \text{ т}$. Эти аномалии создаются главным образом мощными излияниями очень горячих (360 — 500°) соляных растворов [Зеленов, 1972]. Кроме того, в рифтовых зонах имеется, по-видимому, особая подзона небольших теплых излияний, около которых развиваются своеобразные тепловидные абиссальные

сообщества. По мнению З.А. Филатовой [1980], это крупное биологическое явление в абиссали и оно заслуживает специального названия — абиссогидротермаль. К этой подзоне следует отнести упомянутые выше гидротермальные источники с окружающими их сообществами, обнаруженные в Галапагосском рифте и на Восточно-Тихоокеанском поднятии [Филатова, 1980; Hessler, 1981]. По всей вероятности, абиссогидротермаль должна проходить широкой полосой вдоль срединно-океанических хребтов охватывая и трансформные разломы. Так, в разломе Клариион, на его северном склоне, на глубине около 5700 м обнаружены пятна теплой воды с температурой 8,9 и 28° [Beiersdorf et al., 1982].

Представляется весьма вероятным, что по периферии абиссогидротермальной расположена полоса микрогидротермальных источников. Микрогидротермы возможно широко распространены на дне океанов и связаны с зонами разломов, активных в настоящее время. Косвенные признаки микрогидротерм неоднократно встречались при глубоководных исследованиях: необычные для абиссали скопления донных животных, пятна повышенной биомассы; кроме того, конечно, корки минералов гидротермального происхождения [Риффо, Ле Пишон, 1979]. Эти признаки, по-видимому, могут служить индикаторами микрогидротермальных излияний, которые обогащают органическим веществом поверхностные слои донных осадков за счет деятельности хемосинтезирующих организмов. По всей вероятности, этот процесс нашел свое отражение в материалах, собранных нами в 28-м рейсе нис "Дмитрий Менделеев". Повышение биомассы бентоса в отдельных точках, расположенных вблизи разломов, позволяет связывать это явление с проявлением микрогидротерм. Расположение этих полигонов на больших расстояниях (300—700 км по меридиану) от трансформных разломов Клариион и Клиппертон свидетельствует об обширности гидротермальных полей на океаническом ложе.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Работа по изучению донной фауны, проведенная в 28-м рейсе нис "Дмитрий Менделеев", показала, что в Северо-восточной части тропической зоны Тихого океана органического вещества больше, чем это известно в настоящее время. Кроме известных донных животных, здесь присутствуют еще совершенно неизученные организмы. Они имеют вид комков, иногда довольно крупных, конусовидных наростов на конкрециях. Судя по микрофотографиям, их тело состоит из коротких и тонких нитей, соединенных анастомозами. Определить их пока не удалось, но, по-видимому, их следует отнести к типу Protozoa. Обитающие в поверхностных слоях грунта, эти формы могут использоваться в пищу разными животными, в первую очередь грунтоедом.

В настоящее время принято считать, что органическое вещество, которым питаются донные беспозвоночные, опускается из поверхностных слоев. Отмеченные нами мелкомасштабные различия биомассы бентоса, по-видимому, связаны с неучитываемыми пока источниками питания, которые выносятся вместе с водой микрогидротерм. По всей вероятности, такими источниками являются скопления бактерий, а также неорганические вещества, которые используются для хемосинтеза. Нам представляется весьма вероятным, что массы простейших организмов, обитающие на поверхности и внутри грунта, получают энергию за счет хемосинтеза. Изучение этих загадочных донных организмов позволит дополнить имеющиеся в настоящее время сведения о биологических особенностях донной фауны в районах океана, прилегающих к Восточно-Тихоокеанскому поднятию.

Изменение количественных характеристик бентоса — повышение его биомассы вблизи активных разломов и присутствие там скоплений донных простейших, по-видимому, может служить индикатором наличия в этом районе микрогидротермальной активности земных недр.

Автор приносит глубокую благодарность Е.Н. Меланхолиной за неоценимую помощь, оказанную во время экспедиции, и Е.В. Свешниковой за выполнение микрофотографий.

ЛИТЕРАТУРА

- Зеленов К.К. Подводный вулканизм и его роль в формировании осадочных пород. — В кн.: Вулканогенно-осадочные и терригенные формации М.: Наука, 1963, с. 30—86.
- Зеленов К.К. Вулканы как источники рудообразующих компонентов осадочных пород. М.: Наука, 1972, 213 с.
- Зеленов К.К., Иваненков В.Н. Влияние современного подводного вулканизма на химию вод океана. — Изв. высш. учеб. заведений. Геология и разведка, 1982, N 11, с. 3—26.
- Панфилова С.Г. Температура и соленость природных вод Тихого океана. — Океанология, 1967, т.7, вып. 5, с.889—893.
- Риффо К., Ле Пишон К. Экспедиция "FAMOUS". Три тысячи метров в глубь Атлантики. Л.: Гидрометеиздат, 1979. 224 с.
- Соколова М.Н. Весовая характеристика мейобентоса различных районов глубоководных трофических областей Тихого океана. — Океанология, 1970, т. 10, вып. 2, с. 348—356.
- Турпаева Е.П. Абиссальная донная фауна как индикатор микрогидротерм на дне океана. — ДАН, 1984, т.274, N 1, с. 247—250.
- Федиков Н.Ф. Станок для промывания проб глубоководной донной фауны. — Тр. ИОАН СССР, 1960, т.41, с. 254—256.
- Филатова З.А. Глубоководная донная фауна. — В кн.: Биологическая структура океана. М.: Наука, 1977, с. 88—96 (Океанология. Биология океана; Т. 1).
- Филатова З.А. О теплолюбивых сообществах глубоководной донной фауны рифтовых зон Тихого океана. — Океанология, 1980, т.20, N 3, с. 520—524.
- Beiersdorf H., Gundlach H., Heye D. et al. "Heated" bottom water and associated Mn-Fe-oxide crusts from the Clarion fracture zone southeast of Hawaii. — In: The dynamic environment of the ocean floor. Lexington (Mass.); Toronto, 1982, p. 359—368.
- Burnett B.R., Nealson K.H. Organic films and microorganisms associated with manganese nodules. — Deep-Sea Res., 1981, vol. 28A, N 6, p. 637—645.
- Childress Y.Y., Mickel T.Y. Oxygen and sulfide consumption rates of the vent clam *Calyptogena pacifica*. — Mar. Biol. Lett., 1982, vol. 3, N 2, p. 73—79.
- Corliss Y.B., Ballard R.D. Oases of life in the gold abyss. — Nation. geogr., 1977, vol. 152, N 4, p. 441—453.
- Corliss Y.B., Baross J.A., Hoffman S.E. An hypothesis concerning the relationship between submarine hot springs and the origin of life on Earth. — Oceanol. acta, 1981, vol. 4, N SP, p. 59—69.
- Cronon D.S., Varnavas S.P. Hydrothermal and dissolution related geochemical variations in sediments from an East Pacific rise fracture zone at 9°S. — Oceanol. acta, 1981, vol. 4, N SP, p. 47—58.
- Enright Y.T., Newman W.A., Hessler R.R., McGowan Y.A. Deep-ocean hydrothermal vent communities. — Nature, 1982, vol. 289, N 5795, p. 219—221.
- Grassle Y.F. Initial findings of a deep sea biological quest. — Oceans, 1979, vol. 22, N 2, p. 3—10.
- Hessler R. Oases under the seafloor sulphur is the staff of life. — New Sci., 1981, vol. 92, N 1283, p. 741—742.
- Tendal O.S., Hessler R.R. An introduction of Komokiacea (Textulariina, Foraminiferida). — Galathea Rep., 1977, vol. 14, p. 165—194.
- Southward A.Y., Southward E.C., Dondo P.R. et al. Bacterial symbionts and low $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios in tissues of Pogonophora indicate unusual nutrition and metabolism. — Nature, 1981, vol. 193, N 5834, p. 616—620.

TO THE CHARACTERISTICS OF THE DEEP-SEA BOTTOM FAUNA OF THE PACIFIC EQUATORIAL ZONE

E.P. Turpaeva

S u m m a r y

Deep-sea bottom fauna was studied at the depths 4700—5630 m around 9°30' N, 152°40' W, 10°N, 146°20' W; and 10°15' N, 175°10' W. Respectively 19, 17 and 14 grab samples were taken. Beside usual metazoans, there were found Xenophyophora, Komokiacea and colonies of 'unknown' protozoans whose tissue structures are similar to those of Komokiacea. Patches of in 1st and 2nd low (<0,2 g/m²) and high (>0,2 g/m²) biomass area were found, the differences between these values are reliable. All samples with biomass higher than 0,2 g/m² were obtained near small fractures hidden under thick sediments. It is suggested that small hydrothermal vents may be possible responsible for enrichment of organic matter due to the activity of chemotrophic organisms.

УДК 577.472(26.03)

К ИССЛЕДОВАНИЮ БЕНТОСА СЕВЕРО-АМЕРИКАНСКОЙ КОТЛОВИНЫ АТЛАНТИЧЕСКОГО ОКЕАНА

Н.Г. Виноградова, Р.Я. Левенштейн, Ф.А. Пастернак

Во втором рейсе нис "Витязь", биологическая программа которого была посвящена в основном изучению бентосных сообществ открытоокеанских поднятий центральной части Атлантического океана [Москалев и др., 1983], были получены две траловых пробы в юго-западной части Северо-Американской абиссальной котловины на глубине более 5000 м. Кроме того, было взято еще два трала на абиссальных глубинах. Один из них в 95 милях восточнее г. Якутат в той же котловине, другой — у подножья горы Грейт Метеор в Канарской котловине (см. таблицу).

Абиссальные траловые станции 2-го рейса нис "Витязь" в 1982 г.

Станция	Дата	Глубина, м	Координаты	
			с.ш.	з.д.
79-8022	4.V	4440—4480	34° 54,3'	45° 49,0'
149-8092	22.V	5110—5060	27 18,4	72 03,1
150-8093	23.V	5420	26 51,0	71 01,3
164-8107	28—29.V	4300—4280	29 48,7	27 54,1

Анализ этих небольших сборов представляет определенный интерес с точки зрения исследования биологической структуры океана. Эта крупная биологическая проблема уже в течение многих лет разрабатывается в лаборатории бентоса Института океанологии АН СССР. К сожалению, донное население абиссальных котловин Атлантического океана до сих пор остается изученным далеко не достаточно и крайне неравномерно.

В Северо-Американской котловине во время выполнения стандартного разреза от побережья штата Массачусетс к Бермудским островам американскими экспедициями на судах "Атлантик-1", "Атлантик-2", "Чейн" и "Океанус" в 60—70-х годах было получено около 25 проб донной фауны на глубинах более 3000 м. Одна абиссальная проба бентоса была взята в Гвианской котловине на 07° 33' с.ш. и 45° 02,5' з.д. [Sanders et al.; 1965, Naedrich et al., 1980]. В Западной Атлантике, особенно в последние годы также стали выполняться детальные и регулярные работы по изучению глубоководного бентоса в ограниченном районе исследований. В 1972—1974 гг. французскими экспедициями по программе "Biogas" на судне "Жан Шарко" и на других судах на шести опорных станциях в Бискайском заливе было выполнено 35 тралений на глубинах более 3000 м [Laubier, Sibuet, 1979].

В 1977 г. в том же районе несколько проб глубоководного бентоса было получено английской экспедицией на судне "Шеклтон" [Kirkegaard, 1980].

В Иберийской котловине в 1966—1968 гг. в двух рейсах немецкого исследовательского судна "Метеор" было получено 6 траловых и 6 дночерпательных проб бентоса с глубины 5272—5325 м на полигоне с координатами 42 и 43° с.ш. и 14 и 15° з.д. [Thiel, 1973]. Следует упомянуть также французские работы в разломе Вима в Атлантике, где на глубине 5100 м была получена количественная проба донной фауны [Khripounoff et al., 1980]. Атлантический океан очень слабо затронут (с точки зрения исследования глубоководного бентоса) нашими исследованиями [Виноградова, Филатова, 1983]. В 1959 г. в экспедиции нис "Михаил Ломоносов" была получена 21 дночерпательная проба донной фауны на разрезе по 30° з.д. от 67° с.ш. до 21° ю.ш. [Кузнецов, 1960]. Имеются также небольшие данные (2 траловых и 2 дночерпательных пробы), полученных в первом рейсе нис "Дмитрий Менделеев" в 1969 г. в Гвианской котловине на глубине 3200—5190 м [Ковалевская и др., 1970]. В последнем (65-м) рейсе "Витязя" в Иберийской и Западно-Европейской котловинах были проведены 4 траловых лова и получены 2 дночерпательные пробы на глубине 4869—5450 м [Виноградова и др., 1982]. Другие советские экспедиции, работавшие в разное время в Атлантическом океане, в которых проводилось изучение глубоководной донной фауны (1, 11, 14-й рейсы нис "Академик Курчатов", 1- и 4-й рейсы нис "Академик Мстислав Келдыш" и др.) не затрагивали своими исследованиями бентос глубоководных котловин открытого океана.

К сожалению, данные различных экспедиций, призванные характеризовать глубоководные сообщества донных организмов с точки зрения количественной оценки обилия жизни, состава фауны, ее экологии и условий обитания на больших глубинах океана, трудно сопоставимы и между собой, и с данными советских океанологов. Это происходит в результате различной техники взятия проб и методики их обработки. Например, в иностранных работах приводятся данные только по численности организмов на 1 м², данные по биомассе отсутствуют. Кроме того, анализируется различный размерный состав фауны. Задачи, которые ставят перед собой исследователи, также различны. Отечественные исследования глубоководного бентоса проводятся в плане разработки теории биологической структуры океана. Они выполнялись главным образом в Тихом и Индийском океанах, а также в водах Южного океана.

В американских работах большое внимание уделяется изучению степени разнообразия абиссальных организмов и других особенностей структуры донных сообществ, связанных с исключительной стабильностью условий обитания в абиссальной зоне. В немецких и французских работах анализируется богатство и разнообразие фауны различного размерного состава в ограниченном районе исследования и проводится сравнение полученных данных с данными из других районов океана. Особый интерес представляет попытка французских исследователей подойти к оценке баланса энергии в абиссальной зоне на основании количественных данных по калорийности донных организмов и грунта [Khripounoff et al., 1980]. Несомненным выводом из сказанного выше является необходимость стандартизации орудий лова и методик обработки глубоководной донной фауны. Это тем более важно, что изучение фауны больших океанических глубин весьма актуально в связи с проблемами сбора и загрязнения океана.

Тем не менее некоторые сопоставления возможны и в настоящее время. Изучение глубоководного бентоса Северо-Американской котловины интересует нас прежде всего с точки зрения сравнения полученных новых данных с другими аналогичными данными для изучения географической зональности в распределении глубоководной донной фауны, развития идей о связи продукционных процессов на поверхности океана и на его дне, получения новых сведений для характеристики трофических областей на ложе океана. Кроме того, оно имеет значение для исследований истории и путей формирования глубоководной фауны океана. Близость

этого района к Карибскому бассейну, где, по мнению некоторых исследователей, возможно искать в свете последних палеоокеанографических реконструкций зоогеографические связи глубоководных фаун Атлантического и Тихого океанов [Расс, 1975], может дать интересные результаты после полной таксономической обработки специалистами собранного зоологического материала. Исходя из сказанного, весьма важно сравнить не только фаунистический состав донного населения различных глубоководных котловин Атлантики, особенно разделенных Срединно-океаническим хребтом, но и общий облик донных биоценозов, степень количественного развития фауны, ее разнообразие, трофологическую характеристику.

Два удачных траления тралом Сигсби с шириной рамы 3,0 м, проведенных в юго-западной части Северо-Американской котловины на глубине 5060—5110 м (ст. 149-8092) и 5420 м (ст. 150-8093), принесли чрезвычайно бедную фауну. После тщательной промывки нескольких сот килограммов грунта и отборами фауны общий вес улова составил 7,6 г на ст. 149-8092 и 8,4 г на ст. 150-8093. Число видов беспозвоночных составляет в первом трале 47, во втором — 34. В том и другом случаях они относятся к 14 классам беспозвоночных животных. Соответственно было поймано 163 и 93 экз. животных. Фауна на рассматриваемых станциях складывается из нескольких видов ксенофиофорий, одного или двух видов стеклянных губок, нематод, брюхоногих и лопатоногих моллюсков, усоногих раков, танаид, кумовых раков, морских ежей, офиур и асцидий. Как правило, перечисленные животные обнаружены в одном или нескольких экземплярах. Только число нематод, губок и амфипод на ст. 149-8092 превышало десятки экземпляров. И наконец, один экземпляр сравнительно крупной голотурии, найденной в трале на ст. 150-8093, завершает список редких и малочисленных беспозвоночных исследованного района. Более разнообразной оказалась фауна равноногих ракообразных (по 4 вида в каждом улове), двустворчатых моллюсков — 7 и 4 вида и особенно многощетинковых червей — 15 и 10 видов в первом и во втором тралях. Эти же группы бентоса были и наиболее многочисленны — от 14 (изоподы) до 62 (двустворчатые моллюски) экземпляров.

Большинство собранных беспозвоночных было представлено очень мелкими экземплярами, масса которых не превышала долей грамма. Только общий вес двустворчатых моллюсков благодаря их относительной многочисленности достиг 2,4—2,45 г. Исключение составили морские ежи, фрагменты которых в обоих тралениях дали вес 3,6 и 1,2 г и единственный экземпляр голотурии — 3,0 г¹. На обеих станциях доминировали детритофаги: на ст. 149 они составили 79% от общего веса улова, на ст. 150-8093 — 70,8%.

Грунт в местах тралений был представлен тонким алевритовым илом светлоржавно-коричневого цвета. Содержание органического углерода в осадках района тралений в рейсе не определялось. Однако, по данным, приведенным в монографии Е.А. Романкевича [1977], количество органического вещества в осадках южной части Северо-Американской котловины колеблется в пределах 0,17—0,40% сухого вещества. Иными словами, исследованный участок дна характеризуется столь же низким содержанием $C_{орг}$ в осадках, как обширные олиготрофные области Тихого океана. Однако доминирование в уловах детритоядных беспозвоночных не позволяет выделить эти районы в олиготрофную область.

Похожие уловы донной фауны, характеризующиеся большой бедностью (судя по составу фауны, вес тралового улова не превышал 10 г), малым количеством видов и преобладанием детритофагов, были получены в 1969 г. во время первого рейса нис "Дмитрий Менделеев" на широте 15°49' с.ш. к востоку от Малых Антильских островов на глубине 3350—3220 м (ст. 23) и 5070—5190 м (ст. 39).

¹Описание траловых уловов приводится ниже.

Количественные исследования донной фауны во 2-м рейсе "Витязя" не проводились. Дночерпательная проба, полученная на глубине 4600 м в 1969 г. с борта нис "Дмитрий Менделеев" примерно на 10° с.ш. на подходе к Малым Антильским островам позволяет оценить биомассу донной фауны достаточно высоко — $0,03 \text{ г/м}^2$ [Ковалевская и др., 1970]. В Гвианской котловине, по данным тех же авторов, на глубине 4650 м в точке с координатами $8^{\circ}44'$ с.ш. и $52^{\circ}55'$ з.д. отмечена биомасса $0,39 \text{ г/м}^2$, на обеих станциях доминируют многощетинковые черви. Численность животных в этих пробах составляла соответственно около 30 и 80 экз./м^2 . Указанные величины биомассы донной фауны на один-два порядка выше, чем биомасса бентоса В Канарской котловине, где на глубине более 4000 м, по данным А.П. Кузнецова [1960], она не превышает $0,005 \text{ г/м}^2$. В котловине Зеленого Мыса на той же глубине биомасса увеличивается до $0,054 \text{ г/м}^2$. В разломе на 11° с.ш. и 44° з.д. на глубине 5100 м, по данным французских исследователей, отмечена численность донной фауны 217 экз./м^2 , причем на полихет приходится 30,3% из этого количества, на различных ракообразных — 42,2% и на двустворчатых моллюсков — 14,3%. Биомасса бентоса не определялась [Khrirounoff et al., 1980].

Анализ бентоса, полученного на ст. 79-8022 в северо-восточной части Северо-Американской котловины в 95 милях к востоку от г. Якутат на глубине 4440—4480 м, дает другую картину. Вес тралового улова достигает здесь 620 г. Фауна становится богатой и разнообразной. Число видов животных увеличивается до 82, число классов увеличивается вдвое, а число пойманных животных приближается к 500 экз. По общей характеристике фауна этого района соответствует богатому донному населению Северо-Европейской котловины и несколько превосходит по своему богатству фауну Иберийской котловины [Виноградова и др., 1982]. Судя по спискам донных животных, приводимым французскими исследователями для уловов, полученных ими на глубоководных станциях в Бискайском заливе [Laubier, Sibuet, 1979; Sibuet, Lawrence, 1981], полученные ими данные хорошо соответствуют нашим данным. В улове отмечено много губок, различных актиний. Двустворчатые моллюски разнообразны. Их число превышает 160 экз., вес достигает 10 г. Разнообразны полихеты, ракообразные. Однако по весу резко доминируют голотурии. На их долю приходится 78,9% веса тралового улова. Остальные группы разнообразны. В улове встречаются ксенофиофории, гидроиды, брюхоногие моллюски, нематоды, силпункулиды, приапулиды, брахиоподы, мшанки, пантоподы и др. В американских исследованиях северо-западной части Северо-Американской котловины на тех же широтах приводится тот же групповой состав фауны [Sanders et al., 1965]. Однако по численности у них везде доминируют полихеты, тогда как в наших сборах по численности на первом месте уверенно стоят двустворчатые моллюски.

Интересен факт нахождения на этой станции редкого рода полихет *Polaruschakov Pettibone* (по определению Р.Я. Левенштейн). Один вид этого рода *P. polaris* (Uschakov) был известен ранее для Арктического бассейна (730—2245 м), а другой — *P. reyssii* Pettibone — отмечен для Средиземного моря. В результате нашей находки был расширен и оказался замкнутым разорванный ранее ареал этого рода подсем. *Polaruschakovinae*.

Ст. 79-8022 была взята явно в зоне с благоприятными условиями обитания и прежде всего с хорошими условиями питания. Эти условия определяются, видимо, достаточной близостью к Срединно-Атлантическому хребту, и полученная проба характеризует собою присклоново-глубоководное эвтрофное сообщество [Кучерук, 1978].

На этом фоне улов, полученный на ст. 164-8107 непосредственно у подножья горы Грейт Метеор в Канарской котловине на глубине 4280—4300 м, выглядит беднее, хотя по числу пойманных животных (278 экз.) количеству видов (45) и классов (21) фауну этого района следует считать достаточно богатой. Вес улова составляет 17,2 г. В улове также доминировали голотурии и двустворчатые моллюски.

Отмечено несколько губок, четыре вида морских перьев — *Umbellula lindahli*, *U. thomsoni*, *U. monosephalus* и *U. hemigymna*. Также разнообразны различные ракообразные, но их количество незначительно. Отмечены сипункулиды, мшанки, брахиоподы *Pelagodiscus atlanticus*, оказавшиеся здесь довольно многочисленными (66 экз.) асцидии. Как и во всех обследованных котловинах Северной Атлантики, полихеты не являются руководящими формами в донных биоценозах. Хотя их численность может быть велика, они представлены очень мелкими формами с ничтожной биомассой. Интересно, что в Тихом океане многие виды полихет являются не только массовыми, но и образуют особые биоценозы в эвтрофной приконтинентальной области и составляют основной фон фауны олиготрофных областей. На рассматриваемой станции полихеты были представлены одним экземпляром *Nephtys*, фрагментами *Macellicephala* и *Serpulidae*, сидящими на камне.

Различия в составе и численности донной фауны сравниваемых котловин стоят в несомненной связи с распространением трофических областей в Атлантическом океане [Соколова, 1981]. Высокая численность и большое разнообразие донных организмов, а также доминирование как типичных сестонофагов, так и безвыборочных детритоедов, отмеченные в Северо-Европейской и Иберийской котловинах, несомненно, объясняются оптимальными трофическими условиями для разных бентосных трофологических типов, складывающимися в пределах приконтинентальной эвтрофной области. К этому же типу следует отнести и фауну, обитающую в районе подводных гор, где благоприятные условия питания складываются в результате особенностей осадконакопления в присклоновых районах открыто океанических поднятий.

Напротив, более скромная и менее разнообразная донная фауна южной части Северо-Американской котловины, интересной особенностью которой является доминирование разнообразных двустворчатых моллюсков наряду с голотуриями, может быть легко объяснена преобладанием здесь трофических условий, характерных для океанических эвтрофных областей. Более того, учитывая положение южной части Северо-Американской котловины в Западной периферической зоне Субтропического антициклонического круговорота и обедненность органическим веществом осадков, можно даже удивляться тому факту, что в составе донной фауны преобладают детритоеды, а не фильтрующие организмы, что характерно для олиготрофных областей.

Неудивительно, поэтому, что в более ранних картах распределения трофических областей южная часть Северо-Американской котловины была отнесена к северной олиготрофной области Атлантического океана [Соколова, 1977]. Возможно; более благоприятные трофические условия на дне океана под зеркалом Саргассова моря могли возникнуть благодаря той поправке в формировании трофических областей бентали, которую вносит придонная циркуляция, а также близость исследованной части дна Северо-Американской котловины не только к материковому склону Северной Америки на западе, но и к Бермудским островам на севере, где содержание органического вещества в донных осадках достигает очень высоких значений [Романкевич, 1977].

ОПИСАНИЕ ТРАЛОВЫХ УЛОВОВ ИЗ ГЛУБОКОВОДНЫХ КОТЛОВИН, ПОЛУЧЕННЫХ ВО 2-м РЕЙСЕ НИС «ВИТЯЗЬ»

Ст. 79-8022, 4.V.1982, 75 миль восточнее подошвы горы Якутат, 34°54,3 с.ш., 45°39,0' з.д., ТС—3,0 м¹, глубина² 4440—4480 м, продолжительность траления 1 ч. Грунт — светло-коричневый фораминиферово-кокколитовый ил с большим количеством мелких камней и шлака. Общий объем пробы 1000 л.

¹ТС-0,3 м — трал Сигсби с шириной рамы 3,0 м.

²Приводится глубина начала и конца траления.

Улов богатый, представлена инфауна илов, эпифауна камней и растительных остатков. Доминируют по весу различные голотурии и раки *Munidopsis*, по численности — *Bivalvia*, *Spongia*, *Actiniaria*. Число животных в пробе—484³, видов—82, классов—27. Вес улова 621,5 г.

Фауна. *Xenophiophoria*, разнообразные, кустистые, шарообразные, сидящие на камнях, порядочно. Губки (0,9 г) — трех видов, мелкие, удлинённые, с двумя сифонами, круглые на ножке, плоские лепешковидные. Всего более 50 экз. Кишечно-полостные (4,6 г) — фрагменты колонии *Hydrozoa*, 0,32 г — на талломах саргассовых водорослей, порядочно; *Stephanoscyphus* на камнях и створках *Bivalvia* — 25 экз.; актинии, 3,9 г — 27 экз. 4 видов — плотные, белые двух видов, мелкие, столбчатые со слизистым чехлом и сидящие на голотуриях; *Umbellula*, 0,37 г — 1 экз. Всего 53 экз. без гидроидов. Нематоды, 0,005 г — 1 экз. Приапулиды, 0,002 г — 1 экз. Полихеты, 0,3 г — около 18 видов, в том числе представители *Macellicephalae*, *Polaruschakov*, *Ampharetidae*, *Nereidae*, *Ammotrypane*, *Serpulidae* и др. — 40 экз. Моллюски, 22,14 г — *Aplacophora*, *Caudosfoveata*, 0,003 г — 1 экз.; *Gastropoda*, 12,12,5 г — 5 мелких видов типа *Margaritacea*, *Sipho* и др. — 12 экз.; *Bivalvia*, 9,63 г — *Batharca* — 48 экз., *Cuspidariidae* — 5 экз., *Propeamussium* — 1 экз., не менее 9 других видов — 165 экз.; *Scaphopoda*, 0,01 г — 5 экз. одного вида. Всего 183 экз. Пантопода, 0,008 г — 2 экз. одного вида. Ракообразные, 108,6 г — *Cirripedia*, *Scalpellum* — 8 экз.; *Isopoda*, *Ischnomysidae* и др. — 25 экз.; *Tanaidacea* — 2 экз.; *Amphipoda* — 10 экз.; *Decapoda* — 4 крупных *Munidopsis* (107,7 г). Всего 57 экз. Сипункулиды, 0,1 г — 6 экз. одного вида. Мшанки, 0,55 г — разнообразные, ветвистые и стелящиеся, порядочно фрагментов. Брахиподы, 0,25 г — *Pelagodiscus atlanticus* — 28 экз. и мелкие белые — 11 экз. Иголокожие, 490,3 г, *Crinoidea* — фрагменты лучей; *Ophiuroidea* 0,2 г — *Perlophiura profundissima* — 11 экз.; *Holothuriodea*, 490,1 г — один экземпляр крупный (25 см), в форме огурца с сидящими на нем актиниями (342,6 г), *Deimatidae*, *Psolus* и др., всего 7 экз. пяти видов. Всего иглокожих 28 экз. Асцидии, 0,08 г — 2 экз. Кроме того, на камнях кладки турбеллярий — капсулы розового цвета с небольшим выростом.

Ст. 149-8092, 22.V.1982. Северо-Американская котловина, 27°18,4' с.ш., 72°03,1' з.д., ТС-3,0 м, глубина 5110—5060 м, продолжительность траления 44 мин. Грунт — светло-каштановый алевроитовый ил. Очень много растительных остатков (талломов саргассов). Общий объем пробы — несколько сот литров.

Улов бедный, доминируют морские ежи *Rhodocystis rosea*, двустворчатые моллюски и равноногие ракообразные. Число животных в улове — 163³, видов — 47, классов — 14. Вес улова 7,6 г.

Фауна. *Xenophiophoria*, 0,4 г, пяти-семи видов, ветвящиеся и шарообразные — много. Губки, 0,06 г — два вида *Hyalospongia* — 10 экз. Нематоды, 0,03 г — 13 экз. одного вида. Полихеты, 0,21 г — *Ammotrypane* — 24 экз., *Glyceridae* — 5 экз., *Macellicephalae* — фрагмент. Всего 30 экз. Моллюски, 2,56 г — *Gastropoda* (0,07 г) двух видов — 10 экз.; *Bivalvia* (2,45 г), не менее 7 видов, в том числе наиболее крупные, выпуклые, зеленые и коричневые, с волнистым краем, как на ст. 79—62 экз.; *Scaphopoda* (0,04 г) — 4 экз. мелких полупрозрачных изогнутых раковин одного вида. Всего 76 экз. Ракообразные, 0,47 г — *Cirripedia* — 1 экз. (и 2 экз. на саргассовых водорослях с поверхности); *Isopoda* (0,2 г) — 20 экз. четырех видов; *Tanaidacea* — 4 экз.; *Amphipoda* (0,25 г) — 10 экз., 2—3 вида. Всего 35 экз. Иголокожие, 3,61 г — морские ежи *Rhodocystis rosea* (3,6 г) — фрагменты 3 экз.; *Ophiuroidea* (0,01 г) — фрагмент луча. Асцидии, 0,3 г — 5 экз. одного вида, как на ст. 79.

Ст. 150-8093, 23. V. 1982. Северо-Американская котловина, 26°51,0' с.ш., 71°01,3' з.д., ТС-3,0 м, глубина 5420 м, продолжительность траления 30 мин. Грунт — светло-каштановый алевроитовый ил, окисленный слой — 37 см. Много растительных остатков (талломы). Общий объем пробы — несколько сот литров.

³Без *Xenophiophoria*, *Hydrozoa* и *Bryozoa*.

Улов бедный, доминируют голотурии, двустворчатые моллюски и морские ежи *Rodocystis rosea*. Число животных в улове — 93³, видов — 34, классов — 14. Вес улова — 8,4 г.

Фауна. *Xenophiophoria* (0,3 г) — 5—6 видов, ветвистые и шарообразные — много. Губки, 0,005 — очень мелкие *Hyalospongia* — 1 экз. Нематоды, 0,004 г — 5 экз. одного вида. Полихеты, 0,038 г — *Glyceridae* — 2 экз., *Maldanidae* — 2 экз., *Chaetozone* — 5 экз., *Ammotrypane* — 2 экз., *Hesionidae* — 3 экз., *Aricidae* — 2 экз. Всего 22 экз. Моллюски, 2,4 г — мертвые раковины гастропод, *Bivalvia* (2,4 г) — четыре вида, в том числе крупные зеленые (10 экз., 2,2 г) и коричневые с волосатым краем (6 экз., 0,15 г), как на предыдущей станции — 27 экз.; *Scaphopoda* (0,008 г) — 3 экз. одного вида. Ракообразные, 0,23 г — *Cumacea* — 1 экз., *Amphipoda* — 6 экз. трех видов, *Isopoda* — 14 экз. четырех видов. Всего 21 экз. Иголокожие, 5,12 г — морские ежи *Rodocystis rosea* (1 экз., 1,2 г); *Ophiuroidea* (0,85 г) — 2 экз.; *Holothurioidae* (0,2 г) — 1 экз. Асцидии, 0,2 г — 6 экз. одного вида, как на предыдущих станциях.

Ст. 164-8107, 28—29.V.1982, подножье восточного склона горы Грейт-Метеор, 29°48,7' с.ш., 27°54,1' з.д., ТС-3,0 м, глубина 4300—4280 м, продолжительность траления 30 мин. Грунт — светло-коричневый фораминиферовый ил с раковинами птеропод, окатанной пемзой (диаметр до 10 см), шлаком. Загрязнен осколками стеклянной и пластмассовой посуды. Общий объем пробы 5 л.

Улов средний. Доминируют морские перья *Umbellula*, голотурии, брахиоподы, много двустворчатых моллюсков. Число животных в улове — около 300, видов — 45, классов — 21. Вес улова 17,2 г.

Фауна. *Xenophiophoria*, 0,06 г — 7 экз. двух видов. Губки, 0,86 г — четыре вида *Hyalospongia*, очень мелкие — 34 экз. Кишечнополостные, 3,02 г — около 50 экз. *Stephanoscyphus* на окатанной пемзе, фрагменты тонких ветвящихся колоний *Hydroidea*; *Actiniaria*, (0,57) — 7 экз. двух видов; *Umbellula* (2,35 г) — *U.thomsoni* — 1 экз., *U. lindahli* — 4 экз., *U. monocephala* — 1 экз., *U. hemigymna* — 1 экз. Нематоды, 0,001 г — 1 экз. Полихеты, 0,02 г — *Serpulidae*, *Nephtys* — 1 экз., *Macellicephalae* — фрагменты 2 экз. и др. Всего около 10 экз. Моллюски, 4,37 г — *Gastropoda* (2,17 г) — 24 экз. пяти видов; *Bivalvia* (2,2 г): *Bathyrca* — 27 экз., округлые, коричневые с волосатым краем — 18 экз. Всего 45 экз. *Cephalopoda* — 1. *juv.* Ракообразные, 0,74 г — *Cumacea* (0,002 г) — 1 экз.; *Cirripedia*, *Scalpellum* (0,5 г) — 20 экз.; *Amphipoda* (0,18 г) — 8 экз.; *Isopoda* (0,05 г) — около 30 экз.; *Tanaidacea* (0,015 г) — 1 экз. Сипункулиды — 1 экз. Мшанки, 0,39 г — Фрагменты колонии, тонкие, длинные. Брахиоподы, 0,31 г — *Pelagodiscus atlanticus* — 66 экз. на пемзе, мелкие, белые — 8 экз. Иголокожие, 6,58 г — *Crinoidea* — стебельчатая (0,02 г) — 1 экз.; *Ophiuroidea* (0,05 г) — 2 экз.; *Holothurioidae* (6,5 г) — 2 экз. Асцидии, 0,14 г — 7 экз. одного вида, как на предыдущих станциях. Кроме того, имеются кладки турбеллярий на пемзе, как на ст. 79.

ЛИТЕРАТУРА

- Виноградова Н.Г., Зезина О.Н., Левенштейн Р.Я. и др. К исследованию бентоса Иберийской и Западно-Европейской котловин Атлантического океана. — Тр. ИОАН СССР, 1982, т. 117, с. 31—36.
- Виноградова Н.Г., Филатова З.А. Исследования донной фауны. — В кн.: Научно-исследовательское судно "Витязь" и его экспедиции 1949—1979 гг. М.: Наука, 1984, с. 236—254.
- Ковалевская Н.В., Беккер В.Э., Пастернак Ф.А. Биологические исследования в 1-м рейсе научно-исследовательского судна "Дмитрий Менделеев" в западной части тропической Атлантики. — Зоол. журн., 1979, т. 49, N 3, с. 478—479.
- Кузнецов А.П. Данные по количественному распределению донной фауны ложа Атлантического океана. — ДАН СССР, 1960, т. 130, N 6, с. 1345—1348.
- Кучерук Н.В. Глубоководные Онуриды (Polychaeta) из сборов 16-го рейса нис "Дмитрий Менделеев": (К родовой диагностике семейства Онуриды). — Тр. ИОАН СССР, 1978, т. 113, с. 88—106.
- Москалев Л.И., Миронов А.Н., Левенштейн Р.Я., Келлер Н.Б. Исследования донной фауны в 2-м рейсе научно-исследовательского судна "Витязь" в центральной части Атлантического океана. — Зоол. журн., 1984, т. 62, вып. 10, с. 1601—1602.
- Томас Т.С. Научные проблемы исследований Американского Средиземного моря и некоторые обобщения полученных новых данных. — Тр. ИОАН СССР, 1975, т. 100, с. 7—24.

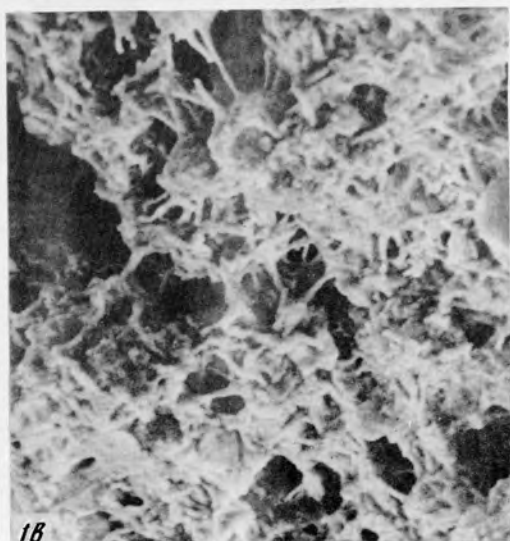
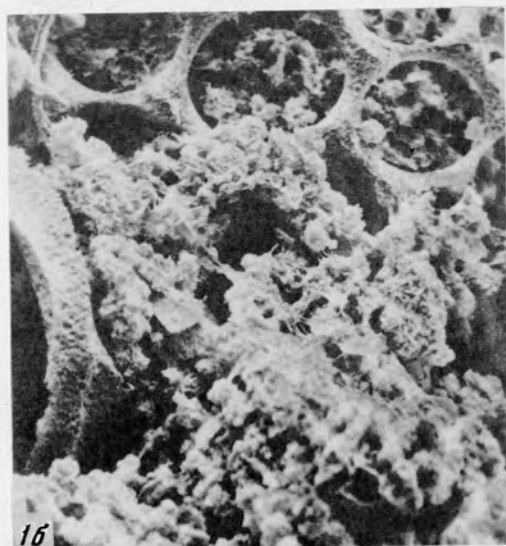
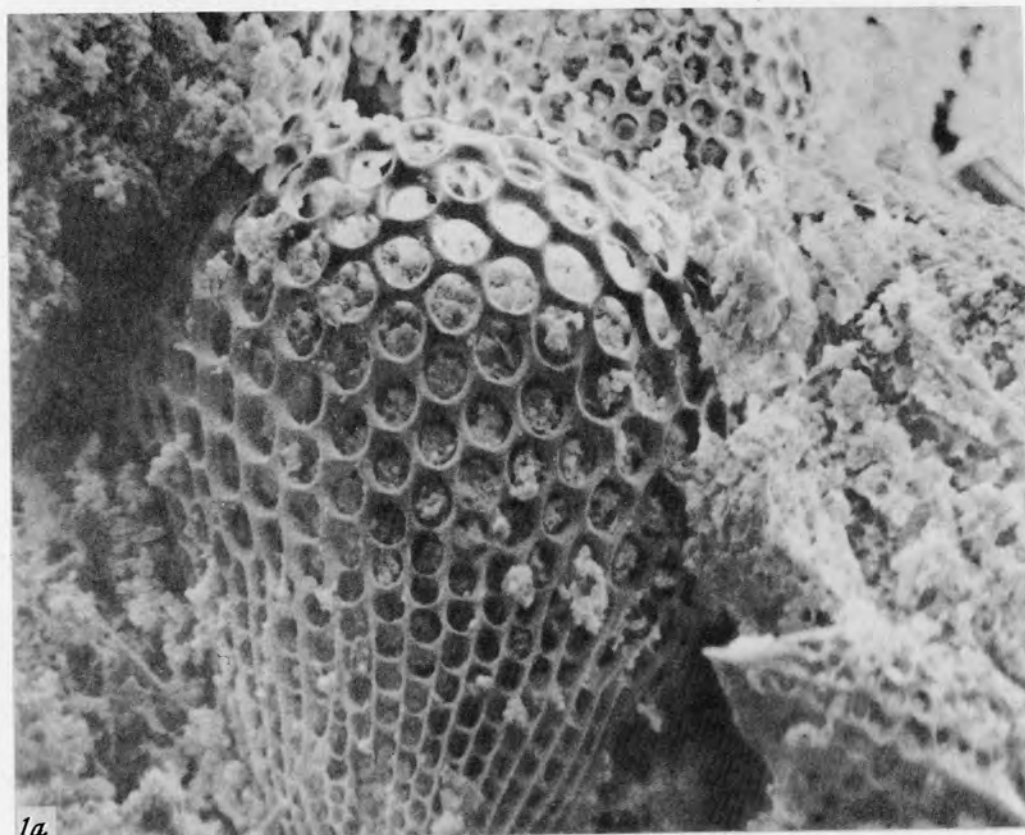
- Романкевич Е.А. Геохимия органического вещества в океане. М.: Наука, 1977. 256 с.
- Соколова М.Н. Трофическая структура глубоководного бентоса. — В кн.: Биологическая продуктивность океана. М.: Наука, 1977, с. 176—182. (Океанология. Биология океана; Т.2).
- Соколова М.Н. К характеристике глубоководных донных эвтрофных областей Мирового океана. — Тр. ИОАН СССР, 1981, т. 115, с. 5—13.
- Haedrich L., Rowe G.T., Polloni P.T. The megabenthic fauna in the deep-sea south of New England, USA. — Mar. Biol., 1980, vol. 57, p. 165—179.
- Khripounoff A., Desbruyeres D., Chardy P. Les peuplements benthiques de la faille Vema: Donnees quantitatives et bilan d'energie en milieu abyssal. — Oceanol. Acta, 1980, vol. 3, N 2, p. 187—198.
- Kirkegaard J.B. Abyssal benthic polychaetes from the northeast Atlantic ocean, southwest of the British isles. — Steenstrupia, 1980, Bd 6, N 8, s. 81—98.
- Laubier L., Sibuet M. Ecology of the benthic communities of the deep north-east Atlantic. — Ambio Spec. Rep., 1970, N 6, p. 37—42.
- Sanders H.L., Hessler R.R., Hampson G.R. An introduction to the study of deep-sea benthic faunal assemblages along the Gay Head-Bermuda transect. — Deep-Sea Res., 1965, vol. 12, p. 845—867.
- Sibuet M., Lawrence J.M. Organic content and biomass of abyssal Holothuroids (Echinodermata) from the bay of Biscay. — Mar. Biol., 1981, vol. 65, N 2, p. 143—148.
- Thiel H. Meiofauna und Struktur der benthischen Lebensgemeinschaft des Iberischen Tiefseebeckens. — "Meteor Forschungsergebn. R. 2, 1972, N 12, S. 36—52.

TO THE BENTHIC INVESTIGATION IN THE NORTH AMERICAN BASIN OF THE ATLANTIC OCEAN

N.G. Vinogradova, R.Ja. Levenstein, F.A. Pasternak

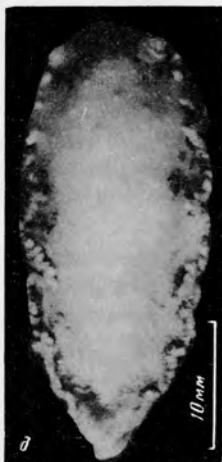
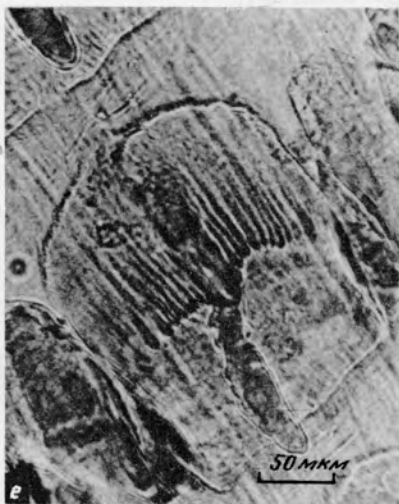
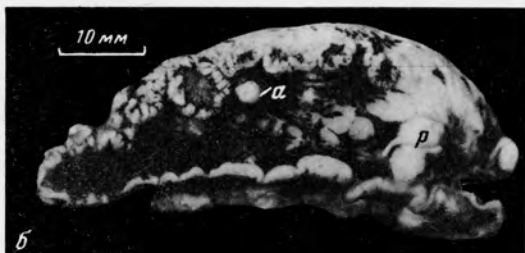
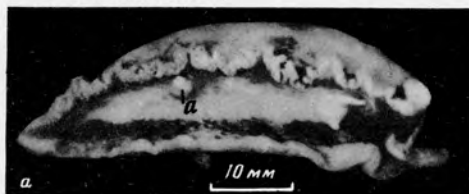
S u m m a r y

Description is given of the trawl catches made during the 2nd cruise of the R/V "Vitjaz" in North American Basin at the depth 4440—5450 m. The bottom of the southern part of the Plain is very poor and this area belongs to the Oceanic oligotrophic region. The investigated deep-sea benthos is compared with the bottom fauna of another abyssal plains of the North Atlantic.



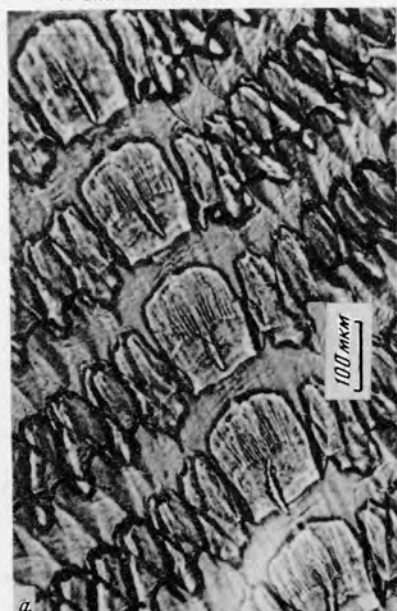
Структура органогенного комка (ст. 2474, точка 9)

а — увеличение 450 раз; *б* — увеличение 1000 раз; *в* — увеличение 5000 раз



Tritonia nigromaculata sp. nov. (фотографии)

а, д — паратип, б—з — голотип (а — анус, р — пенис), е — рахиальный зуб радулы (особь N1, 5-й ряд с заднего конца радулы)



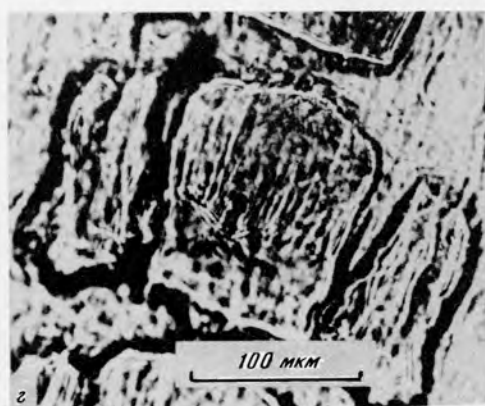
а



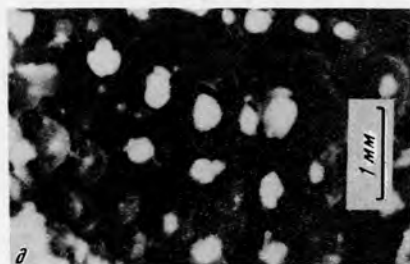
б



в



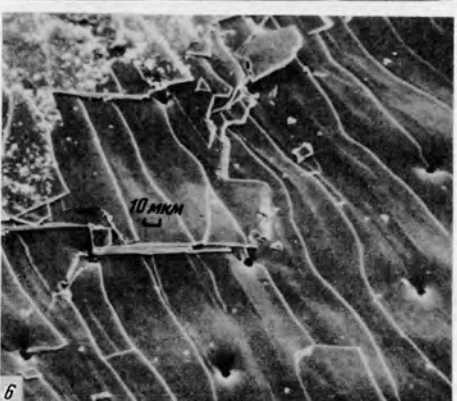
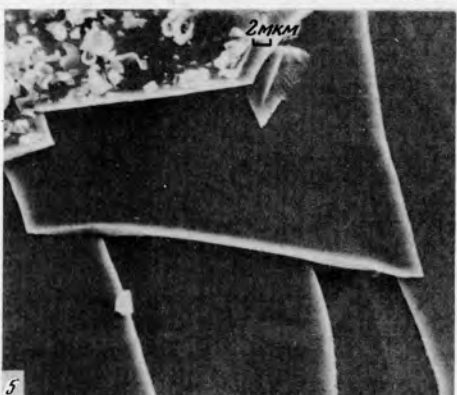
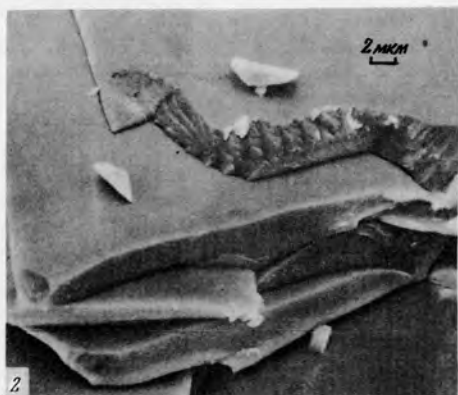
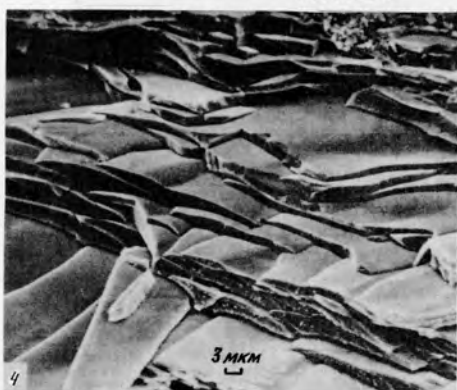
г



д

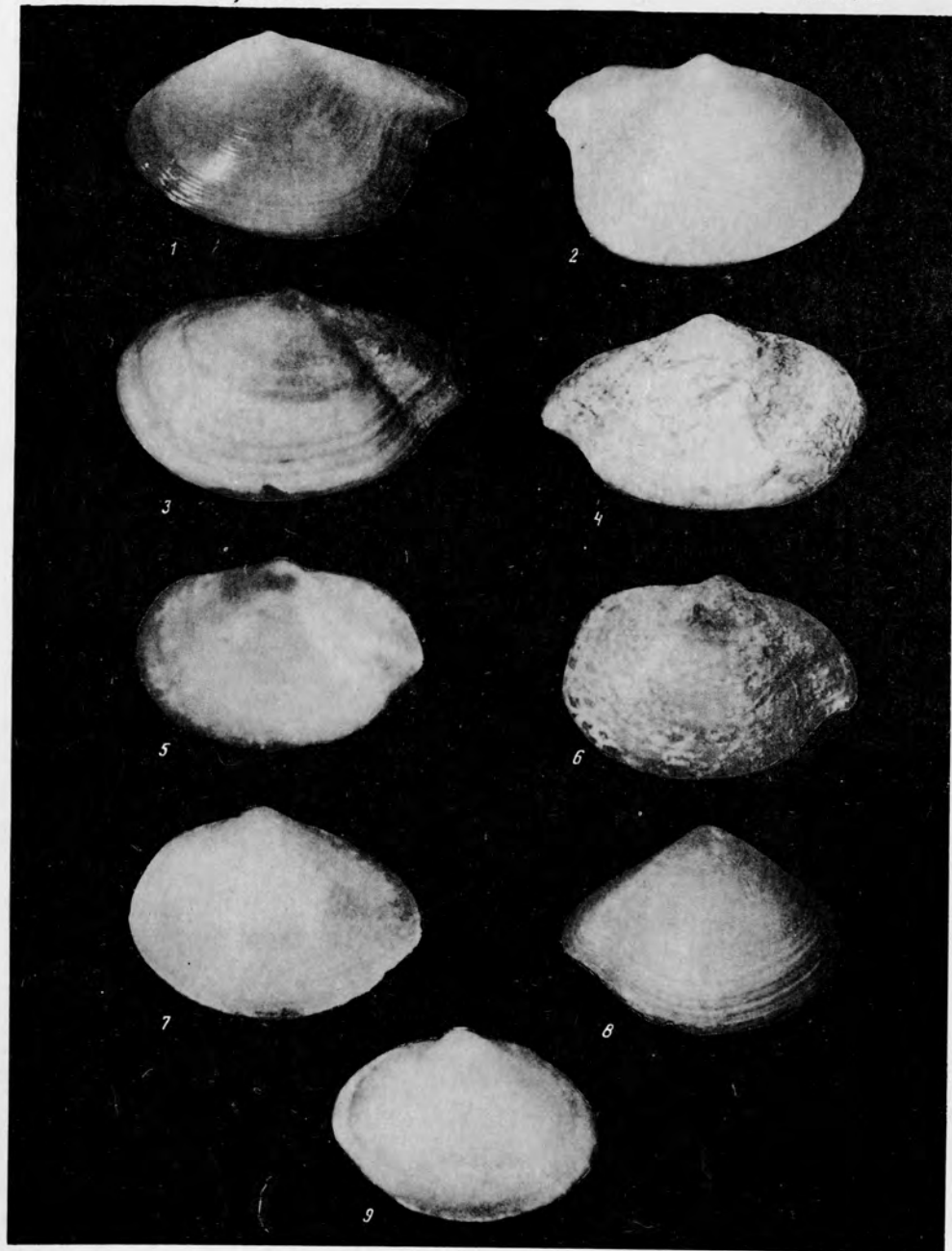
T. nigromaculata

а—г — зубы радулы (а — участок радулы, 16—20 ряды, особи N1; б — рахидальный зуб 19-го ряда с переднего конца радулы; в, г, — стершиеся зубы передних рядов той же радулы); д — участок кожного покрова на велуме особи N1

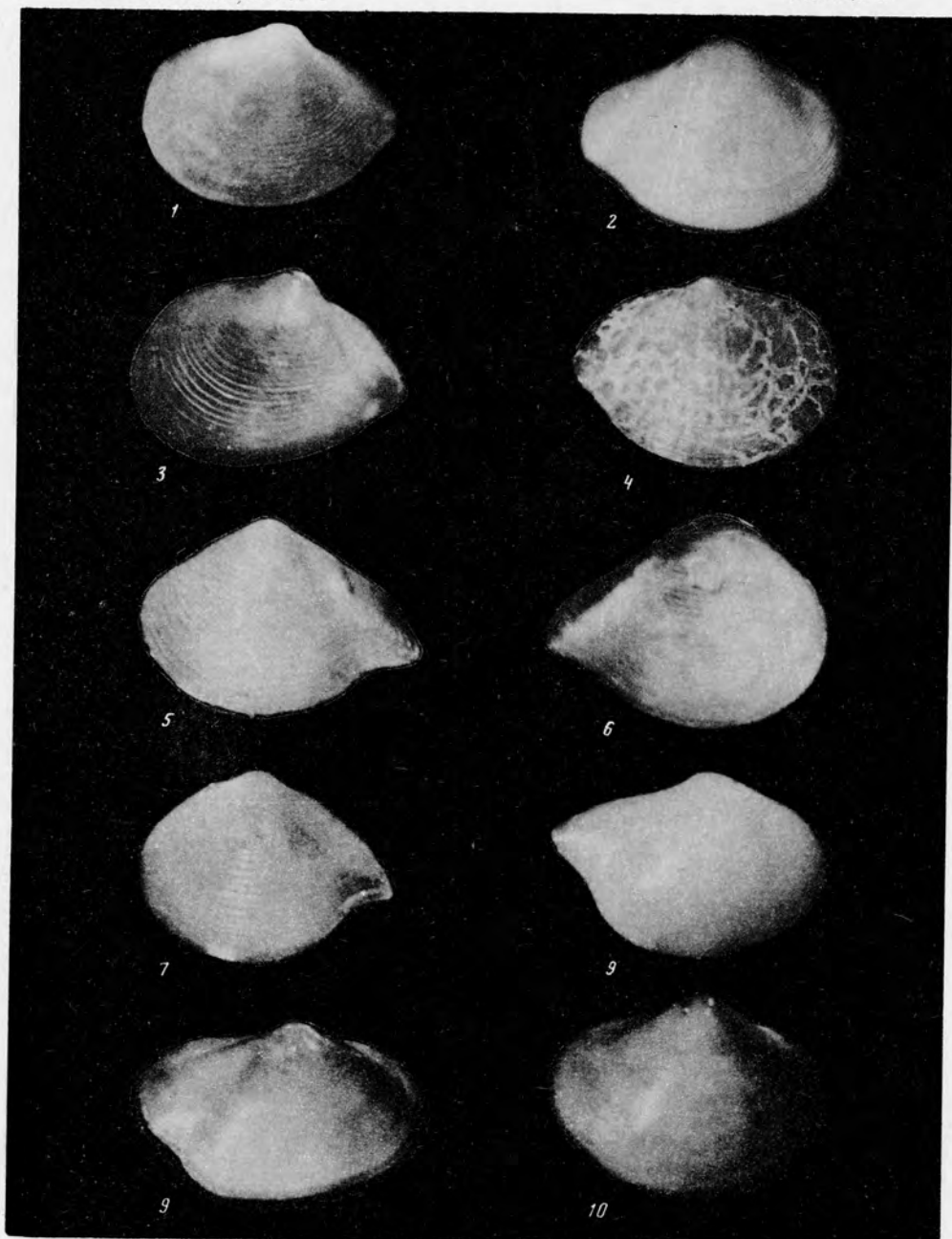


Морфология фибр вторичного слоя раковин глубоководных замковых брахиопод.
(Съемка под электронным сканирующим микроскопом MSM=9).

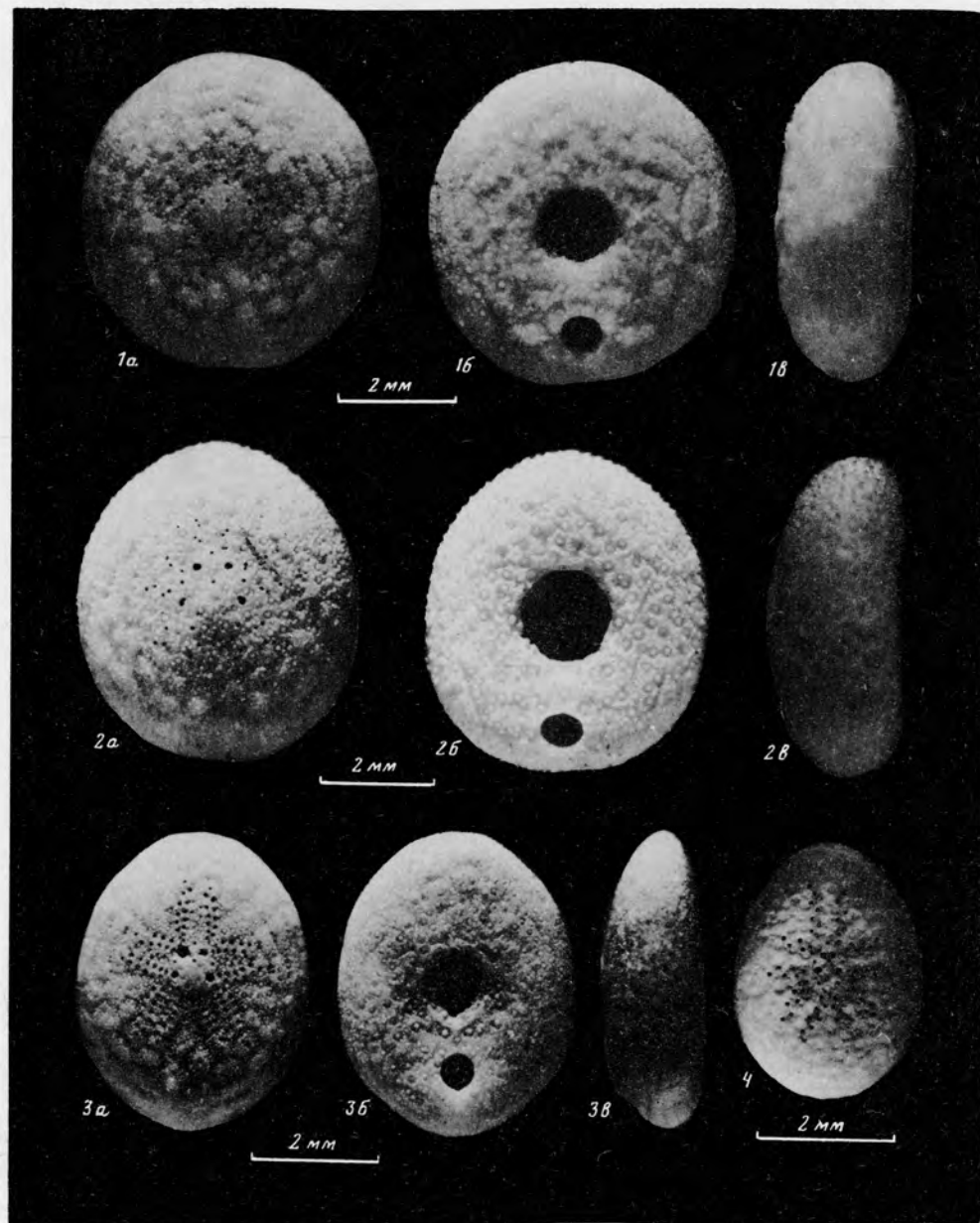
1 — скол педальной створки *Macandrevia diamantina* в средней части раковины вблизи от ее внутренней поверхности; 2, 3, 4. — скол педальной створки *Neorhynchia strebeli* в средней части раковины вблизи ее внутренней поверхности (3) и в середине скола (2, 4); 5, 6 — скол брахиальной створки *Abyssothyris Wyvillei* в средней части раковины вблизи внутренней поверхности. Масштаб обозначен разрывом белой маркерной линии, соответствующим 1 мкм



1 — *Bathyspinula oceanica*. Голотип; 2 — *Bathyspinula latirostris*. Голотип; 3 — *Ledellina formabile*. Голотип; 4 — *Ledellina olivacea*. Голотип; 5 — *Ledellina convexirostra*. Голотип; 6 — *Ledellina anteroplana*. Голотип; 7 — *Ledella jucatanica*. Голотип; 8 — *Ledella sandersi*. Голотип; 9 — *Ledella escaudata*. "Академик Курчатов", ст. 880

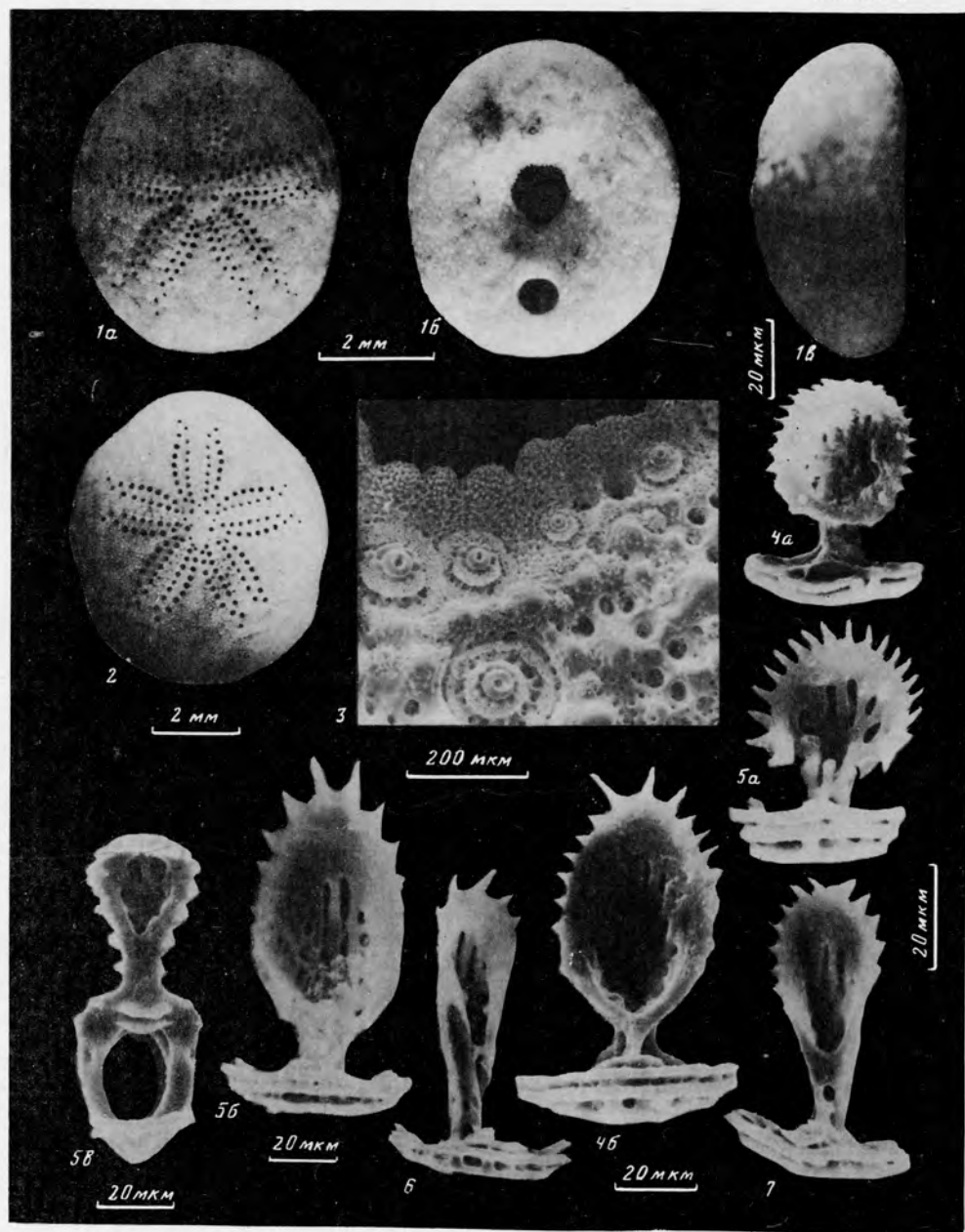


1 — *Ledella ultima*. "Академик Курчатов", ст. 1202; 2 — *Ledella crassa*. "Академик Курчатов", ст. 1181; 3 — *Ledella austrocubana*. Голотип; 4 — *Ledella inopinata*. "Академик Курчатов", ст. 914; 5 — *Ledella procumbens*. "Витязь", ст. 5243; 6 — *Ledella kermadecensis*. "Витязь", ст. 5944-1; 7 — *Ledella solidula*. "Академик Мстислав Келдыш", ст. 44; 8 — *Ledella polita*. Голотип; 9 — *Parayoldiella ultraabyssalis*. Голотип; 10 — *Intercalaria mediana*. Голотип



Панцири морских ежей рода *Echinocyamus*.

- 1 — *E. scaber scaber*, ст. 7273, "Витязь-1" (5,6 мм); 2 — *E. scaber* "C", ст. 5322, "Витязь-1" (5,6 мм);
3 — *E. propectus*, ст. 4565, "Витязь-1" (4,4 мм); 4 — *E. insularis insularis*, ст. 582, "Дмитрий Менделеев" (4,0 мм)



Панцири (1,2), край перистома (3), створки трифидных (4а, 5а), тридентных (4б, 5б, 6, 7) и офицефальных (5в) педицеллярий морских ежей рода *Echinocyamus*

1 — *E. crispus elegans*, ст. 4860, "Витязь-1" (5,5 мм); 2 — *E. crispus subsp.*, ст. 4735, "Витязь-1" (6,9 мм); 3 — *E. crispus crispus*, ст. 3069, "Академик Курчатов"; 4 — *E. scaber scaber*, ст. 6818, "Витязь-1"; 5 — *E. crispus elongatus*, ст. 7247, "Витязь-1"; 6 — *E. scaber "B"*, ст. 1256, "Дмитрий Менделеев"; 7 — *E. pusillus*, ст. 34, "Московский университет"

УДК 591.524.11

О ВИДОВОМ СОСТАВЕ НАСЕЛЕНИЯ ГЛУБОКОВОДНЫХ ТРОФИЧЕСКИХ ОБЛАСТЕЙ

М.Н. Соколова

В настоящее время лимитирующее влияние трофического фактора на глубоководное донное население океана бесспорно [Бирштейн и Виноградов, 1971; Беляев и др., 1973; Thiel, 1979; Виноградова, 1980]. В связи с этим представляется существенным проследить на конкретном материале распространение видов донных беспозвоночных в разных частях океана, характеризующихся неодинаковыми условиями питания. В предлагаемой работе рассмотрено распространение видов по глубоководным донным трофическим областям океана, различающимися распределением пищевых группировок и обилием макробентоса (животных крупнее 0,5 см) вследствие различия условий питания в этих регионах. Ранее мы проводили подобный анализ, и его основные результаты были опубликованы [Соколова, 1978, 1979]. Здесь использованы дополнительные материалы и полученные результаты изложены в более полном объеме. Не останавливаясь подробно на схеме глубоководных трофических областей, рассмотренной ранее [Соколова, 1979, 1981а, б], ограничимся их кратким перечислением. Выделены три эвтрофные области: Приконтинентальная эвтрофная на периферии каждого океана, Океаническая эвтрофная, непосредственно примыкающая к Приконтинентальной, Экваториальная эвтрофная, "перепоясывающая" океаны, и две олиготрофные (центральные) — Северная и Южная — под антициклоническими круговоротами вод. Среди эвтрофных областей Приконтинентальная характеризуется наиболее благоприятными условиями питания, а Океаническая и Экваториальная — менее благоприятными условиями по сравнению с Приконтинентальной. Из олиготрофных областей Южная отличается наиболее неблагоприятными условиями.

Анализ распространения видов в перечисленных трофических областях позволяет оценить фаунистическое сходство и отличия населения этих областей, выявить степень его специфичности. В задачу входит не полный фаунистический анализ выделенных регионов, а их сравнение на основе выборки видов из разных систематических групп. Для этой цели нами были использованы результаты видовых определений глубоководной фауны преимущественно из коллекций, собранных экспедициями Института океанологии АН СССР на ложе океана, поскольку именно эти сборы позволяют судить о фауне центральных частей океанов. Систематические группы отработаны неодинаково, что в значительной мере определило различие в количестве видов, рассмотренных нами по отдельным группам, а также повлияло на выбор самих групп. Кроме того, при выборе для анализа не были взяты виды из обработанных групп детритофагов с заведомо резкой приуроченностью к

¹ Объектами исследования служат только беспозвоночные, населяющие донные осадки. Население других субстратов (например, растительных остатков) в работе не рассматривается.

Приконтинентальной области, служившие индикаторами изменения условий питания на границах трофических областей. Для анализа удалось выбрать 132 вида, которые составляют около 7% от общего числа известных [Виноградова, 1977] для абиссали океана. В их число вошли 15 видов губок [Колтун, 1970], 13 видов пеннатулярий и антипатарий [Пастернак, 1958, 1961а, б, 1962, 1964, 1970, 1973, 1975а, б, 1976, Pasternak, 1977; Grasshoff, 1981], 6 видов одиночных мадрепоровых кораллов [Келлер, 1976, 1981], 8 видов лопатоногих моллюсков [Чистиков, 1982], 7 видов двустворчатых моллюсков [Филатова 1958, 1976; Филатова, Шилейко, в печати; Oliver, Allen, 1980], 37 видов и подвидов сипункулид [Мурина, 1979; Cutler, 1977, 1980], 17 видов и подвидов пантопод [Турпаева, 1971а—в, 1973, 1975], 14 видов усоногих ракообразных [Зевина, 1970, 1973а—в, 1975а—б, 1976], 12 видов брахиопод [Зевина, 1965, 1973, 1975а—б, 1976, 1981], 1 вид асцидий [Виноградова, 1970; Kott, 1969], 2 вида офиур [Литвинова, 1972; Беляев, Литвинова, 1976]. Нами использованы все опубликованные и частично неопубликованные данные о нахождении перечисленных видов и подвидов. За предоставление оригинальных определений мы выражаем глубокую благодарность сотрудникам Института океанологии З.А. Филатовой, Е.П. Турпаевой, Н.Б. Келлер и Н.М. Литвиновой. Кроме того, при анализе распространения видов привлечены некоторые данные из картотеки абиссальных видов, составленной Н.Г. Виноградовой, которую мы сердечно за это благодарим.

Тип питания рассмотренных нами видов и подвидов неодинаков. Большинство из них (63 вида) относятся к сестонофагам, 44 — к детритофагам, 17 — к плотоядным, 8 видов не могут быть с уверенностью отнесены ни к одной из этих групп. Их представляют лопатоногие моллюски, питание которых пока недостаточно изучено. Имеющиеся фрагментарные данные свидетельствуют о частичном использовании ими в пищу донных фораминифер и детрита со дна.

При анализе распространения в трофических областях мы разделили виды и подвиды на группы в соответствии с их нахождением только в границах Приконтинентальной области, затем в соответствии с их нахождением в Океанической и Экваториальной эвтрофных областях (за пределами Приконтинентальной) и, наконец, соответственно с их нахождением в олиготрофных областях. При этом был принят во внимание диапазон вертикального распределения и виды разделены на эврибатные и глубоководные. В последние включены все встреченные глубже 1000 м (так как глубже 1000 м бесспорно исключается переходная зона от сублиторали к батии и тем самым виды, которые могли быть отнесены к мелководным). Для эврибатных видов учитывали число находжений на абиссальных глубинах и выделяли виды с единичными находжениями. Из 132 рассматриваемых видов и подвидов 65 относятся к эврибатным и 67 к глубоководным, из которых 52 обитают глубже 2000 м и 26 глубже 3000 м. При анализе распространения не имело значения, в каком из океанов найден вид, существенно лишь, в какой трофической области (любого из океанов).

I группа. Эврибатные виды и подвиды, которые не выходят за пределы Приконтинентальной эвтрофной области и более или менее широко распространены в абиссали одного или нескольких океанов. Для большинства этих видов и подвидов (кроме N 2, 12, 14 и 17) их находжения в абиссали оказываются многочисленнее на склонах глубоководных желобов и на нижней части материковых склонов, чем на океаническом ложе. Почти все они (за исключением видов N 1, 3, 7 и 9) обычны на шельфе и верхнем склоне. В составе этой группы насчитывается 17 видов из рассматриваемых ниже.

1. *Asbestopluma occidentalis* (Lambe).
2. *Hyalonema apertum* Schulze.
3. *Umbellula durissima* Kolliker.
4. *Kophobelemnion stelliferum* (Muller).
5. *Pennatula phosphorea* L.

6. *Colossendeis megalonyx megalonyx* Fry et Hedgpeth.
7. *Colossendeis megalonyx tenera* (Hilton).
8. *Colossendeis angusta* Sars.
9. *Colossendeis macerrima* Wilson.
10. *Colossendeis colossea* Wilson.
11. *Anoplodactylus typhlops* Sars.
12. *Verruca* (*Altiverruca*) *gibbosa* Hoek.
13. *Golfingia muricaudata* (Southern).
14. *Golfingia* (*Nephasoma*) *flagrifera* (Selenka).
15. *Golfingia margaritacea margaritacea* (Sars).
16. *Golfingia margaritacea trylomi* (Theel).
17. *Phasolion denticulum* Sato.

II группа. Почти исключительно в Приконтинентальной эвтрофной области встречаются те эврибатные виды и подвиды, находки которых в абиссали единичны, т.е. спускающиеся в редких случаях на ложе океана с шельфа или даже с литорали, где они имеют широкое распространение в одном или нескольких океанах. В составе этой группы насчитывается 18 видов и подвидов из рассматриваемых ниже.

1. *Esperiopsis plumosa* Tanita.
2. *Umbellula pelucida* Kükenthal.
3. *Protoptilum cyaneum* Kükenthal.
4. *Colossendeis robusta* Hoek.
5. *Megalasma minus* Annandale.
6. *Lithacrosiphon cristatus* Sluiter.
7. *Golfingia catharinae* (Grube).
8. *Phascolosoma scolops scolops* Selenka et Man.
9. *Phascolosoma pectinatum* Keferstein.
10. *Phascolosoma nigrescens* Keferstein.
11. *Phascolosoma strombi* (Montagu).
12. *Golfingia* (*Nephasoma*) *rutilofusca* (Fischer).
13. *Themiste minor* (Ikeda).
14. *Sipunculus* sp. (cf. *aeguibilis*) Sluiter.
15. *Macandrevia americana* Dall.
16. *Dallithyris cubensis* (Pourtales).
17. *Terbratulina retusa* (Linnaeus).
18. *Chlidonophota chuni* (Blochmann).

III группа. Приконтинентальной эвтрофной областью ограничено распространение многих глубоководных видов, которые почти все (кроме N 4, 11 и 21) обитают глубже 2000 м. Большинство найдено как на ложе океана вблизи основания материкового склона, так и в нижней части самого склона, а также на склонах глубоководных желобов. Исключение составляют шесть видов (N 1, 6, 7, 16, 18 и 19), встречающиеся только на ложе. Всего глубоководных видов с таким распространением насчитывается 21; при этом 12 из них найдены не менее 5 раз, а остальные 9 видов — 3—4 раза (отмечены звездочкой, см. список).

- *1. *Chondrocladia dichotoma* Levi.
- *2. *Holascus undulatus* Schulze.
3. *Fungiacyatus pseudostephana* Keller.
4. *Caryophyllia ambrosia* Alcock.
5. *Kophobelemnon biflorum* Pasternak.
- *6. *Umbellula hemigymna* Pasternak.
- *7. *Umbellula monocephalus* Pasternak.
8. *Costentalina indica* Chistikov.
9. *Ascorynchus inflatum* Stock.
10. *Colossendeis minuta* Hoek.
11. *Ascorynchus abyssi* Sars.

- *12. *Colossendeis media* Hoek.
- *13. *Nymphon femorale* Fage.
- *14. *Scalpellum hexagonum* (Hoek).
- 15. *Scalpellum debile* Aurivillius.
- 16. *Scalpellum fedicovi* Zevina.
- *17. *Scalpellum levinsoni* Zevina.
- *18. *Scalpellum theorassi* Zevina.
- 19. *Spinula tasmanica* Knudsen.
- 20. *Spinula filatovae* Knudsen.
- 21. *Golfingia capitata* (Gerould).

IV группа. В Океанической и Экваториальной эвтрофных областях обнаружены эврибатные виды, относящиеся к широко распространенным и в абиссали, и на меньших глубинах одного или нескольких океанов (см. ниже список). Среди этих видов почти все (за исключением видов N 3, 8, 9,] в пределах Приконтинентальной области населяют не только ложе океана, но и склоны желобов, и нижнюю часть материковых склонов, где встречаются иногда даже чаще, чем на ложе (сходно с видами I группы). Большинство видов IV группы характеризуется многочисленными находками в Приконтинентальной области и одной-двумя в Океанической или Экваториальной; для видов N 3, 4, 8 число находжений одинаково, а один (N 7) найден преимущественно в двух последних областях. Шесть видов из IV группы встречены и в Океанической и в Экваториальной областях (виды N 4, 5, 7, 8, 12, 16). Один подвид выходит из Приконтинентальной только в Экваториальную (N 18); остальные 10 видов и 1 подвид выходят только в Океаническую.

- 1. *Chondrocladia concrescens* (Schmidt).
- 2. *Chondrocladia clavata* Ridley et Dendy.
- 3. *Caulophagus latus latiforum* (Jjima).
- 4. *Fungiacyathus symmetricus* (Pourtales).
- 5. *Bathypathus patula* Brook.
- 6. *Umbellula magniflora* Kölliker.
- 7. *Umbellula lindahli* Kölliker.
- 8. *Bathoxiphus soyomaru* Okutani.
- 9. *Bathoxiphus tricarinatus* (Boissevain).
- 10. *Pallenopsis pilosa* (Hoek).
- 11. *Colossendeis macerrima leptorhynchus* Turpaeva.
- 12. *Scalpellum iaponicum* Hoek.
- 13. *Scalpellum albatrossianum* Pilsbry.
- 14. *Golfingia* (*Nephasoma*) *schuettei* (Augener).
- 15. *Golfingia vulgaris vulgaris* (Blainville).
- 16. *Golfingia* (*Nephasoma*) *minuta* (Keferstein).
- 17. *Golfingia murinae* Cutler.
- 18. *Chlidonophora incerta* (Davidson).
- 19. *Cryptopora gnomon* Jeffreys.

V группа. Редко выходящие в Океаническую или Экваториальную области эврибатные виды, находки которых единичны в абиссали, но многочисленны на шельфе и даже на литорали (в одном или нескольких океанах). В числе таких видов, составляющих V группу, оказались, только 6 сипункулид. Пять из них (кроме вида N 2) в Приконтинентальной области встречены лишь в нижней части материкового склона, т. е. их нахождения в Океанической или Экваториальной области для ложа океана оказываются единственными. Каждый из видов рассматриваемой группы найден не более 1—3 раз на абиссальных глубинах Приконтинентальной области и по одному разу за ее пределами — один вид (N 3) в Экваториальной области, а остальные пять — в Океанической (см. список)

1. *Golfingia anderssoni* (Theel).
2. *Golfingia appendiculata* (Sato).
3. *Golfingia ohlini* (Theel).
4. *Golfingia trichocephala* (Sluiter).
5. *Golfingia confusa confusa* (Sluiter).
6. *Sipunculus norvegicus nitidas* Stuitter.

VI группа. В Океаническую и Экваториальную области выходят многие глубоководные виды — 29 из числа рассматриваемых (см. список ниже). Большинство их (кроме N 7, 10, 11, 16, 17, 19, 20, 21, 23, 25) известны с глубины не менее 2000 м. Около половины видов этой группы в пределах Приконтинентальной области встречены преимущественно на ложе или в равной мере как на ложе, так и на склонах глубоководных желобов и в нижней части материковых склонов (N 3, 6, 7, 8, 9, 13, 15, 17, 20, 22, 26, 27), для некоторых — число находок на склонах больше, чем на ложе (у видов N 10, 11, 12, 16, 19, 21, 25). Пять видов этой группы в пределах Приконтинентальной области встречены вообще только на склонах (N 4, 5, 23, 24, 28) и их находки в Океанической или Экваториальной области являются для ложа океана единственными. Только на ложе встречены виды N 1, 2, 14, 18, 29. Среди видов рассматриваемой группы подавляющее большинство характеризуется многочисленными находками в Приконтинентальной области и немногими — за ее пределами в Океанической и Экваториальной областях. Исключение составляют виды (N 6, 23 и 28), которые обнаружены в равной мере в Приконтинентальной и либо в Океанической (N 6), либо в Экваториальной области (N 23 и 28), а также один вид (N 25), у которого суммарное число находжений в Океанической и Экваториальной областях оказалось в полтора раза больше, чем в Приконтинентальной области.

Четыре вида VI группы встречены и в Океанической, и в Экваториальной области (виды N 7, 25, 26, 29). Пять видов выходят из Приконтинентальной области только в Экваториальную (виды N 5, 16, 22, 23, 28), остальные 20 видов — только в Океаническую.

1. *Chondrocladia crinita* Ridley et Dendy.
2. *Polimastia sol pacifica* Koltun.
3. *Bathydorus fimbriatus* Schulze.
4. *Asbestopluma wolfii* Levi.
5. *Bathyactis marencelleri* Vaughan.
6. *Leptopenus discus* Moseley.
7. *Umbellula thomsoni* Kölliver.
8. *Costentalina pacifica* Chistikov.
9. *Costentalina tuscarorae tuscarorae* Chistikov.
10. *Colossendeis gracilis* Hoek.
11. *Pantopipetta longituberculata* Turpaeva.
12. *Nymphon procerum* Hoek.
13. *Scalpellum truncatum* Hoek.
14. *Scalpellum marginatum* Hoek.
15. *Golfingia culteri* Murina.
16. *Golfingia constricticervix* Culter.
17. *Golfingia* (*Nephasoma*) *capilleformis* Murina.
18. *Golfingia* (*Nephasoma*) *depressa* (Sluiter).
19. *Phascolion lutense* Selenka.
20. *Onchnesoma magnibatium* (Culter).
21. *Phascolion pacificum* Murina.
22. *Sipunculus lomonosovi* Murina.
23. *Phascolosoma abyssorum* (Southern).
24. *Leptothyrella ignota* Muir-Wood.
25. *Abyssothyris wyvillei* (Davidson).
26. *Neorhynchia strebeli* (Dall).

27. *Notorygmia diamantina* (Dall).

28. *Gryphus clarkeana* Dall.

29. *Culeolus murrayi* (Herdman).

VIa. Среди видов и подвидов, населяющих Океаническую и Экваториальную области, удалось обнаружить четыре таких, которые не были найдены в Приконтинентальной эвтрофной области (см. список). Все они относятся к глубоководным и известны только с ложа океана, причем два (N 3, 4) — по единичным находениям. Из четырех видов один (N 2) обнаружен и в Экваториальной и в Океанической областях, два (N 1 и 3) — только в Океанической, один подвид (N 4) — только в Экваториальной.

1. *Costentalina elegans* Chistikov.

2. *Costentalina leptococoncha* Chistikov.

3. *Golfingia vitjazi* Murina.

4. *Golfingia elongata abyssalis* Murina.

VII группа. За пределы областей с эвтрофными условиями в области с олиготрофными условиями выходят только пять эврибатных видов из числа рассматриваемых (см. список). Четыре из них (N 1—4) широко распространены в Приконтинентальной области, как на ложе, так и на верхней части склонов материков и желобов, а один (вид N 3), кроме того, обычен на шельфе. Пятый вид встречается в Приконтинентальной области только на склоне (как на абиссальных), так и на батимальных глубинах). Из пяти видов группы у трех (N 1, 3, 4) число находений в Океанической и Экваториальных областях оказывается примерно таким же, что и в Приконтинентальной области. Один вид (N 2) многократно отмечен в Приконтинентальной области и лишь дважды в Океанической, а другой (N 5), наоборот, был многократно обнаружен в Экваториальной и Океанической областях и лишь дважды в Приконтинентальной. Три вида VII группы (N 1, 4 и 5) в эвтрофных условиях распространены и в Океанической и Экваториальной областях, а два (N 2 и 3) — только в Океанической. Из видов VII группы лишь один (N 4) характеризуется многочисленными находениями в областях с олиготрофными условиями, остальные встречались там не более 1—3 раз. При этом три вида (N 1, 4, 5) выходят и в Северную и в Южную олиготрофные области, а два (N 2 и 3) — только в Северную.

1. *Acar (Bentharca) asperula* (Dall).

2. *Scalpellum vitreum* Hoek.

3. *Golfingia (Nephasoma) improvisa* (Theel).

4. *Pelagodiscus atlanticus* (King).

5. *Ophiopyrgus wyvillethomsoni* Lyman.

VIII. В областях с олиготрофными условиями обнаружены 12 глубоководных видов из числа рассматриваемых (см. список). Все они встречаются от Приконтинентальной эвтрофной до олиготрофных областей (в одном или нескольких океанах) и почти все (кроме N 11) глубже 2000 м. В пределах Приконтинентальной области большинство населяет и ложе, и склоны желобов в более или менее равной мере, за исключением видов N 2 и 3, найденных только на ложе, а также вида N 5 и подвида N 11, обнаруженных только на склонах.

Шесть видов VIII группы отличаются более-менее сходным числом находений в пределах разных областей с эвтрофными условиями; четыре (N 8, 9, 10, 12) гораздо реже встречаются в Океанической или Экваториальной области по сравнению с Приконтинентальной, а пятый (вид N 3) найден только в Приконтинентальной. Из остальных одиннадцати видов VIII группы восемь распространены и в Океанической и в Экваториальной эвтрофных областях, а три (виды N 2, 10, 11) — только в Океанической. Из видов VIII группы лишь один (N 5) отличается большим числом находений в олиготрофных областях, превышающем таковое в эвтрофных, почти у всех остальных соотношение обратное и в единственном случае — равное (вид N 11). Из 12 видов VIII группы четыре (N 2, 4, 5 и 7) встречаются и в Северной и в Южной олиготрофных областях, пять видов (N 6, 8, 9, 11 и 12) найдены только в 38

Северной олиготрофной области, остальные три (N 1, 3, 10) — только в Южной олиготрофной области.

1. *Cladorhiza rectangularis* Ridley et Dendy.
2. *Cladorhiza longipinna* Ridley et Dendy.
3. *Asbestopluma biserialis* Ridley et Dendy.
4. *Bathypates lyra* Brook.
5. *Costentalina tuscatorae subcentralis* Chistikov.
6. *Arca orbiculata* Dall.
7. *Spinula calcar* (Dall).
8. *Spinula oceanica* Filatova.
9. *Ledella crassa* Knudsen.
10. *Scalpellum regium* Thomson.
11. *Scalpellum abyssicola* Hoek.
12. *Perlophiura profundissima* Beljaev et Litvinova.

VIIIa. Кроме указанных выше 12 глубоководных видов, в областях с олиготрофными условиями найден один вид одиночного мадрепорового коралла (*Deltocyathus parvulus* Keller), который в отличие от остальных 12 пока не обнаружен в Приконтинентальной эвтрофной области. Большинство его находений приходится на Океаническую эвтрофную область, где он обитает преимущественно на ложе, но в одном случае встречен также на подводной горе (глубина 1950 м). В олиготрофных условиях единичные находения этого мадрепорового коралла отмечены и в Северной и в Южной областях Тихого океана.

Сводные данные о распределении рассматриваемых видов по выделенным нами восьми группам приведены в табл. 1. Из нее следует, что 56 видов, входящие в I, II и III группы, ограничены в своем распространении Приконтинентальной эвтрофной областью: 54 вида (IV, V и VI групп) выходят из Приконтинентальной эвтрофной области в Океаническую или Экваториальную, 4 вида (VIIa группа) найдены только в Океанической и Экваториальной областях; 18 видов выходят из областей с эвтрофными условиями в области с олиготрофными условиями.

На основании выделенных нами групп видов и подвидов удастся выявить три основных типа их распространения в трофических областях (табл. 2). По нашему мнению, они определяются способностью вида существовать либо только в самых благоприятных условиях питания, либо в любых благоприятных, либо, наконец, в любых условиях — от самых благоприятных до самых неблагоприятных.

А. Приконтинентальный тип распространения имеют виды и подвиды, обитающие только в пределах Приконтинентальной эвтрофной области, характеризующейся наиболее благоприятными условиями в абиссали океана (I, II, III групп). Распространение вида внутри Приконтинентальной области может быть более или менее широким, т.е. вид может быть встречен по всему "кольцу" Приконтинентальной области на периферии океана, в половине этого "кольца" или только в одном его секторе. Может варьировать и широта распространения вида в Приконтинентальной области одного, или двух, или трех океанов.

Б. Океанический тип распространения имеют виды и подвиды, обитающие не только в Приконтинентальной эвтрофной области, но и за ее пределами в смежной с ней Океанической эвтрофной, а также в Экваториальной эвтрофной (IV, V, групп). Многие из таких видов в Приконтинентальной эвтрофной распространены шире, чем в Океанической. Так, вид может быть встречен почти по всему "кольцу" Приконтинентальной области и только в одном отрезке Океанической или Приконтинентальной — в трех океанах, а в Океанической — в одном океане. Некоторые виды с океаническим типом распространения могут быть обнаружены и в олиготрофных областях на аккумулятивных шлейфах островов и подводных горных сооружений, особенно если последние выходят "языками" из области с эвтрофными условиями в область с олиготрофными. При этом в границах шлей-

Таблица 1

Распределение рассматриваемых видов по группам

Исследованный таксон	Число видов	Выделенная группа								
		I	II	III	IV	V	VI	VIa	VII	VIII и VIIIa
Spongia	15	2	1	2	3	-	4	-	-	3
Pennatularia	11	3	2	3	2	-	1	-	-	-
Antipatharia	2	-	-	-	2	-	-	-	-	1
Madreporaria	6	-	-	2	1	-	2	-	-	1
Scaphopoda	8	-	-	1	2	-	2	2	-	1
Bivalvia	7	-	-	2	-	-	-	-	1	4
Pantopoda	17	6	1	5	2	-	3	-	-	-
Cirripedia	14	1	1	5	2	-	2	-	1	2
Sipuncula	37	5	9	1	4	6	9	2	1	-
Brachiopoda	12	-	4	-	2	-	5	-	1	-
Ascidacea	1	-	-	-	-	-	1	-	-	-
Ophiuroidea	2	-	-	-	-	-	-	-	1	1
Всего	132	17	18	21	19	6	29	4	5	13

Таблица 2

Трофическая область Выделенные группы	Эвтрофные			Олиготрофные		Тип распространения
	приконтинентальная	океаническая	экваториальная	Северная	Южная	
I						Приконтинентальный
II						
III						
IV {						Океанический
V {						
VI {						
VIa {						
VII {						Панталассный
VIII {						
VIIIa						

фов могут сохраняться эвтрофные условия. К океаническому типу мы относим также по их распространению три вида и один подвида (группа VIa), которые не найдены в Приконтинентальной эвтрофной области и известны только из Океанической и Экваториальной.

В. Панталассный тип распространения имеют виды и подвиды, обитающие как в эвтрофных, так и в олиготрофных областях (VII, VIII, VIIIa групп). Широта распространения панталассных видов варьирует, многие из них выходят только в одну из олиготрофных областей. Термин "панталассный" заимствован из планктонологии, где он применяется для группы видов, наиболее широко распространенных по площади океана над основным пикноклином. Наши панталассные виды наиболее широко распространены по площади дна океана в абиссали.

Из распространенных здесь видов и подвидов большинство (86%) относится к первым двум типам (42% к первому и 44% ко второму), т.е. ограничено в своем распространении областями с эвтрофными условиями, меньшинство (14%) относится к третьему типу, т.е. проникает в области с олиготрофными условиями. Среди видов и подвидов с приконтинентальным типом распространения большинство (63%) составляют эврибатные, среди видов и подвидов с океаническим типом наблюдается небольшой перевес доли глубоководных (57%), который увеличивается до 66% среди видов и подвидов с панталассным типом распространения. Ограничивающее влияние трофического фактора сильнее всего сказывается на эврибатных видах и подвидах с единичными находками в абиссали и широким распространением в верхней части склонов, на шельфе и даже на литорали (группы II и V). Они не выходят за границы эвтрофных областей и большинство (75%) имеет приконтинентальный тип распространения. Эврибатные виды, обычные в абиссали (группы I, IV, VII), не так ограничены, из них 42% имеет приконтинентальный тип распространения, около половины (46%) характеризуются океаническим типом, а 12% — панталассным типом распространения. Из 67 глубоководных видов и подвидов (группы III, VI, VIa, VIII, VIIIa) 31% имеет приконтинентальный тип распространения, половина — океанический и 19% — панталассный. Эврибатные и глубоководные виды и подвиды, характеризующиеся разным типом распространения в трофических областях, несколько отличаются по своему распределению в пределах Приконтинентальной области. Большинство эврибатных, обычных в абиссали, с приконтинентальным и океаническим типом распространения (группы I и IV) чаще встречаются на склонах материков и желобов, чем на океаническом ложе. Доля видов с такой приуроченностью к склонам составляет в I группе (т.е. среди приконтинентальных) 70%, в IV группе (т.е. среди океанических) 52%. В пределах той же Приконтинентальной трофической области большинство глубоководных видов и подвидов с приконтинентальным и океаническим типом распространения (группы III и VI) найдены преимущественно на океаническом ложе. У видов с панталассным типом распространения не выявляется подобной приуроченности эврибатных к склонам, а глубоководных к ложу в этой области.

Виды и подвиды, характеризующиеся океаническим и панталассным типом распространения, обнаруживают неодинаковую степень приуроченности к Приконтинентальной эвтрофной области и отличаются по широте своего распространения за ее пределами. Среди видов и подвидов с океаническим типом распространения из трех групп (IV, V, VI) подавляющее большинство (83%) имеет наибольшее число находок в Приконтинентальной области. В двух группах с панталассным типом распространения (группы VII и VIII) это наблюдается лишь у 29% видов и подвидов. Среди видов и подвидов с океаническим типом распространения из трех групп (IV, V, VI) большинство (66%) встречено только в Океанической области, гораздо меньше (18%) и в Океанической и в Экваториальной. Среди видов и подвидов с панталассным типом распространения, наоборот, большинство (65%) найдено и в Океанической и в Экваториальной областях, остальные — только в Океанической. Из видов с панталассным типом распространения одинаковое число

встречено как сразу в двух олиготрофных областях Северной и Южной, так и только в одной — Северной. Наименьшее число панталассных видов выходит в одну Южную олиготрофную область.

Выявление трех основных типов распространения видов и подвидов в разных трофических областях позволяет сравнить видовое богатство этих областей. В Приконтинентальной эвтрофной области по числу видов макробентоса население оказывается самым богатым, так как в ее пределах распространены не только приконтинентальные, но и подавляющее большинство океанических (93%) и панталассных (94%) видов. В макробентосе Приконтинентальной области половина приходится на эврибатные виды и подвиды и половина — на глубоководные.

Население Океанической и Экваториальной областей представляет собой в основном обедненный вариант населения Приконтинентальной. В Океаническую и Экваториальную области выходит 56% видов и подвидов из всех, встреченных в Приконтинентальной (из эврибатных — 44%, из глубоководных — 66%). В макробентосе Океанической и Экваториальной областей глубоководные виды преобладают (61%) над эврибатными. Из не найденных в Приконтинентальной области в Океанической удалось обнаружить пока 4 вида и 1 подвид (группы VIa и VIIIa) из них только 2 вида имеют несколько находжений. При этом нельзя исключить возможность, что один из них — *Costentalina elegans* Chistikov (группа VIa) — обнаружен в условиях питания, приближающихся к таковым Приконтинентальной области, в районе подножия Срединно-Индийского хребта. Условия питания на аккумулятивных шлейфах крупных подводных поднятий, находящихся в пределах Океанической и Экваториальной эвтрофных областей, приближаются к условиям питания, характеризующим Приконтинентальную область [Кучерук, 1979]. Это явление сходно с прослеживаемым в олиготрофных областях (см. выше), где на аккумулятивных шлейфах поднятий создаются условия, подобные эвтрофным. Причем различия между эвтрофными и олиготрофными условиями неизмеримо значительнее, чем между условиями питания двух эвтрофных областей — Приконтинентальной и Океанической. В результате эвтрофизированные аккумулятивные шлейфы в пределах олиготрофных областей четко выделяются по геологическим признакам и вслед за тем по составу населения [Соколова, 1978, 1979а, б, 1981а, б]. Аналогичное улучшение условий питания на аккумулятивных шлейфах было рассмотрено Н.В. Кучеруком [1979] в связи с анализом распространения глубоководных видов вдоль склонов подводных поднятий в Океанической эвтрофной области. Эти виды, будучи приуроченными к Приконтинентальной области, выходят в Океаническую, по мнению автора, лишь при улучшении условий питания близ основания склонов подводных поднятий. Выводы Н.В. Кучерука представляются нам убедительными. Однако методически выявление улучшения условий питания близ поднятий в Океанической области до уровня Приконтинентальной эвтрофной, по нашему мнению, не может осуществляться без помощи объективных геологических показателей, которые в подавляющем большинстве случаев пока отсутствуют. Лишь для крупных подводных поднятий типа срединно-океанических хребтов можно, по-видимому, безоговорочно расценивать условия питания у подножий в Океанической области, как сходные с условиями Приконтинентальной области.

Население олиготрофных областей по числу видов и подвидов макробентоса самое бедное, оно представляет собой только малую часть населения Океанической и Экваториальной эвтрофных областей. По данным нашей выборки, это 23% видов, встреченных в Океанической и Экваториальной (из глубоководных — 28%, из эврибатных — 16%). Обеднение населения олиготрофных областей по сравнению с Приконтинентальной областью еще значительнее (оно составляет всего 13% от числа встреченных в ней видов.) В макробентосе олиготрофных областей глубоководные виды численно значительно преобладают (72%) над эврибатными. В итоге можно говорить о существовании богатой специфичной собственно приконтинен-

тальной фауны, характеризующейся видами, распространенными только в Приконтинентальной эвтрофной области (44% ее населения). В Океанической и Экваториальной эвтрофных областях обнаружены немногочисленные виды (составляющие 5% из числа в них встреченных), которые, может быть, специфичны для этих областей, так как пока не встречены за их пределами. В олиготрофных областях видов макробентоса, не встреченных за их пределами, пока не обнаружено.

Влияние трофического фактора неодинаково проявляется в группах макробентоса с различным способом и источником питания. При суммарном анализе всех рассматриваемых видов и подвидов (кроме скафопод) в рамках трех пищевых группировок получается, что приконтинентальный и океанический типы распространения наблюдаются у 83% сестонофагов, 87% детритофагов и 100% плотоядных, т.е. панталассных видов оказалось чуть меньше среди детритофагов, чем среди сестонофагов, а среди плотоядных они не выявлены. Следует оговориться, что соотношение числа приконтинентальных, океанических и панталассных видов в группировках сестонофагов, детритофагов и плотоядных не может быть достаточно полно проанализировано на материале нашей выборки, поскольку мы не принимали во внимание детритофагов, служивших ранее, при выявлении трофических областей, индикаторами эвтрофных условий, а из плотоядных рассматривали только ползающих и относительно медлительных пантопод. В силу этого здесь оказалась преуменьшенной доля приконтинентальных и океанических видов в группировке детритофагов и не нашлось панталассных видов в группировке плотоядных, хотя их существование среди других плотоядных (например, быстро плавающих амфипод) не может вызывать никаких сомнений.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ распространения видов макробентоса в выделенных нами трофических областях на примере выборки из 132 видов и подвидов позволил установить три типа распространения. Они определяются способностью вида существовать либо только в самых благоприятных условиях питания, либо в любых благоприятных, либо, наконец, в любых условиях, от самых благоприятных до самых неблагоприятных. Первый тип — приконтинентальный — у видов, ограниченных Приконтинентальной эвтрофной областью (приконтинентальные виды); второй — океанический — у видов, выходящих из Приконтинентальной области в Океаническую и Экваториальную или обитающих только в двух последних (океанические виды); третий — панталассный — у видов, выходящих из областей с эвтрофными условиями в области с олиготрофными условиями (панталассные виды). Зависимость от условий питания убывает от приконтинентальных видов к панталассным. Большинству видов и подвидов из рассматриваемых (86%) свойственны приконтинентальный (42%) и океанический (46%) типы распространения, а меньшинству (14%) — панталассный.

Все три типа распространения обнаружены у глубоководных видов и у эврибатных, обычных в абиссали. У эврибатных, редких в абиссали, выявлены лишь два типа распространения — приконтинентальный и океанический, т.е. на них сильнее сказывается ограничивающее влияние трофического фактора. В целом среди приконтинентальных видов преобладают эврибатные (63%), среди океанических — глубоководные (57%), среди панталассных — тоже и еще сильнее глубоководные (66%).

Из видов и подвидов, выходящих за границы Приконтинентальной области, большинство океанических (83%) обнаруживает сильную приуроченность к Приконтинентальной области, в которой сосредоточена большая часть их находений. В противоположность этому большинство панталассных видов (71%) такой приуроченности не имеет, их находения распределены более или менее равномерно по разным эвтрофным областям. Большинство океанических видов и подвидов

(68%) выходит из Приконтинентальной только в Океаническую область, а большинство панталассных (65%) — и в Океаническую и в Экваториальную. Кроме того, среди панталассных видов одинаковое число выходит как в одну олиготрофную — Северную, так и сразу в две — Северную и Южную. Все эти отличия панталассных видов от океанических свидетельствуют о их большой эврибионтности. Выявление трех основных типов распространения видов и подвидов макробентоса в трофических областях позволяет сравнивать относительное видовое богатство этих областей. Население Приконтинентальной эвтрофной области по числу видов макробентоса самое богатое, так как в пределах этой области распространены не только приконтинентальные, но и большинство океанических (93%) и панталассных (94%) видов и подвидов. При этом в макробентосе Приконтинентальной области половину составляют эврибатные виды и подвиды. На долю специфичных для области собственно приконтинентальных видов и подвидов приходится здесь более 40%. Население Океанической и Экваториальной областей представляет собой обедненный вариант населения Приконтинентальной области, по числу видов она беднее последнего примерно вдвое. Эврибатных видов и подвидов здесь меньше, чем глубоководных, которые составляют более половины. Собственно океанические виды, не найденные в Приконтинентальной области, составляют незначительную долю населения Океанической и Экваториальной областей, на них приходится около 5%. Население олиготрофных областей представляет собой только малую часть населения Океанической и Экваториальной, по числу видов оно примерно в 4 раза беднее последнего; в нем сильно преобладают глубоководные виды, на которых приходится около двух третей. В олиготрофных областях пока не обнаружено ни одного специфичного вида, не встречающегося в эвтрофных условиях. Следовательно, можно говорить о существовании богатой специфичной фауны в пределах Приконтинентальной области, о весьма бедной специфичной фауне в Океанической и Экваториальной областях и об отсутствии такой фауны в олиготрофных областях с пессимальными условиями.

ЛИТЕРАТУРА

- Беляев Г.М., Литвинова Н.М. Новые роды и виды глубоководных офиур. — Бюл. МОИП, 1972, т. 77, № 3, с. 5—20.
- Беляев Г.М., Литвинова Н.М. Новые редкие виды глубоководных офиур. — Тр. ИОАП, 1976, т. 99, с. 126—139.
- Виноградова Н.Г. Глубоководные асцидии рода *Culeolus* Курило-Камчатского желоба. — Тр. ИОАН СССР, 1970, т. 86, с. 489—512.
- Виноградова Н.Г. Фауна шельфа, материкового склона и абиссали. — В кн.: Биологическая структура океана М.: Наука, 1977, с. 178—197. (Океанология. Биология океана; Т.1).
- Зевина Г.Б. Усоногие раки рода *Scalpellum* северо-западной части Тихого океана. — Тр. ИОАН СССР, 1970, т. 86, с. 252—276.
- Зевина Г.Б. *Scalpellidae* (Cirripedia) Индийского океана. 2. Виды подродов *Annandaleum*, *Mesoscalpellum*, *Neoscalpellum* рода *Scalpellum*. — Зоол. журн., 1973, т. 3, вып. 7, с. 1000—1007.
- Зевина Г.Б. *Scalpellidae* (Cirripedia) Индийского океана. 1. Виды подродов *Scalpellum* и *Acrosalpellum* рода *Scalpellum*. — Зоол. журн., 1973, т. 3, с. 842—848.
- Зевина Г.Б. Скальпеллиды (*Scalpellidae*, Cirripedia) залива Аляска. — Тр. ИОАН СССР, 1973, т. 91, с. 136—140.
- Зевина Г.Б. Усоногие раки (Cirripedia: Thoracica) района Американского Средиземноморья. — Тр. ИОАН СССР, 1975, т. 100, с. 233—258.
- Зевина Г.Б. Усоногие раки (Cirripedia Thoracica), собранные в 11-м рейсе нис "Академик Курчатов" в Атлантическом секторе Антарктики. — Тр. ИОАН СССР, 1975, т. 103, с. 183—193.
- Зевина Г.Б. Глубоководные виды усоногих раков (Cirripedia, Thoracica) Северной Америки. — Зоол. журн., 1976, т. 4, вып. 4, с. 1149—1155.
- Зезина О.Н. О распространении глубоководного вида плеченогих *Pelagodiscus atlanticus* (King). — Океанология, 1965, т. 5, вып. 2, с. 354—358.
- Зезина О.Н. Состав и распределение брахиопод в бентосе залива Аляска. — Тр. ИОАН СССР, 1973, т. 91, с. 192—222.
- Зезина О.Н. Современная фауна глубоководных брахиопод Карибского моря, источники и условия ее формирования. — Тр. ИОАН СССР, 1975, т. 100, с. 188—195.

- Зезина О.Н. Глубоководные брахиоподы из юго-восточной части Тихого океана и моря Скотия. — Тр. ИОАН СССР, 1975, т. 103, с. 247—258.
- Зезина О.Н. Новые и редкие канцеллотиroidные брахиоподы из батии и абиссали Океана. — Тр. ИОАН СССР, 1981, т. 115, с. 115—164.
- Келлер Н.Б. Глубоководные мадрепоровые кораллы рода *Fungicyathus* из Курило-Камчатского и Алеутского желобов и некоторых районов Мирового океана. — Тр. ИОАН СССР, 1976, т. 99, с. 31—44.
- Келлер Н.Б. Новое о мадрепоровых кораллах рода *Deltocyathus* (семейства *Caryophyllidae* Gray, 1847). — Тр. ИОАН СССР, 1982, т. 117, с. 147—150.
- Келлер Н.Б., Наумов Д.В., Пастернак Ф.А. Донные глубоководные кишечнополостные Карибского моря и Мексиканского залива. — Тр. ИОАН СССР, 1975, т. 100, с. 147—159.
- Колтун В.М. Фауна губок северо-западной части Тихого океана. — Тр. ИОАН СССР, 1970, т. 86, с. 165—221.
- Кучерук Н.В. О зоогеографическом районировании абиссобентали. — Бюл. МОИП. Сер. биол., 1979, N 5, с. 60—66.
- Мурина Г.В. Морские черви сикункулиды Мирового океана: Дис. ... д-ра биол. наук. М.: ЗИН АН СССР, 1979. 528 с.
- Пастернак Ф.А. Глубоководные антипатарии (*Antipatharia*) Курило-Камчатской впадины. Тр. ИОАН СССР, 1958, т. 27, с. 180—191.
- Пастернак Ф.А. Новые данные по видовому составу и распространению глубоководных пеннатулярий рода *Korhobeletnion* в северной части Тихого океана. — Тр. ИОАН СССР, 1961а, т. 45, с. 240—258.
- Пастернак Ф.А. Пеннатулярии (*Octocorallia*) и антипатарии (*Hexacorallia*), собранные советской комплексной антарктической экспедицией в 1955—1958 гг. — Тр. ИОАН СССР, 1961б, т. 46, с. 218—230.
- Пастернак Ф.А. Пеннатулярии рода *Umbellula* Cuvier (*Coelenterata*, *Octocorallia*) из антарктических и Субантарктических вод. — В кн.: Исслед. фауны морей. М.: Л.: Изд-во АН СССР, 1962, т. 119, с. 105—128.
- Пастернак Ф.А. Глубоководные пеннатулярии (*Octocorallia*) и антипатарии (*Hexacorallia*), собранные экспедицией на "Витязе" в Индийском океане. — Тр. ИОАН СССР, 1964, т. 96, с. 183—215.
- Пастернак Ф.А. Морские перья (*Octocorallia*, *Pennatularia*), найденные в ультраабиссали Курило-Камчатского желоба. — Тр. ИОАН СССР, 1970, т. 96, с. 236—248.
- Пастернак Ф.А. Глубоководные морские перья (*Octocorallia*, *Pennatularia*) Алеутского желоба и залива Аляски. — Тр. ИОАН СССР, 1973, т. 91, с. 108—127.
- Пастернак Ф.А. Глубоководные морские перья рода *Umbellula* из Карибского моря и желоба Пуэрто-Рико. — Тр. ИОАН СССР, 1975а, т. 100, с. 160—173.
- Пастернак Ф.А. Новые данные по составу и распределению глубоководных морских перьев (*Pennatularia*, *Octocorallia*) Перуано-Чилийского района Тихого океана и южной части Атлантического океана. — Тр. ИОАН СССР, 1975б, т. 103, с. 102—118.
- Пастернак Ф.А. Новые данные по составу и распространению в Тихом, Индийском и Атлантическом океанах глубоководных шипастых кораллов (*Hexacorallia*, *Antipatharia*). — Тр. ИОАН СССР, 1976, т. 99, с. 45—58.
- Соколова М.Н. Трофическая классификация типов распространения глубоководного макробентоса. — ДАН СССР, 1978, т. 241, N 2, с. 471—474.
- Соколова М.Н. Трофические области на ложе океана и характеристика их населения. — В кн.: Тез. докл. на 14-м Тихоокеан. науч. конгр. (Хабаровск, 1979): Морская биология, подсекция F II в. М., 1979а, с. 92—93.
- Соколова М.Н. О глобальном распространении трофических областей на ложе океана. — ДАН СССР, 1979б, т. 246, N 1, с. 250—252.
- Соколова М.Н. Трофические области на ложе океана и характеристика их населения. — В кн.: Биология больших глубин Тихого океана: (Материалы 14-го Тихоокеан. науч. конгр.). Владивосток: ДВНЦ, 1981а, с. 8—19.
- Соколова М.Н. К характеристике глубоководных донных эвтрофных областей Мирового океана. — Тр. ИОАН СССР, 1981б, т. 115, с. 5—13.
- Турпаева Е.П. Глубоководные многоколенчатые (*Pantopoda*) собранные в Курило-Камчатском желобе. — Тр. ИОАН, 1976, т. 99, с. 274—291.
- Турпаева Е.П. Дополнения к фауне многоколенчатых (*Pantopoda*) глубоководных желобов северо-западной части Тихого океана. — Тр. ИОАН СССР, 1971, т. 92, с. 292—297.
- Турпаева Е.П. Род *Ascorhynchus* (*Pantopoda*) в глубоководной фауне Тихого океана. — Бюл. МОИП, 1971, т. I XXVI(3), с. 104—110.
- Многоколенчатые (*Pantopoda*) из северо-восточной части Тихого океана. — Тр. ИОАН СССР, 1973, т. 93, с. 178—191.
- Турпаева Е.П. Некоторые глубоководные виды многоколенчатых (*Pantopoda*) собранные в северо-западном и юго-восточном районах Тихого океана. — Тр. ИОАН СССР, 1975, т. 103, с. 230—246.
- Филатова З.А. О некоторых новых видах двустворчатых моллюсков северо-западной части Тихого океана. — Тр. ИОАН СССР, 1958, т. 27, с. 208—218.
- Филатова З.А. Состав рода глубоководных двустворчатых моллюсков *Spinula* (Dall, 1908) (*Mallettiidae*) и их распространение в Мировом океане. Тр. ИОАН СССР, 1976, т. 99, с. 219—240.

- Филатова З.А., Шилейко А.А. Объем, структура и распространение в Мировом океане глубоководного семейства (Ledellidae, Bivalvia, Protobranchia). — Тр. ИОАН СССР, 1982, ч. I—IV.
- Чистиков С.Д. Современные лопатоногие моллюски сем. Entalinidae (Scaphopoda: Gadilida). Сообщ. 2; подсемейство Heteroschismoidinae 2. — Зоол. журн., 1982, т. 61, вып. 9, с. 1309—1323.
- Crasshoff V. Gorgonaria, Pennatularia und Antipatharia des Thiefwassers der Biskaya (Cnidaria, Anthozoa) Ergebnisse der französischen Expeditionen Biogas, Polygas, Geomanche, Incal, Noratlante und Fahrten der "Thalassa". II. Taxonomischer Teil. — Bull. Mus. nat. hist. natur. Ser. 4, 1981, vol. 3, sect. A, N 4, p. 941—978.
- Culter E.B. The bathyal and abyssal Sipuncula. — Galathea Rep., 1977, vol. 14, p. 135—156.
- Culter E.B., Culter N.J. Deep-water Sipuncula from gulf of Gascogne. — J. Mar. Biol. Assoc. U. K., 1980, vol. 60, p. 449—559.
- Kott P.P. Antarctic Ascidiacea. — Antarct. Res. Ser., 1969, vol. 13.
- Knudsen J. The systematics and biology of abyssal and hadal Bivalvia. — Galathea Rep., 1970, vol. 11, p. 241.
- Oliver G., Allen J.A. The functional and adaptive morphology of the deep-sea species of Arcacea (Mollusca: Bivalvia) from the Atlantic. — Philos. Trans. Roy. Soc. London B, 1980, vol. 291, N 1045, p. 45—125.
- Pasternak F.A. Antipatharia. — Galathea Rep., 1977, vol. 14, p. 157—164.

ABOUT SPECIES COMPOSITION OF THE POPULATION OF THE DEEP-SEA TROPHIC REGIONS

M.N. Sokolova

Summary

Impact of the trophic factor on the deep-sea macrobenthos was examined on the distributional patterns of 132 species and subspecies of invertebrates larger than 0.5 mm in the areas with different feeding conditions on the bottom of the World Ocean. There are discerned 3 main types of species distribution: near-continental, oceanic and panthalassic. According to abundance of species the population of different trophic regions comprises a diminishing series from Nearcontinental eutrophic region towards Oceanic and Equatorial eutrophic and further on to the Northern and Southern central oligotrophic regions.

УДК 577.472(260)

О РОЛИ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ В СОСТАВЕ МОРСКОГО ДОННОГО НАСЕЛЕНИЯ, ИХ ПИЩЕВЫХ АДАПТАЦИЯХ И ТРОФИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЕ

А.П. Кузнецов

МЕСТО ДВУСТВОРЧАТЫХ В МОРСКОМ ЗООБЕНТОСЕ

Двустворчатые — одна из наиболее многочисленных и процветающих групп водных беспозвоночных. С мезозоя они играют существенную роль в водных экосистемах [Stanley, 1968; Cox et al., 1969; Невеская и др., 1971; Скарлато, Старобогатов, 1979].

Р.Л. Мерклиным [1950] было показано большое значение этих животных в спириалисовых глинах Керченского полуострова, Л.А. Невеской [1965] — в позднечетвертичной донной фауне Черного моря, Р.Ф. Геккером и др. [1962], А.П. Кузнецовым и др. [1979] — в Ферганском заливе палеогенового моря Тетис, В.А. Собоцким [1977, 1978] — в донных сообществах позднемиоценовых платформенных морей Юго-Запада Советского Союза. По Роудсу с соавторами [Rhoads et al., 1972], двустворчатые определяют облик меловых донных сообществ штата Южная Дакота.

В составе современного донного населения морских и пресноводных бассейнов насчитывается до 20—25 тыс. видов двустворчатых, объединяемых в 80 семействах [Boss, 1971; Догель, 1981]. Многие их виды входят в донные сообщества в качестве массовых форм, определяющих структуру, метаболизм и продуктивность сообществ. Из 177 проанализированных нами сообществ шельфа и склона Мирового океана в 70 двустворчатые являются руководящими видами (табл. 1), образующими нередко до 80% и более от общей биомассы сообществ.

Многие районы океана, такие, как Азовское, Аральское, Каспийское, Черное, Балтийское, Белое, Норвежское, Северное, Охотское, Берингово и другие моря, исландские и гренландские воды, шельфы Северной Америки, представляют собой подлинные "царства" двустворчатых.

Очевидно, в будущем двустворчатые также будут играть значительную роль в водных экосистемах, поскольку они занимают преобладающее положение в современных сообществах и далеко еще не исчерпали своих потенциальных возможностей адаптивной радиации.

Двустворчатые — обитатели преимущественно шельфовой зоны и склонов континентальной ступени. В абиссали они распространены также достаточно широко, хотя здесь они количественно не столь обильны и их насчитывается немногим более 400 видов, что составляет всего 1,5—2,5% от общего количества видов двустворчатых [Clark, 1962]. При этом среди них преобладают наиболее древние и примитивные виды — представители Nuculoidea (Protobranchia), которые составляют более 46% от всех обитающих в абиссали видов двустворчатых (табл. 2.). Чаще всего именно они представляют популяции двустворчатых в эвтрофных областях абиссали и в ультраабиссальных желобах [Филатова, 1976; Беляев, 1966].

Таблица 1

**Таксономическая принадлежность наиболее массовых (руководящих) видов
донных сообществ краевых и внутренних морей и прибрежных зон океана
(преимущественно северного полушария)
[Кузнецов, 1980]**

Таксономическая группа	Число сообществ, руководящие виды которых относятся к данной таксономической группе	% от общего числа сообществ	Таксономическая группа	Число сообществ, руководящие виды которых относятся к данной таксономической группе	% от общего числа сообществ
Foraminifera	3	1,7	Bivalvia	70	39,9
Spongia	9	5,1	Brachiopoda	1	0,5
Coelenterata	4	2,7	Crinoidea	2	1,1
Polychaeta	29	17,5	Asteroidea	1	0,5
Echiuroidea	1	0,5	Ophiuroidea	20	11,3
Sipunculoidea	1	0,5	Echinoidea	8	4,5
Ostracoda	1	0,5	Holothuroidea	9	5,1
Cirripedia	5	2,7	Tunicata	1	0,5
Amphipoda	5	2,7	(Ascidacea)		
Decapoda	2	1,1	Bcero	177	—
Gastropoda	3	1,7			

Примечание. Литоральные сообщества не учитываются.

Таблица 2

Состав двустворчатых моллюсков—эндемиков абиссали [Knudsen, 1970]

Отряд	Семейство	Число видов	%
Nuculoida	Nuculidae	10	5,2
	Nuculanidae	40	20,7
	Mallettiidae	39	20,2
Solemyoida	Solemyidae	1	0,5
Arcoida	Arcidae	2	1,0
	Limopsidae	6	3,1
Mytiloida	Mytilidae	7	3,6
Pteroida	Pectinidae	14	7,3
	Limidae	1	0,5
	Thyasiridae	1	0,5
Veneroida	Montacutidae	5	2,6
	Scrobiculariidae	2	1,0
	Kelliellidae	8	4,1
Myoida	Pholadidae	3	1,6
Pholadomyoida	Pholadomyidae	1	0,5
	Thraciidae	1	0,5
Septibranchoida	Poromyidae	10	5,2
	Verticordidae	14	7,3
	Cuspidariidae	27	14,0
	Galatheavalvidae	1	0,5
Bcero		193	100,0

ДВУСТВОРЧАТЫЕ МОЛЛЮСКИ И ПРОДУКТИВНОСТЬ ПАЛЕОСООБЩЕСТВ

Современная палеоэкология не располагает пока достаточно надежными методами оценки продуктивности донных сообществ. В связи с этим представляется возможным судить о размерах суммарной продукции компонентов донных палеосообществ по отношению весов мягкого тела и скелетных тканей у современных скелетсодержащих водных беспозвоночных с экстраполяцией этих данных на сообщества прошлого.

Двустворчатые моллюски — наиболее удобная для такого анализа группа морских донных животных как группа многочисленная и исключительно важная в современном и палеозобентосе и хорошо сохраняющаяся в ископаемом состоянии.

Представляется, что отношение веса мягкого тела к весу раковин у *Bivalvia* должно быть специфичным и достаточно устойчивым по крайней мере на уровне видов. Поскольку ныне живущие представители этих видов унаследовали его от своих палеопредков, то отношение это, установленное для современных обитателей моря, дает возможность рассчитать биомассу и численность их популяций в составе сообществ, обитавших в прошлом, только по весу оставленных ими в отложениях раковинных остатков.

Если принять, что W_1 — средний вес мягких тканей "средней" особи ныне живущего вида, рода и т.д. в его разновозрастной (смешанной) популяции, W_2 — средний вес тканей скелета той же особи, $W_1/W_2=K$ и W_3 — вес (суммарный) скелетных остатков в осадочной толще, то $W_3/W_2 \cdot (W_1+W_3) = W_3 \cdot K + W_3 = W_3(K+1) = B$ — суммарной биомассе особей всех популяций, отрожденных и живущих в период x прошлого времени. Если n — продолжительность периода x , то $B/n=P$ — средней временной (годовой и т.д.) продукции. Численность популяции находится на основании тех же данных, так как отношение $W_3/W_2=A$ — общей численности особей, достигших определенного возраста и отмерших за время того же периода x . При этом $A/n=A_1$ — средней временной численности популяций. В ряде случаев необходимо вводить поправку на диагенетическое растворение скелетных тканей. При этом общий суммарный вес скелетных остатков становится равным W_3+d . Важно также учитывать размер выноса скелетных остатков из мест обитания изучаемых популяций.

Попытка определения продукции в донном сообществе прошлого таким способом была предпринята нами на примере сообщества *Spisula subtruncata* [Кузнецов, 1980]. Сообщество широко распространено в Северном море и в датских водах. Его доминирующий вид *S. subtruncata* — сестонофаг-фильтратор, составляющий в среднем 82 и 60% от общей биомассы и численности населения сообщества. Жизненный цикл *S. subtruncata* имеет двухлетний период (устное сообщение К. Окейлмана), годовая продукция, определенная для Орезунда на 1975 г., составляла 40—50 г/м². На том же уровне она удерживалась на протяжении всего времени (примерно около 1000 лет), за которое отложился проанализированный нами слой донных осадков [Кузнецов, 1979, 1980]. В течение всего этого времени *S. subtruncata* оставалась доминантом сообщества, поставляющим в общую сумму продукции сообщества более ее половины. Структура сообщества оставалась при этом той же, что и в настоящее время, т.е. сообществом подвижных сестонофагов — *ABCD* [Кузнецов, 1980], изымавшим из придонных вод не менее 400—500 г сырого органического вещества при допущении коэффициента 10 при воспроизводстве каждого последующего трофического уровня пищевой цепи [Odum, 1957].

В силу закона целостности экосистем, взаимосвязанности их компонентов абиотическая обстановка в границах сообщества, района исследований в целом, равно как структура и продуктивность других населявших его сооб-

ществ, не должны были отличаться существенно от современных. Изложенный подход представляется приемлемым и для других районов, и для сообществ, где ведущими формами могут быть и другие скелетсодержащие организмы.

ФОРМЫ ПИЩИ И ПИЩЕВЫЕ АДАПТАЦИИ У ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ

Если мы признаем, что в докембрии или к его началу появились все основные типы морских животных и водорослей [Зенкевич, 1951; Бернал, 1964, 1965; Гаффон, 1964; Опарин, 1965], то неизбежно, что древний океан должен был располагать всеми основными формами пищевых ресурсов, которые присущи современному океану, а населявшие его животные (донные беспозвоночные, в частности) должны были обладать способами и механизмами питания, принципиально не отличавшимися от тех, которыми располагают современные обитатели океана [Кузнецов, 1980].

Используемое морскими животными (в частности, донными беспозвоночными) в качестве пищи органическое вещество находится, как известно, в виде живых растительных (фитопланктон, бактерии, фитобентос) и животных (пелагических и донных) организмов, в виде отмерших и находящихся на различных стадиях разложения организмов и их остатков, а также в виде растворенной в воде органики [Кузнецов, 1980]. В ответ на эту специфику состояния и форм пищевых ресурсов в море у его обитателей сформировались такие способы питания, как: 1) улавливание пищи из толщи воды с помощью ресничных и слизистых поверхностей различных органов — сестонофагия; 2) собирание пищевых частиц с поверхности дна посредством щупалец, лопастей, сифонов и т.д. — селективная детритофагия; 3) безвыборочное заглатывание порций донных осадков с помощью выпячивающихся мешковидных и тому подобных ротовых выростов или широко открытым ротовым отверстием — безвыборочная детритофагия; 4) поедание живых и отмирающих животных — плотоядность (хищничество и трупоедство). Названные способы были и остаются основными и наиболее широко распространенными среди морских донных беспозвоночных. Двустворчатые моллюски овладели только тремя из них: первым, вторым и четвертым.

В настоящее время нет сколько-нибудь удовлетворительного объяснения, почему безвыборочная детритофагия не получила развития в классе *Bivalvia*. Что же касается сестонофагов, то освоение ими донных субстратов (грунтов) привело к обособлению в их составе эпифаунных, прикрепленных (в основном бессифонных), и инфаунных, свободно живущих в осадках (подвижных), сестонофагов.

Подавляющее большинство ранее существовавших и ныне существующих видов двустворчатых приспособилось в процессе адаптивной пищевой эволюции к утилизации названных выше форм пищевых ресурсов. Моллюски приобрели морфофункциональное сходство (аналогию), несмотря на то, что принадлежали к различным, нередко далеким филогенетическим линиям [Orton, 1912; Yonge, 1928, 1956, 1961; Werner, 1953; Jorgensen, 1955, 1966; Morton, 1960; Fricke, 1973; Кузнецов, 1980]. В результате образовались группы моллюсков со сходными механизмами и способами питания, сформировалась трофическая структура *Bivalvia*.

В знаках системы символики трофической структуры морского донного населения эта структура может быть записана как *a.b.c.e*, где *a* — неподвижные сестонофаги, *b* — подвижные сестонофаги, *c* — собирающие детритофаги, *e* — плотоядные. Как видно, в составе *Bivalvia* отсутствуют несортирующие детритофаги — *d*. Что касается плотоядных (*e*), которые представлены относительно небольшой группой *Rogomysacea*, то они по механизму получения пищи скорее должны относиться к сестонофагам-фильтраторам. Поскольку каждая группа складывается из видов со сходным питанием, их удобно обозначать симво-

лами $a^1, a^2, a^3 \dots a^n$; $b^1, b^2, b^3 \dots b^n$; $c^1, c^2, c^3 \dots c^n$; $e^1, e^2, e^3 \dots e^n$ и рассматривать в качестве "изотрофоморф" в структуре "изосообществ", слагающих трофические зоны морских водоемов [Кузнецов, 1980].

В этом случае структура популяции двустворчатых того или иного сообщества, района, моря или всего океана в целом может быть записана следующим образом:

$$a = \Sigma a^1 + a^2 + a^3 + \dots a^n$$

$$b = \Sigma b^1 + b^2 + b^3 + \dots b^n$$

$$c = \Sigma c^1 + c^2 + c^3 + \dots c^n$$

$$e = \Sigma e^1 + e^2 + e^3 + \dots e^n$$

Реальное количественное соподчинение и последовательность мест пищевых группировок двустворчатых в сообществах, определяемое в конечном счете соотношением основных форм пищевых ресурсов на дне моря, приобретает выражение

$$abce = \Sigma(a^1 + \dots a^n) + \Sigma(b^1 + \dots b^n) + \Sigma(c^1 + \dots c^n) + \Sigma(e^1 + \dots e^n),$$

$$bace = \Sigma(b^1 + \dots b^n) + \Sigma(a^1 + \dots a^n) + \Sigma(c^1 + \dots c^n) + \Sigma(e^1 + \dots e^n),$$

$$cbae = \Sigma(c^1 + \dots c^n) + \Sigma(b^1 + \dots b^n) + \Sigma(a^1 + \dots a^n) + \Sigma(e^1 + \dots e^n).$$

Из этого следует, что двустворчатые моллюски были и могут быть доминирующей группой только в сообществах трофических типов *A*, *B* и *C* — неподвижных и подвижных сестонофагов и собирающих детритофагов. В сообществах типа *D* (несортирующие детритофаги) двустворчатые не были и не могут быть доминантами, хотя они нередко присутствуют в них на тех или иных участках сообществ.

ЖАБЕРНО-ПАЛЬПОВЫЕ АППАРАТЫ КАК ПОКАЗАТЕЛИ ТИПОВ ПИТАНИЯ ДВУСТВОРЧАТЫХ

Известно, что органы пищеварительных систем водных животных служат показателем их морфофункциональных пищевых адаптаций. У двустворчатых моллюсков особенно отчетливая связь прослеживается между характером питания и устройством их жаберно-пальпового аппарата. Можно без преувеличения сказать, что при изучении механизмов питания двустворчатых в большинстве случаев именно жабры и лабиальные пальпы служили предметом особого внимания [Jorgensen, 1966; Purchon, 1968; Алимов, 1969; Кузнецов, 1966, 1978, 1980; Кузнецов и др., 1980; и др.].

Совместно с данными по строению и функциям органов глоточно-кишечного комплекса, образу жизни моллюсков устройство жаберно-пальповых механизмов было положено, как известно, в основу экологической (трофологической) классификации класса *Bivalvia* [Purchon, 1968; Кузнецов, 1980].

Выше были названы основные типы питания, пищевые группировки двустворчатых. На рис. 1—4 приводятся жаберно-пальповые аппараты их представителей. Хотя в устройстве этих органов имеются, как видно, существенные различия, которые служили и служат веским критерием для выделения в составе *Bivalvia* пищевых группировок, без количественного морфологического анализа — количественной оценки строения названных органов (их размеров, соотношения величин их "рабочих" поверхностей и т.д.) — оставались необъяснимыми ряд моментов в пищевых адаптациях, механизмах питания двустворчатых.

Признавалось, например, что все Tellinacea, так же как и Nuculacea (Protobranchia), питаются органическими остатками (детритом) верхнего слоя осадков, собирая пищевые частицы с поверхности дна [Кузнецов, 1980]. Nucu-

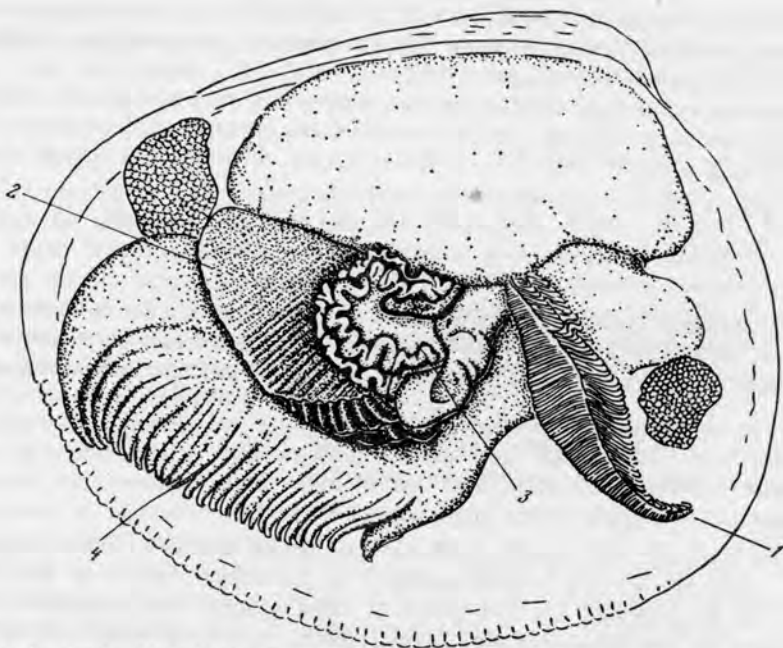


Рис. 1. *Nucula tenuis* (Nuculidae). Положение, размеры, устройство жабр и лабиальных пальп
1 — жабры; 2 — лабиальные пальпы; 3 — придаток пальп; 4 — нога

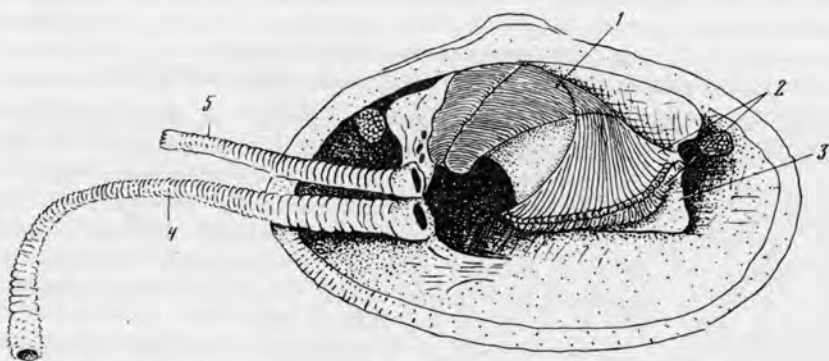


Рис. 2. *Abra alba* (Tellinidae). Положение, размеры, устройство жабр и лабиальных пальп
1 — жабры; 2 — лабиальные пальпы; 3 — нога; 4—5 — сифоны

лакса делают это с помощью придатков лабиальных пальп, Tellinacea — с помощью тонких подвижных сифонов — органов, хотя и не гомологичных пальпам, но выполняющих ту же самую функцию. На этом основании Tellinacea объединяются в составе одной трофической группы — собирающих детритофагов — вместе с Nuculacea, что обоснованно, несмотря на то, что надсемейства представляют собой филогенетически очень далекие группы моллюсков [Скарлато, Старобогатов, 1979]. Вместе с тем для Nuculacea селективная детритофагия всегда была единственным способом питания начиная со времени их появления в кембрии. Пальпы у них всегда были крупными, намного крупнее, чем жабры, которые были и остаются наименьших

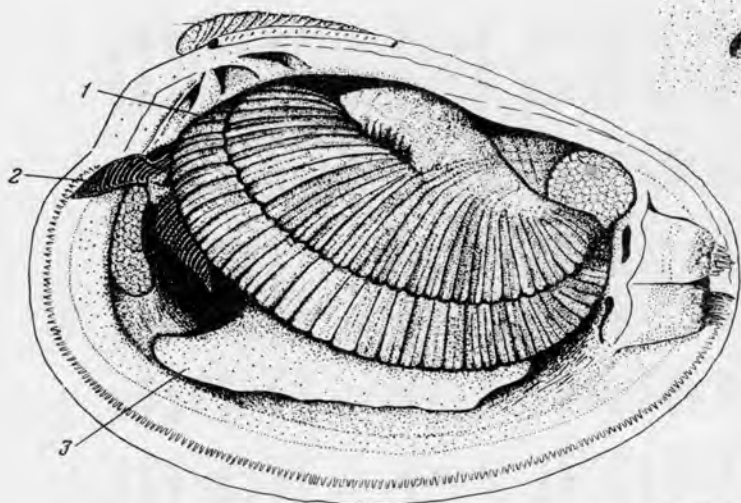


Рис. 3. *Thione undatella* (Veneridae). Положение, размеры, устройство жабр и лабиальных пальп
1 — жабры; 2 — лабиальные пальпы; 3 — нога

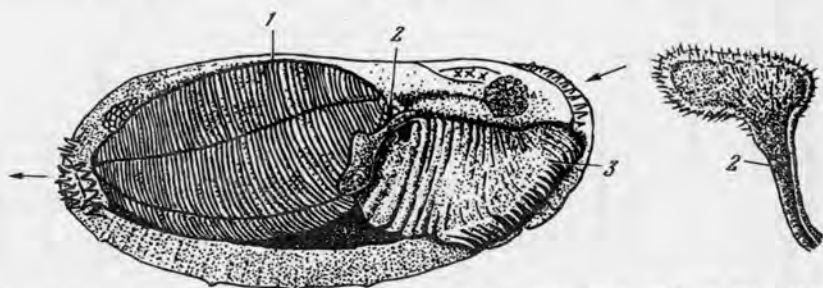


Рис. 4. *Solemya velum* (Solemyidae). Положение, размеры, устройство жабр и лабиальных пальп
1 — жабры; 2 — лабиальные пальпы; 3 — нога. Стрелками показано направление токов воды через мантийную полость

размеров по сравнению с жабрами других двустворчатых и предназначены исключительно для дыхания.

Для Tellinacea селективная детритофагия была основным, но не единственным способом питания. Сестонофагия составляла для них второй — дополнительный — способ, который они унаследовали от своих раннемезозойских предков — сифонных инфаунных сестонофагов, от которых ведет, как нам кажется, свое начало данная группа двустворчатых [Stenley, 1968; Кузнецов и др., 1983].

Разобщенные, гибкие и подвижные сифоны Tellinacea, приспособленные для собирания пищевых частиц с поверхности дна, способны в то же время сокращаться, становиться упругими и "работать" как сифоны истинных сифонных сестонофагов [Newell, 1965, 1970; Кузнецов, 1980]. Жабры Tellinacea несколько сократились в размерах, а пальпы, наоборот, увеличились, поскольку на них перешла основная нагрузка по сортировке собираемого и передаваемого сифонами пищевого материала.

Став собирающими детритофагами, но сохранив сестонофагию как "резервный" источник питания, Tellinacea вошли с триаса в состав морского донного населения как экологически пластичная и процветающая группа двустворчатых. В прибреж-

Соотношение поверхностей жабер (g) и лабиальных палл (p) у представителей различных экологических (трофических) группировок Bivalvia (% от суммарной поверхности $g+p$)

Таксономическая группа	Вид	Характер питания	Район	Кол-во проанализ. экз.	Размеры (длина), мм	Жабры, % от суммарной поверхности, $g+p$		Паллы, % от суммарной поверхности, $g+p$	
						Средн.	Пределы колебаний	Средн.	Пределы колебаний
Protobranchia Nuculida	Nucula nucleus	Собирающий детритофаг	Датские воды	5	11,5—12,0	25,8	22,3—31,5	74,2	68,5—77,5
	Nucula sulcata	То же	То же	1	17,0	26,8	—	73,8	—
	Nucula nitidosa	"	"	10	8,0—9,5	19,8	17,3—22,3	80,2	77,7—82,7
	Nuculana minuta	"	"	10	8,5—16,3	25,1	20,5—27,9	74,9	72,9—79,5
	Nuculana nucleus	"	"	10	7,0—13,0	26,3	25,0—27,8	73,7	71,2—75,4
	Nuculana pernula	"	"	13	55,3—60,6	26,3	24,6—28,8	73,7	71,2—75,7
	Nuculana sp.	"	Токийский залив (Япония)	14	13,4—29,0	28,2	21,0—34,0	71,8	64,8—75,8
Solemyida	Solemya velum	Подвижный сестонифаг-фильтратор	Хадли Харбор (Вудс-Хол, США)	10	3,0—15,6	94,4	91,2—96,0	5,6	4,0—8,8
Autobranchia Tellinacea	Tellina fabula	Собирающий детритофаг, способен переходить на сестонотофагию	Датские воды	13	6,7—9,4	63,8	59,1—67,0	36,2	33,0—40,9
	Macoma balthica	То же	То же	14	8,0—15,5	61,9	59,3—67,4	38,1	33,3—40,7
	Macoma balthica	"	Соловецкий архипелаг (Белое море)	36	3,2—12,0	48,2	44,0—54,7	52,0	45,3—58,7
	Macoma tokensis	"	о. Анакуза (Япония)	13	18,1—44,0	56,8	51,8—63,2	43,2	41,3—48,2
	Nitidotellina nitidula	"	"	15	11,4—22,4	63,2	59,9—69,9	36,8	31,5—42,4
	Nitidotella minuta	"	"	5	4,0—10,0	54,1	51,9—55,8	45,9	44,0—48,1
	Theora lubrica	"	"	11	6,2—13,0	42,0	36,2—47,9	58,0	52,4—63,8
	Macrella jedoensis	"	Залив Суруга (Япония)	9	6,6—50,0	41,2	37,0—44,0	58,8	56,0—63,0

Autobranchia
(остальные)

<i>Spisula subtruncata</i>	Подвижный сестонофаг-фильтратор	Датские воды	10	5,5—12,0	94,0	93,5—94,5	6,0	5,4—6,4
<i>Arca islandica</i>	То же	То же	10	11,0—36,0	92,7	92,4—93,6	7,1	6,6—7,7
<i>Venus striatula</i>	"	"	10	16,0—27,0	93,7	93,6—94,1	6,1	5,4—6,4
<i>Cardium edule</i>	Подвижный сестонофаг-фильтратор	Датские воды	7	16,0—42,0	83,4	82,4—84,6	16,6	15,4—17,6
<i>Cardium echinatum</i>	То же	То же	7	33,0—50,0	82,4	82,1—83,9	17,2	16,1—18,8
<i>Pecten opercularis</i>	"	"	10	47,0—80,0	92,6	92,3—92,9	7,4	7,1—7,6
<i>Mytilus edulis</i>	Неподвижный сестонофаг-фильтратор	"	12	22,0—90,0	86,2	84,1—87,7	13,8	12,0—15,9
<i>Megacardita ferruginosa</i>	Подвижный сестонофаг-фильтратор	Амакуза (Япония)	11	12,8—23,7	95,1	93,5—96,5	4,9	3,5—6,4
<i>Felaniella sowerbyi</i>	То же	То же	8	2,0—3,6	95,8	94,4—97,7	4,2	2,7—5,6
<i>Fulvia hungerfordi</i>	"	"	11	5,8—11,0	97,3	96,0—98,0	2,7	2,5—4,0
<i>Meretrix lusoria</i>	"	"	15	25,8—79,0	97,4	96,4—98,3	2,6	1,7—3,9
<i>Tentidona kyushuensis</i>	"	"	10	2,4—4,0	87,0	85,0—89,0	13,0	11,0—13,8
<i>Solen strictus</i>	"	"	6	42,7—56,7	94,6	93,6—95,4	5,4	4,6—6,1
<i>Musculista japonica</i>	Неподвижный сестонофаг-фильтратор	"	17	13,0—24,4	95,5	93,0—96,8	4,5	3,0—6,9
<i>Scapharca subcrenata</i>	Подвижный сестонофаг-фильтратор	Токийский залив (Япония)	10	23,0—40,4	86,2	82,5—91,8	13,8	8,2—17,4
<i>Macra veneniformis</i>	То же	То же	10	30,0—45,0	89,2	84,9—91,4	10,8	9,3—11,8
<i>Venerupis japonica</i>	Подвижный сестонофаг-фильтратор	Токийский залив (Япония)	19	11,0—42,2	94,1	92,3—96,4	5,9	4,9—8,8
<i>Limopsis tajima</i>	Подвижный сестонофаг-фильтратор	То же	14	4,4—31,4	91,9	89,9—92,8	8,1	6,2—9,5
<i>Ruditapes philippinarum</i>	То же	"	10	6,6—50,0	97,2	96,0—98,0	2,8	2,0—4,0
<i>Mytilus edulis</i>	Неподвижный сестонофаг-фильтратор	"	10	4,5—60,0	94,6	93,0—96,0	5,4	4,0—7,0
<i>Hinnites giganteus</i>	То же	о. Каталина (Калифорния, США)	9	96,3—115,0	95,7	94,6—96,6	4,3	3,3—5,4

ной зоне океана они стали серьезным конкурентом для других собирающих детритофагов, в том числе и для Nuculacea, перед которыми у Tellinacea оказалось по крайней мере одно серьезное преимущество — возможность использования дополнительного источника пищи — взвешенного органического вещества придонного слоя воды, на питание которым Tellinacea могли переключаться в случае необходимости. Вероятно, поэтому эти моллюски вскоре стали широко распространенной и многочисленной группой двустворчатых в сублиторали и особенно на литорали морей и океанов, которые не смогли колонизовать Protobranchia — собиратели и где Tellinacea достигли "истинного расцвета", благодаря их пищевой пластичности — способности питаться двумя способами.

Все эти выводы стали возможными лишь после того, как был проведен сравнительный количественный морфометрический анализ жабр и лабиальных пальп представителей различных групп класса двустворчатых [Кузнецов, 1978; Кузнецов и др., 1980; Кузнецов и др., 1983] (табл. 3). Его результаты показали, что у всех Protobranchia, кроме Solemyida, жабры имеют наименьшую из всех двустворчатых поверхность — не более трети от суммарной поверхности жабр и лабиальных пальп, взятых вместе. В то же время лабиальные пальпы, даже взятые без придатков, составляют, как правило, больше 70% от общей поверхности названных органов (см. табл. 3). Эти данные показали, другими словами, что Nuculida (Protobranchia) являются истинными собирающими детритофагами, не способными питаться никаким иным способом, кроме собирания пищевых частиц с поверхности дна с помощью придатков лабиальных пальп, и что жабры у них выполняют только одну — респираторную — функцию. В отличие от них у Autobranchia (кроме Tellinacea) соотношение размеров жабр и лабиальных пальп оказалось совершенно иным. Жабры занимают у них до 90% и более от общей жаберно-пальповой поверхности, в то время как на долю пальп приходится не более 10%. Autobranchia представляют, таким образом, вторую экологическую группировку двустворчатых — истинных сестонофагов, у которых жабры выполняют и респираторную и пищевую функции, тогда как пальпы предназначены лишь для передачи в ротовое отверстие отфильтрованного и сортируемого жабрами пищевого материала.

У Tellinacea поверхность жабр и лабиальных пальп примерно равных размеров (табл. 3). Моллюски занимают как бы промежуточное положение между истинными собирающими детритофагами и сестонофагами-фильтраторами. Способность питаться из двух источников, двумя способами, нашла свое отражение в устройстве и соотношении размеров их жабр и лабиальных пальп — органов пищеварительной и респираторной систем. Что касается Solemyidae, то они образуют особую группу двустворчатых, существенно отличающуюся от остальных Protobranchia [Кузнецов и др., 1983]. Характер питания этих моллюсков до последнего времени оставался неясным, требующим специального изучения [Purchon, 1968]. Некоторые исследователи признавали Solemyidae детритофагами наряду с другими семействами надотряда [Yonge, 1939; Owen, 1961 и др.]. Нахождение Бернардом [Reid, Bernard, 1980] безглоточного представителя солемиид *Solemya reidi* явилось, наконец, неоспоримым свидетельством против признания этих моллюсков селективными детритофагами и послужило мотивом для пересмотра имевшихся представлений и данных о характере питания и положения Solemyidae среди Protobranchia [Кузнецов и др., 1983]. Было найдено, что в отличие от остальных Protobranchia, Solemyidae имеют крупный, занимающий большую часть мантийной полости ктенидий, состоящий из большого числа жаберных лепестков, развернутых дорзовентрально. Пальпы их очень мелкие, не имеющие придатков и гребней, представлены всего двумя лопастями (по одной с каждой стороны тела) в виде полуподвижных полуворонки с ресничным покрытием. На долю ктенидия у Solemyidae приходится более 90% суммарной жаберно-

пальповой поверхности, на долю пальп — менее 10% [Кузнецов и др., 1983].

Пищевод, желудок и кишечник у Solemyidae подверглись редукции, в ряде случаев сильно выраженной, как, например, у *Solemya parkinsoni* и *S. agassizi* [Owen, 1959, 1961]. У *S. reidi* эти органы атрофировались полностью. О том, что Solemyidae представляют собой обособленную, отличающуюся от других Protobranchia группу, свидетельствует также и образ жизни этих моллюсков. Все они строят U-образную нору, открывающуюся на поверхности дна и заменяющую как бы отсутствующие у Solemyidae сифоны. Нора часто очень глубокая, у *Solemya parkinsoni*, например, до 50 см [Owen, 1961]. Животные располагаются на дне ее горизонтально или наклонно и создают ктенидиями токи воды, идущие через мантийную полость от переднего конца тела к заднему. Таким образом, было найдено, что Solemyidae могут питаться только за счет утилизации органического материала, содержащегося в поступающей в нору воде и отфильтровываемого или абсорбируемого жабрами (ктенидием). При этом для видов с полной редукцией глоточно-кишечного канала таким материалом служит растворимая в воде молекулярная органика, в том числе и поступающая в воду в результате разложения органического материала обитающими в норах Solemyidae бактериями [Reid, Bernard, 1980], а также органика, производимая симбиотическими бактериями, обитающими в ткани жабер [Cavanaugh, 1983]. В этом случае питание носит тот же характер, что и у Pogonophora [Southward, Southward, 1970] и у гидротермальных Vestimentifera.

Приведенные данные свидетельствуют о том, что существовавшее до сих пор представление о наличии в составе класса Bivalvia только двух основных трофических группировок — сестонофагов и собирающих детритофагов — с двумя подгруппами сестонофагов — прикрепленных и свободно живущих (подвижных) фильтраторов — не полностью отражает систему пищевых адаптаций двустворчатых, их трофическую структуру. В настоящее время необходимо говорить еще об одной крупной промежуточной (переходной) между собирающими детритофагами и сестонофагами — фильтраторами — категории двустворчатых моллюсков, в которую входят представители семейства Tellinacea, а также специализированной группы моллюсков — видах отряда Solemyidae, которые еще на "заре" становления Protobranchia [Кузнецов и др., 1983] перешли на необычный для отряда тип питания — получение пищи из толщи воды и пошли в этом направлении дальше многих истинных сестонофагов-фильтраторов, вплоть до использования растворенной в воде молекулярной органики и продуктов симбиотического микробального метаболизма.

ЛИТЕРАТУРА

- Алимов А.Ф. Некоторые общие закономерности процесса фильтрации у двустворчатых моллюсков. — Журн. общ. биологии, 1969, т. 30, № 5, с. 621—631.
- Геккер Р.Ф., Осипова А.И., Бельская Т.Н. Ферганский залив палеогенного моря Средней Азии. Его история, осадки, фауна, флора, условия их обитания и развития. М.: Изд-во АН СССР, 1962, кн. 1. 335 с. Кн. 2. 312 с.
- Беляев Г.М. Донная фауна наибольших глубин (ультраабиссали) Мирового океана. М.: Наука, 1966. 247 с.
- Догель В.А. Зоология беспозвоночных. М.: Высш. шк., 1981. 606 с.
- Зенкевич Л.А. Фауна и биологическая продуктивность моря. М.: Сов. наука, 1951. 506 с.
- Кузнецов А.П. О характере питания *Nuculana pernula* (Muller). — Тр. ИОАН СССР, 1966, т. 81.
- Кузнецов А.П. О роли двустворчатых в составе морского донного населения и их трофологическая классификация. — В кн.: Тез. докл. II Всесоюз. симпозиума по морфологии, систематике, филогении и экогенезу двустворчатых моллюсков. Тирасполь, 1978, с. 30—33.

- Кузнецов А.П. Трофическая структура зообентоса Каттегата и Орезунда (датские воды). — В кн.: Экология донного населения шельфовой зоны. М.: ИОАН СССР, 1979, с. 64—78.
- Кузнецов А.П., Осипова А.И., Геккер Р.Ф. Трофический облик донного населения Ферганского залива палеогенового моря Тетис и его изменения в связи со сменой палеоэкологической обстановки: (Палеоэкологические реконструкции по данным трофологического анализа). — В кн.: Экология донного населения шельфовой зоны. М.: ИОАН СССР, 1979, с. 78—88.
- Кузнецов А.П. Экология донных сообществ Мирового океана: Трофическая структура. М.: Наука, 1980. 244 с.
- Кузнецов А.П., Козака М., Исибаси Н. Размерные характеристики жабр и лабиальных пальп некоторых морских двустворчатых моллюсков. — Зоол. журн., т. 59, вып. 2, 1980, с. 175—180.
- Кузнецов А.П., Хемпсон Дж., Сандерс Х., Дженнер Ч. О строении жаберно-пальпового аппарата *Solemya velum* Say, характере питания *Solemyidae* и их положении в составе *Protobranchia* (Bivalvia). — Зоол. журн., 1983, т. 62, с. 830—840.
- Мерклин Р.Л. Пластинчатожаберные спириалисовых глин, их среда и жизнь. — Тр. ПИН АН СССР, 1950, т. 27, 96 с.
- Невская Л.А. Позднечетвертичные двустворчатые моллюски Черного моря, их систематика и экология. М.: Наука, 1965, 391 с.
- Невская Л.А., Скарлато О.А., Старобогатов Я.Н., Эберзин А.Г. Новые представления о системе двустворчатых моллюсков. — Палеонтол. журн., N 2, 1971, с. 3—20.
- Опарин А.Н. Возникновение жизни в океане. — В кн. Океанография. М.: Прогресс, 1965, с. 101—108.
- Скарлато О.А., Старобогатов Я.Н. Основные черты эволюции и система класса Bivalvia. — В кн.: Морфология, систематика и филогения моллюсков. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 80, 1979, с. 5—39.
- Собоцкий В.А. Двустворчатые моллюски позднемеловых платформенных морей Юго-Запада СССР. М.: Наука, 1977, 255 с.
- Собоцкий В.А. Донные сообщества и биогеография позднемеловых платформенных морей Юго-Запада СССР. М.: Наука, 1978, 185 с.
- Филатова З.А. Состав рода глубоководных двустворчатых моллюсков *Spinula* (Dall, 1908) (Mallettiidae) и их распространение в Мировом океане. — Тр. ИОАН СССР, 1976, т. 99, с. 219—240.
- Clark A.H. On the composition, zoogeography, origin and age of deep-sea mollusk fauna. — Deep-Sea Res., 1962, vol. 9, p. 291—306.
- Cox L.R., Newell N.D., Boyd D. W. Mollusca, Bivalvia. — In: Treatise on invertebrate paleontology. Lawrence: Geol. Soc. Amer. Inc. and Univ. Kansas, 1969, pt N, vol. 1.
- Boss K. Critical estimate of the number of recent Mollusca. — In: Occasional papers on mollusks. 81—195. Copbridge, US: Publ. Dep. Mollusks, Mus. Comp. Zool., Harvard Univ., 1971, vol. 3, N 4, p. 81—195.
- Fricke H.W. Behaviour as part of ecological adaptation. — Helgol. Wiss. Meeresunters., 1973, N 1/4, S. 24.
- Jørgensen C.B. Quantitative aspects of filter feeding in invertebrates. — Biol. Revs, 1955, vol. 30, N 4, p. 391—454.
- Jørgensen C.B. Biology of suspension feeding. Oxford etc.: Pergamon press, 1966, 358 p.
- Kellog J.L. Observations on the life history of the common clam, *Mya arenaria*. — Bull. US Fish. Comm., 1901, vol. 19, p. 193—202.
- Knudsen J. The systematics and biology of abyssal and hadal Bivalvia. — Galathea Rep., 1970, vol. 11, p. 241+XX pl.
- Morton J.E. The function of the gut in ciliary feeders. — Biol. Revs, 1960, vol. 35, N 1, p. 92—139.
- Newell R.C. The role of detritus in the nutrition of two deposit feeders, the bivalve *Macoma balthica*. — Proc. Zool. Soc. London, 1965, vol. 144, p. 110—112.
- Newell R.C. Biology of intertidal animals. Logos, 1970, 555 p.
- Odum E.P. Fundamentals of Ecology. Philadelphia; London, 1957, 384 p.
- Orton J.H. The mode of feeding of *Crepidula*, with an account of the current producing mechanism in the mantle cavity, and some remarks on the mode of feeding in Gastropode and Lamellibranchs. — J. Mar. Biol. Assoc. U.K., 1912, vol. 9, p. 444—478.
- Owen G. The ligament and digestive system in the taxodont Bivalves. — Proc. Malacol. Soc., 1959, vol. 33, p. 215—223.
- Owen G. Note on the habits and nutrition of *Solemya parkinsoni* (Protobranchia: Bivalvia). — Quart. J. Microsc. Sci., 1961, vol. 120, pt 1, p. 15—21.
- Purchon R.D. The biology of the mollusca. Oxford etc.: Pergamon press, 1968, 560 p.
- Rhoads D.C., Speden I.G., Waage K.M. Trophic group analysis of upper Cretaceous (Maestrichtian) Bivalve assemblages from South Dakota. — Bull. Amer. Assoc. Petrol. Geol., 1972, vol. 56, N 6, p. 1100—1113.
- Reid R.G.B., Bernard F.R. Gutless Bivalves. — Science, 1980, vol. 208, N 9, p. 609—610.
- Southward A.J., Southward E.C. Observations on the role of dissolved organic compounds in the nutrition of benthic invertebrates (Experiments on three species of Pogonophora). — Sarsia, 1970, vol. 45, p. 69—96.

- Stenley S.M. Posturalozoic adoptive radiation of infaunal Bivalve Molluses - a consequence of mantle fusion and siphon formation. - J. Paleontol., 1968, vol. 42, N 1, p. 214-229.
- Yonge C.M. The protobranchiate Mollusca, a functional interpretation of their structure and evolution. - Philos. Trans. Roy. Soc. London B, 1939, vol. 230, p. 79-147.
- Yonge C.M. Feeding mechanisms in the invertebrates. - Biol. Revs Cambridge Philos. Soc., 1928, vol. 3, N 1, p. 21-76.
- Yonge C.M. Marine bottom substrata and their fauna. - In: Proc. XIV Intern. Congr. Zool. Copenhagen, 1956, p. 419-422.

ON THE ROLE OF BIVALVIA IN THE SEA BENTHOS, THEIR FEEDING ADAPTATIONS AND TROPHIC STRUCTURE

A.P. Kuznetsov

Summary

It is shown that Bivalvia have been playing an extraordinary role in the sea benthic communities since miocene. Possibility of the Bivalvia population productivity determination in the paleocommunities is discussed being based upon the ratio of soft and hard tissues of the molluscs living at present.

It is also analyzed the gill palp mechanism structure as an indication of the Bivalvia feeding adaptations and a criteria for their trophic classification.

УДК 593.66

АГЕРМАТИПНЫЕ КОРАЛЛЫ ПОДВОДНОЙ ГОРЫ ГРЕЙТ МЕТЕОР
И ИХ ОСОБЕННОСТИ

Н.Б. Келлер

В литературе встречаются многочисленные отрывочные сведения о присутствии разных видов мадрепорарий в тралах, взятых главным образом на вершинах и верхних частях склонов подводных гор в Атлантическом, реже в Тихом и Индийском океанах. Однако специальные исследования кораллового и другого населения подводных поднятий начались совсем недавно [Мионов, Пастернак, 1981; Келлер, 1981; и др.]. Между тем условия обитания на некоторых подводных горах настолько своеобразны, особенно в центральных частях океанов, что являются причиной формирования специфических фаунистических комплексов. Кроме того, подводные горы служат мостами при заселении батимальной и абиссальной фауной, имеющей пелагическую личинку, бедных в трофическом отношении центральных океанических областей. Отсюда понятен интерес к населению этих своеобразных участков океанического дна.

Ранее нами были описаны оригинальные коралловые сообщества подводных гор, расположенных в центральных областях Тихого океана: Маркус-Неккер, склона Гавайских островов, атолла Хермит, горы Дмитрий Менделеев [Келлер, 1981]. Настоящая работа посвящена агерматипным мадрепорариям горы Грейт Метеор (центральная часть Атлантического океана).

Грейт Метеор — гигантский гайот, поднимающийся над абиссальными глубинами и имеющий вершину в виде широкого плато на глубине 300—350 м с верхушкой на глубине 275 м. В работе Зибровиуса [Zibrowius, 1980] приводятся списки 14 видов мадрепорарий (без специального их анализа), поднятых в основном с плато, реже с верхней части склона этого гайота с судов "Атлантик", "Метеор", "Калипсо". Значком + мы поместили 7 видов, отсутствующих в нашей коллекции мадрепорарий с горы Грейт Метеор. Это *Madracis profunda*⁺ Zibrowius, 1981, (327—302 м); *Caryophyllia cyathus*⁺ Ellis & Solander, 1786 (415—269 м); *C. calvery* Duncan, 1873 (275 м); *Dasmomsmilia lymanus*⁺ Pourtalés 1871 (316—305 м); *Deltocyathus moselevi* Cairns, 1979 (630—520 м); *Paracyathus pulchellus*⁺ Philippi, 1842 (296—285 м); *P. arcuatus*⁺ Lindström, 1877 (343—295 м); *Peponocyathus stimpsonii* (Portalés, 1871) (313—306 м); *Lophelia pertusa* Linne, 1758 (1685—540 м); *Coenosmilia fecunda* (Portalés, 1871) (623—275 м); *Flabellum chunii* Marenzeller, 1904 (630—299 м); *Dendrophyllia cornigera*⁺ Lamarck, 1816 (540—310 м); *D. gadinata*⁺ (Duncan, 1873) (327—292 м); *Leptopsammia formosa* Gravier, 1915 (540—290 м).

Материал. Нами обработана коллекция из 17 видов мадрепорарий (9 из них, помеченных +, отсутствуют в списке видов, приведенном Зибровиусом), поднятых тралом "Сигсби" и промысловым тралом во 2-м рейсе "Витязь" (1982 г.) с плато и склонов подводной горы Грейт Метеор, с 11 станций на одном

Виды madreporарий, поднятые с плато и склонов подводной горы Грейт Метеор

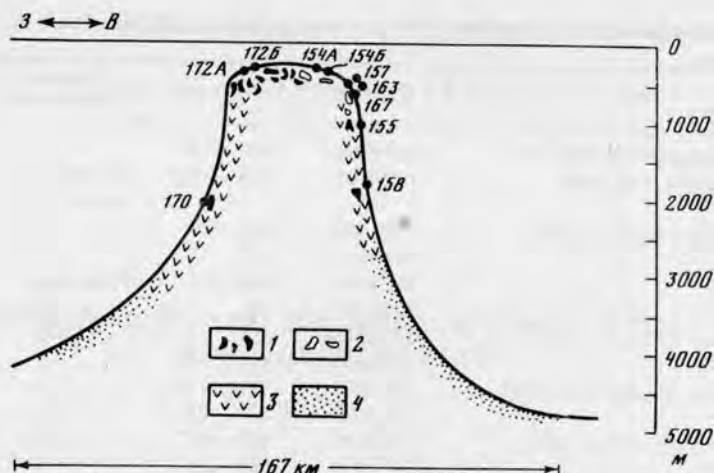
Вид	Станция	Глубина, м	Общее число экземпляров	Количество молодых особей
<i>Fungiacyathus crispus</i> * Pourtalés, 1871	155-8098	960—1140	1/2	
<i>Madrepora oculata</i> * Linné, 1758	158-8101	1750—1760	15 мелких веточек	
<i>Caryophyllia calvery</i> Duncan, 1873	154А-8097А	320—328	80	2/3
	154-8097Б	320	500	1/2
	156-8099	510—520	7 мертвых	
	172А-8115А	300	70	30
	172-8115Б	310	2000	2/3
	155-8098	960—1140	5	0
<i>Deltocyathus conicus</i> * Zibrowius, 1980	158-8101	1750—1760	3	0
	170-8113	2000—2160	100	40
<i>Deltocyathus moseleyi</i> Cairns, 1979	156-8099	510—520	200	2/3
	167-8110	580—625	7	4
<i>Vaughanella concinna</i> * Gravier, 1915	158-8101	1750—1760	10	2
	170-8113	2000—2160	10	0
<i>Peponocyathus stimpsonii</i> (Pourtalés, 1871)	172-8115	310	2	2
<i>Lophelia pertusa</i> Linné, 1758	155-8098	960—1140	30	0
	158-8101	1750—1760	2(субфосильные)	0
<i>Coenosmilia fecunda</i> (Pourtalés, 1871)	172А-8115А	300	3	0
	172Б-8115Б	310	18	0
<i>Solenosmilia variabilis</i> * Duncan, 1873	158-8100	1750—1760	2	0
<i>Flabellum chunii</i> Marenzeller, 1904	156-8099	510—520	215	85
	157—8100	470—520	2	2
	163-8106	450	3	3
<i>Iavania pseudoalabastra</i> * Zibrowius, 1974	158-8101	1750—1760	2	2
<i>Iavania caillieti</i> * (Duchassaing, Michelotti, 1864)	163-8106	450	5	5
<i>Leptopsammia formosa</i> (Gravier, 1915)	156-8099	510—520	7	7
<i>Dendrophyllia</i> * sp.	155-8098	960—1140	1	0
<i>Enallopsammia rostrata</i> * (Pourtalés, 1878)	156-8099	510—520	5	0

полигоне (ст. 154А-8097А, 154Б-8097Б, 155-8098, 156-8099, 157-8100, 158-8001, 163-8106, 167-8110, 170-8113, 172А-8115А, 172Б-8115Б) с глубин от 310 до 2160 м (см. рисунок) [Ulrich, 1971]. Наряду с морскими ежами они имеют доминирующее значение в 7 взятых тралах (ст. 154А-8097А, 154Б-8097Б), 155-8098, 156-8099, 170-8113, 172А-8115А, 172Б-8115Б). Эти виды сведены в таблице.

Для вершины горы (ст. 154А,Б-8097А,Б; 172А,Б-8115А,Б глубины 310—328 м) характерны массовые скопления (более 2600 экз.) одного вида — *C. calvery* — мелкого, рожкообразного, прикрепленного к субстрату коралла, очень характерного для шельфа и верхней батии. Среди этой массы встречаются редкие находки типично батимальных, свободно лежащих на грунте, одиночных кораллов *P. stimpsonii* и небольших веточек *C. fecunda*.

В верхней части склона (ст. 156-8099, 157-8100, 163-8106, 167-8110, глубины 470—625 м) меняется систематический состав кораллов, но принцип распределения остается тем же: на фоне двух доминирующих в количественном отношении батимальных видов *F. chunii* и *D. moseleyi* встречаются редкие, ветвистые, также батимальные *L. formosa*, *E. rostrata*, а также семь мертвых экземпляров *C. calvery*.

Таким образом, верхнее плато и верхний склон горы характеризуются качественно однообразными, многочисленными в количественном отношении кораллами, среди которых имеются типично батимальные и шельфово-батималь-



Профиль горы Грейт Метер с бентосными станциями, на которых обнаружены мадрепарии во 2-м рейсе нис "Витязь"

1 — мертвые агерматипные кораллы; 2 — фораминиферовый известняк; 3 — птероподы; 4 — фораминиферовые илы

ный. Эта особенность ярче выражена на плато; на верхнем склоне доминируют уже два вида, количество экземпляров каждого из них в 10 раз меньше, чем у доминанта на плато.

На глубине 960—1760 м (ст. 155-8098, 158-8101) большую роль наряду с одиночными приобретают ветвистые мадрепарии, среди которых незначительно преобладает *L. pertusa*. Несколько реже встречаются более тонковветвистые *S. variabilis*, *M. oculata*, *D. sp.* Доминировавшие выше по склону уплощенные одиночные свободно лежащие кораллы *D. moseleyi* с довольно массивным скелетом замещаются в этом горизонте более тонкостенными *D. conicus* (8 экз.), имеющими несколько более глубоководный облик. Подняты *F. crispus*, *V. concinna* и *I. pseudoalabastra*, представители которых имеют высокий, бокаловидный, прикрепленный к грунту кораллит, малое число септ и слабо развитую осевую зону — сочетание морфологических черт, позволяющее бокаловидным кораллам успешно процветать на средних глубинах. *C. salvery* замещается в этом горизонте также плотно прикрепленным к грунту *C. abyssorum*, отличающимся от первого еще и меньшим числом септ. При анализе литературы видно, что шельфовые элементы фауны в этом горизонте полностью отсутствуют. Весь набор видов характерен по преимуществу для верхней батии, за исключением космополитического для всей батии *L. pertusa*.

Таким образом, в этой части склона отсутствуют резко доминирующие в количественном отношении виды, кораллы качественно разнообразнее, морфологически виды тех родов, которые встречаются в лежащих выше горизонтах, имеют несколько более глубоководный по сравнению с ними облик.

На глубине 2000—2160 м (ст. 170-8113) встречено всего 2 вида кораллов. Преимущество в количественном отношении имеет свободно лежащий, одиночный, уплощенный, сравнительно тонкостенный представитель кариофиллид *D. conicus*. На его фоне изредка попадаются представители *V. concinna*, морфологически не отличимые от населяющих лежащий выше горизонт. Это сочетание наряду с исчезновением всего разнообразия мадрепарий, развитых в более мелководных горизонтах, свидетельствует о наличии качественно иного кораллового комплекса, относящегося, видимо, уже к нижней батии.

Необходимо отметить, что среди кораллов горы Грейт Метеор абсолютно отсутствуют абиссальные элементы фауны. Очень характерен также высокий процент молодых особей в траловых уловах, что, видимо, вызвано постоянным привносом личинок извне.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

На верхнем плато и на склонах горы Грейт Метеор в изобилии представлены агерматинные кораллы. По смене их комплексов выделяются три горизонта: два в верхней батии и один нижебатийный. Абиссальные элементы фауны отсутствуют. Вершины и верхние склоны гор заселены таксономически однообразными, многочисленными в количественном отношении мадрепорариями, образующими целые "поля" одного вида. В среднем горизонте кораллы представлены разными таксонами, количественного доминирования не наблюдается. Коралловое население на глубинах свыше 2000 м разрежено и представлено мелкими особями немногочисленных видов.

При сравнении коралловой фауны горы Грейт Метеор и подводных гор Маркус-Неккер [Келлер, 1981] видно следующее.

а. Родовой состав коралловой фауны этих горных районов сходен (но на горе Грейт Метеор родовое разнообразие выше).

б. На горах Маркус-Неккер высок процент видовых эндемиков, на горе Грейт Метеор эндемики отсутствуют, все обнаруженные там мадрепорарии встречаются на континентальных склонах восточной части Атлантики в тех же батиметрических горизонтах.

в. Морфологически одиночные кораллы, принадлежащие родам, общим для горы Грейт Метеор и для гор Маркус-Неккер, четко различаются. Среди представителей бокаловидных кораллов рода *Flabellum*, населяющих гору Грейт Метеор, преобладают виды со сравнительно узкой, сжатой с боков чашкой и невысоко выступающими над ней, нередко многочисленными септами. Виды этого рода, населяющие хребет Маркус-Неккер, имеют широко раскрытые, как бы "вывернутые" чашки, наподобие распутившегося бутона, с высоко выступающими над ними немногочисленными септами. Такие морфологические формы у представителей этого рода обычно развиваются в трофически неблагоприятных условиях [Келлер, 1978]. Среди представителей рода *Caryophyllia* на горе Грейт Метеор встречаются преимущественно виды с неглубокой чашкой и невысоко выступающими за ее край септами, тогда как на горах Маркус-Неккер обычны виды с глубокой чашкой и сильно изрезанным чашечным краем. То же можно сказать и о представителях рода *Vaughanella*. Все это — косвенные свидетельства значительно лучших трофических условий для кораллов горы Грейт Метеор по сравнению с таковыми на горах Маркус-Неккер.

Представители *Deltocyathus lens*, поднятые с подножия гор Маркус-Неккер (глубина 2300 м) отличаются от *D. conicus*, взятых примерно с той же глубины с подножия горы Грейт Метеор, более толстыми стенками, более мощным скелетом, большим числом септ и вообще более процветающим "мелководным" обликом.

Это связано, видимо, как с особенностями гидродинамического режима над обоими подводными поднятиями, так и с различной степенью их удаленности от континента.

ЛИТЕРАТУРА

- Келлер Н.Б. Агерматипные мадрепоровые кораллы Карибского моря и Мексиканского залива. — Тр. ИОАН СССР, 1975, т. 100, с. 174—187.
- Келлер Н.Б. Морфологические и онтогенетические особенности глубоководных кораллов. — Тр. ИОАН СССР, 1978, т. 113, с. 44—50.
- Келлер Н.Б. Одиночные мадрепоровые кораллы подводных гор и хребтов в Тихом океане. — В кн.: Бентос подводных гор Маркус-Неккер и смежных районов Тихого океана. М.: ИОАН СССР, 1981, с. 28—39.
- Миронов А.Н., Пастернак Ф.А. Состав и особенности распределения донной фауны. — В кн.: Бентос подводных гор Маркус-Неккер и смежных районов Тихого океана. — Тр. ИОАН СССР, 1981, с. 10—28.
- Cairns S.D. The deep-water Scleractinia of the Caribbean sea and adjacent waters. — Stud. fauna Curacao and other Caribbean islands, 1979, vol. 67, N 180, p. 1—341.
- Zibrowius H. Les Scléractiniaires de la Méditerranée et de l'Atlantique nord-oriental. — Mém. Inst. Oceanogr. Monaco, 1980, N 11, p. 1—283.

THE AGERMATYPIC CORALS OF THE GREAT METEOR SEAMOUNT AND THEIR PECULIARITIES

N.B. Keller

Summary

On the Great Meteor seamount (the depth 310—2160 m) of the 2 different groups of the deep-water Scleractinia concentrate in the upper bathial subzone, 1 - in the lower one. The study of the morphological skeletal variations gives us the indirect evidens of the existence on the Meteor seamount the tropical condition, better for the corals, than on the Marcus-Nekker rise.

УДК 593.62(265)

**РОГОВЫЕ КОРАЛЛЫ (ANTHOZOA: GORGONACEA) ПОДВОДНОЙ ГОРЫ
СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ ВАЛА КАПИНГАМАРАНГИ
И ВОЗМОЖНОСТЬ СУЩЕСТВОВАНИЯ
НА ОКЕАНИЧЕСКИХ ПОДВОДНЫХ ВОЗВЫШЕННОСТЯХ
ОСОБОЙ ВЕРТИКАЛЬНОЙ ЗОНЫ—ТАЛАССОБАТИАЛИ**

Ф.А. Пастернак

Настоящая работа представляет собой продолжение исследований донной фауны подводных гор Тихого океана [Миронов, Пастернак, 1981]. Такие возвышенности, вершины которых на сотни метров погружены под поверхность океана, обычно отделены от материков и одна от другой обширными глубоководными котловинами. Поэтому вопросы о происхождении и путях формирования донной фауны на изолированных поднятиях и перерастают в самостоятельную и важную проблему. Кроме того, огромные области подводных гор и хребтов характеризуются своеобразной динамикой вод, возникновением апвеллингов над отдельными вершинами и локальным повышением продуктивности вод. В свою очередь повышенная продуктивность поверхностных вод находит свое отражение в создании более благоприятных условий существования и для донных организмов на вершинах и склонах подводных возвышенностей. Даже расположенные в пределах олиготрофных областей открытого океана, они превращаются в своеобразные оазисы, характеризующиеся разнообразной донной фауной и высоким уровнем количественного развития донного населения. Вместе с тем эти области океана до последнего времени оставались наименее изученными. Отчасти это объясняется сложностью рельефа и крутизной склонов гор, что затрудняет сбор данных организмов, отчасти удаленностью подводных гор от берегов и только в результате нескольких рейсов научно-исследовательских судов "Витязь" и "Дмитрий Менделеев" в западную часть Тихого океана, а также благодаря применению автономного подводного аппарата "Пайсис" накопился немалый материал по специфической донной фауне вершин и склонов подводных гор. Ранее нами были опубликованы результаты обработки коллекции альционарий и горгонарий, собранной в районе системы подводных поднятий Маркус-Неккер [Пастернак, 1981]. В этой статье рассмотрены особенности состава и происхождение горгонарий, неперменного компонента донной фауны подводных поднятий, другой изолированной горы, расположенной к северу от о-ва Новая Гвинея.

Обработанный материал по горгонариям был собран тралом Сигсби на ст. 1725 (4°55'5 с.ш., 154°58'1 в.д.) и 1746 (4°54'0 с.ш., 154°59'2 в.д.) и с помощью подводного аппарата "Пайсис" на ст. 1737. Кроме того, в работе были использованы фотографии, результаты телесъемки и наблюдения, выполненные пилотами и наблюдателями подводного аппарата "Пайсис", которым и приношу свою искреннюю благодарность.

Обработанная коллекция насчитывает 5 видов горгонарий, из которых один оказался новым.

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

1. *Paragorgia dendroides* Bayer, 1956

Paragorgia dendroides Bayer, Bayer, 1956, p. 69, fig. 1, 2, d.

P. nodosa Nutting, 1908, p. 569.

P. regalis Bayer, 1964, p. 526.

P. dendroides Grasshoff, 1979, p. 120.

Материал. "Дмитрий Менделеев", ст. 1746, глубина 1000—1350 м, трал Сигсби, 1 колония и фрагменты ветвей.

Замечания. Колония парагоргии, собранная на склоне обследованной горы, несомненно, относится к виду *P. dendroides* благодаря ее не совсем правильному дихотомическому ветвлению в одной плоскости, относительной тонкости ветвей, расположению аутозоидов в отдельных скоплениях по 3—7 полипов в каждом и наличию сифонозоидов всюду на стволе, ветвях и на расширении цененхимы в местах скопления аутозоидов. Вместе с тем следует отметить, что эта колония отличается от экземпляров *P. dendroides*, добытых на склонах подводных гор Маркус-Неккер. У последних как сифонозоиды, так и аутозоиды отсутствовали на дорзальной поверхности ствола и ветвей почти всей нижней половины колонии [Пастернак, 1981]. В замечаниях поэтому нами было предложено внести соответствующее дополнение в диагноз *P. dendroides*. Однако на длинном (более 210 мм) основном стволе новой колонии, сломанной, видимо, недалеко от ее основания, сифонозоиды и аутозоиды на дорзальной поверхности возникают уже на расстоянии 22 мм от нижнего края обломка и в 12 мм от уровня возникновения первых полипов на вентральной поверхности ствола. Таким образом, новая колония по этому признаку полностью соответствует диагнозу вида, предложенному Байером, и согласно которому полипы *P. dendroides* могут располагаться всюду на ветвях колонии. Следовательно, расположение полипов представляет собой весьма изменчивый признак, не имеющий существенного значения в видовой диагностике *P. dendroides*. К этому можно добавить, что отдельные участки не только дорзальной, но и вертикальной поверхности колонии, добытой на обследованной горе, часто лишены сифонозоидов.

Просмотренные спикеры мезоглеального скелета внешнего и внутреннего слоев цененхимы и медулярной сердцевины ствола и ветвей колонии не выходят за пределы изменчивости скелетных элементов *P. arborea*, что характерно и для типичных колоний *P. dendroides* [Bayer, 1956; Grasshoff, 1979].

Экологические замечания. На ветвях колонии найдены один крупный и два молодых экземпляра офиура рода *Asteroschema*.

Распространение. Ранее этот вид был обнаружен на склонах Гавайских островов на глубине 760 м, на горе "Витязь" на глубине 1213—1292 м и на склоне поднятия в средней части системы гор Маркус-Неккер на глубине 1700—2300 м.

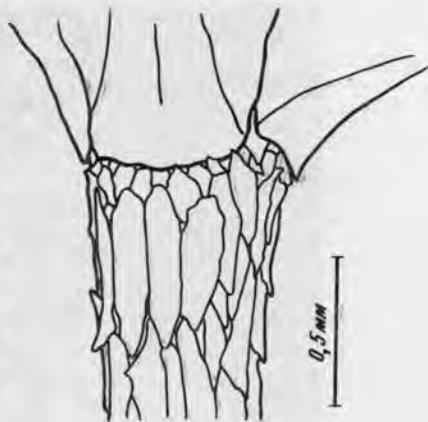
2. *Narella orientalis* (Versluis), 1906

Stachyodes orientalis Versluis, 1906, p. 91—92, fig. 107, 108.

Материал. "Дмитрий Менделеев", ст. 1725, глубина 1230—1370 м, трал Сигсби, многочисленные обломки стволов и ветвей колонии.

Замечания. По ряду признаков исследованные фрагменты колонии нареллы, собранные на обследованной горе, не показывают отличий от типичных экземпляров *N. orientalis*, описанных и изображенных Верслуисом [Versluis, 1906], и от экземпляров этого вида, добытых на НИС "Витязь" на склонах поднятий Маркус-Неккер. В частности, обладающие наибольшими размерами склериты базального полукольца полипов не образуют нависающей крыши над медиальными, самыми небольшими склеритами. Спинной край базального полукольца почти прямой, а

Рис. 1. *Narella orientalis*. Склериты цененхимы на ветвях колонии



широкий передний край чаще всего бывает рассеченным. Каждая лопасть переднего края закруглена хотя в ряде случаев может быть оттянута в небольшой треугольный зубец с закругленной вершиной. Таки-ми же очертаниями обладают и передние края склеритов медиальных и дистальных полуклец. Полипы располагаются в венчиках, число полипов в венчике меняется от 6 в базальной части колонии до 3—8 в дистальной. На каждые 3 см ствола колонии приходится примерно 8—9 венчиков (у типовых колоний 8 венчиков).

Что касается склеритов цененхимы ветвей колонии, то они чаще всего обладают удлиненно-ланцетовидной формой. Реже встречаются овальные тельца и вытянутые склериты с закругленными концами (рис. 1). Мелкие склериты неправильных очертаний, изображенные Верслусом, не характерны для новых колоний *N. orientalis*. Они встречаются лишь изредка и только у оснований полипов. Отсутствуют в цененхиме и крупные склериты неправильной формы, обнаруженные в коре ветвей тех колоний, которые были найдены на горах Маркус-Неккер. Однако, несмотря на существование в цененхиме склеритов разных очертаний и размеров, нет никаких оснований считать новые экземпляры нарелл таксономически обособленными от вида *N. orientalis*. Сколь бы разнообразны ни были эти склериты, всем им в равной мере присущ признак, по которому *N. orientalis* легко отличается от *N. dichotoma* — отсутствие на поверхности склеритов каких-либо гребней и продольных выступов.

Распространение. Колонии *N. orientalis* известны из района о-ва Тимор (место нахождения типового экземпляра) с глубины 520 м и из района подводных гор Маркус-Неккер с глубины 1270—1320 м. Новые колонии *N. orientalis* подняты со склона горы Вала Капингамаранги с глубины 1230—1370 м.

3. *Calyptrophora* [*Paracalyptrophora*] *spinosa* sp. nova

Материал. "Дмитрий Менделеев", ст. 1746, глубина 1000—1350 м, трал Сигсби, фрагменты 2 крупных колоний; ст. 1749, подводные фотографии колоний на глубине 910—1572 м.

Описание. Как можно судить по исследованным фрагментам и фотографиям, сделанным с помощью фотоустановки П.Ф.-6 на ст. 1749, колонии *C. spinosa* ветвятся строго в одной плоскости (рис. 2). Очень короткий ствол, прикрепляющийся к субстрату базальной пластинкой, дихотомически разделяется на две ветви, образующие правую и левую половины веера колонии. В результате дальнейшего замаскированного дихотомического ветвления возникают очень длинные основные ветви, которые условно можно считать ветвями первого порядка. Эти слегка лировидно-искривленные ветви почти на всем протяжении ориентированы более или менее параллельно грунту, и только их дистальные концы заметно изгибаются кверху. От основных ветвей на равном расстоянии одна от другой отходят кверху многочисленные, всегда простые, лишь слегка изогнутые в сагиттальной плоскости веточки второго порядка. Из-за их неодинаковой длины верхний край веера колонии оказывается неровным. Тем не менее общие очертания колонии напоминают очертания хвостового плавника рыб или китообразных. Кроме того, поверхность веера колонии становится несколько вогнутой, что объясняется изогнутостью всех ветвей второго порядка в сагиттальной плоскости.

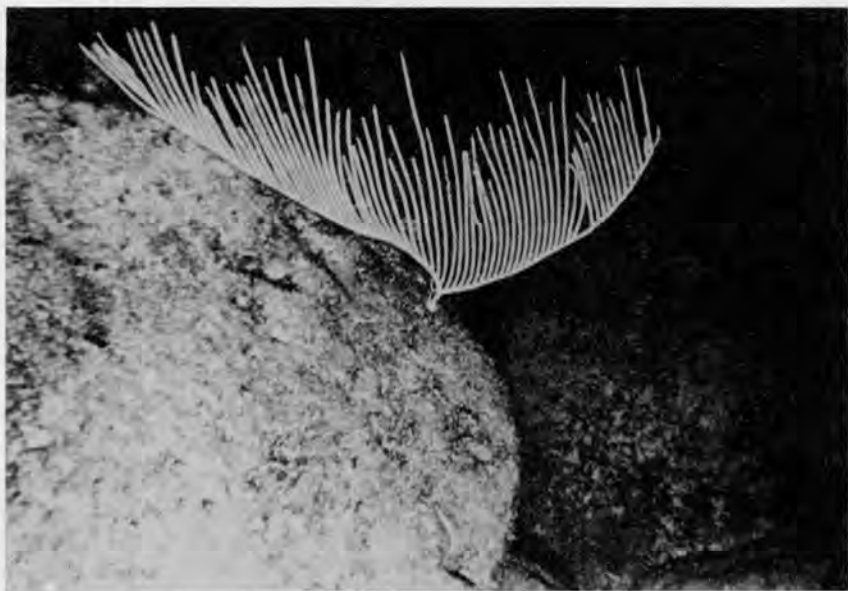


Рис. 2. Подводная фотография колонии *Calyptrophora* (*Paracalyptrophora*) *spinosa* sp. nov.
Ст. 1749, верхняя часть склона, глубина 910—1572 м

Длина ветвей первого порядка, судя по принесенным обломкам колонии, достигает не менее 104 см. В проксимальной части диаметр этих ветвей равен 6 и в дистальной — 1 мм. Как можно судить по полученным подводным фотографиям, колонии *C. spinosa* могут достигать 0,8 м в высоту и 2,5 м в ширину. Максимальная длина веточек второго порядка исследованной колонии равна 37 см, а диаметр у основания 1,5—2 мм. Осевой стержень в нижней части колонии круглый в сечении, но в верхней части становится слегка уплощенным с боков. На поверхности стержня отчетливо видна продольная исчерченность. Цвет осевых стержней меняется от темно-коричневого (основной ствол и проксимальные части ветвей первого порядка) до коричневато-желтого (концы ветвей второго порядка), металлический отлив характерен для окраски стержней в любой части колонии.

На ветвях второго порядка и на большей части ветвей первого порядка полипы располагаются строго в венчиках (рис. 3). В проксимальной же части ветвей первого порядка встречается и менее регулярное расположение полипов — в неправильных спиральных, в шахматном порядке и даже беспорядочно. Число полипов в венчике меняется от 7—8 в наиболее толстых участках ветвей первого порядка до 3—4 на вершинах веточек второго порядка. Наиболее часто встречаются венчики из 5 полипов. На каждые 3 см длины ветвей приходится 10—12, чаще всего 11 венчиков полипов. Венчики подчас располагаются настолько близко друг от друга, что края полипов одного венчика как бы вклиниваются в пространство между полипами соседнего венчика, чему способствует то обстоятельство, что оси отхождения полипов в смежных венчиках не всегда совпадают. Длина полипов (измеренная по параллели к оси ветвей) в этих случаях достигает 2,5—2,5 мм. При более скромных размерах полипов (2—2,2 мм в длину) пространство между соседними венчиками может доходить до 0,8 мм.

Полипы расположены на всех ветвях колонии таким образом, что их оперкулярный аппарат направлен в сторону основания колонии.

Правый и левый склериты базального и буккального колец полипов полностью срастаются на аб- и адкаулиной сторонах полипов. Адкаулиный шов в боль-

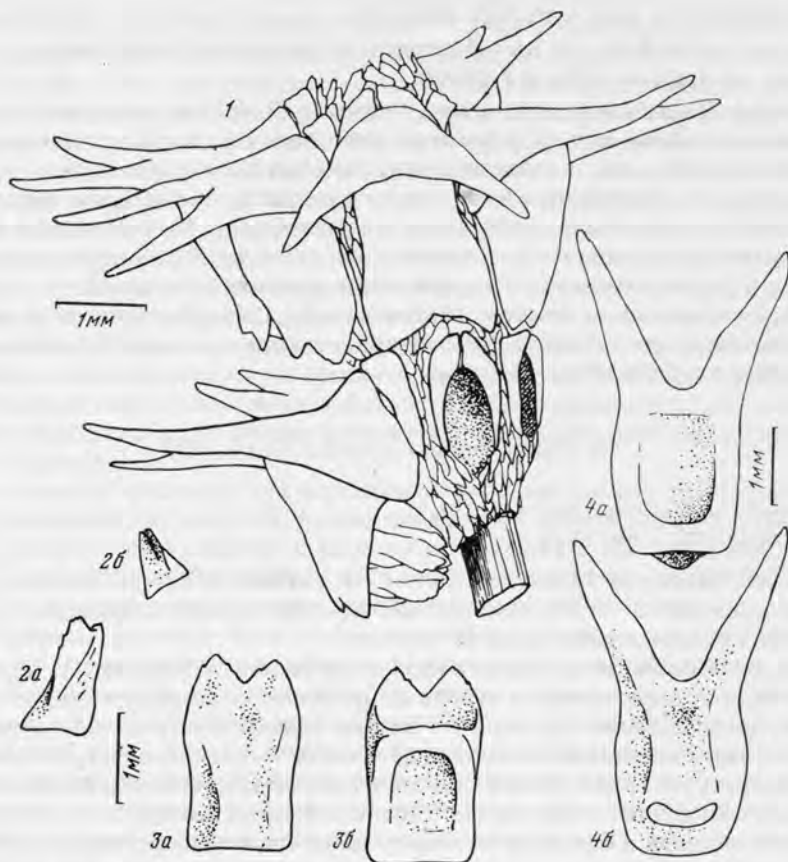


Рис. 3. *Calyptrophora* (*Paracalyptrophora*) *spinosa* sp. nov.

1 — венчики полипов колонии; 2 — абаксальная (а) и адаксиальная (б) чешуйки оперкулярного аппарата; 3 — склериты буккального кольца (а — с внешней и б — с внутренней стороны); 4 — склериты базального кольца (а — с внутренней и б — с внешней стороны)

шинстве случаев хорошо различим. Из 50 просмотренных молодых полипов только 2 имели неполное базальное кольцо. Дистальный край базального кольца оттянут в два длинных тонких заостренных зубца. Длина зубцов равна или превосходит высоту базального кольца, равную у зрелых полипов 1,6—2,2 мм. Высота базального кольца молодых полипов равна 1,2—1,4 мм. Длина зубцов базального кольца молодых полипов равна или меньше высоты самого кольца.

Буккальное кольцо имеет небольшое сужение в средней части. Абаксальный край оттянут в две боковые широкие лопасти, верхний угол которых может быть округлым, заостренным и даже слабо пильчатым. Высота кольца зрелых полипов колеблется от 1,7 до 2,2 мм, длина лопастей — от 0,4 до 0,6 мм. Поверхность склеритов базального и буккального колец шероховата, часто покрыта низкими бугорками и выступами, особенно поверхность зубцов и лопастей. Склериты опекулярного аппарата очень изменчивы по форме, но всегда имеют высокий округлотреугольный гребень, особенно отчетливо выраженный на абаксальных склеритах. Диаметр оперкулярного аппарата равен 1,4—1,6 мм.

Склериты инфрабазального полукольца обычной для рода формы. Размеры их изменчивы, однако свободные концы склеритов не достигают фронтальной части базального кольца. Склериты цененхимы очень разнообразны по форме и размерам. В промежутке между смежными венчиками полипов можно встретить

как мелкие (0,1—0,3 мм) округлые склериты, так и вытянутые, часто извилистые узкие тельца длиной до 1,5 мм. Поверхность склеритов шероховатая, с низкими бугорками, но лишена ребер и гребней.

Замечания. Новый вид, несомненно, близок к *C. wyvillei*, но отличается от него простыми, неветвящимися веточками второго порядка, очень длинными зубцами базального кольца и двумя четкими лопастями буккального кольца.

Экологические замечания. Как можно судить по подводным фотографиям, одна крупная колония *C. spinosa* приходится примерно на 11 м² поверхности грунта. Веера близко расположенных колоний, видимо, ориентированы параллельно друг другу и перпендикулярно к направлению придонных течений.

Типовой экземпляр — крупные обломки со ст. 1746, фиксированные спиртом.

Местонахождение типового экземпляра — гора в северной части вала Капингамаранги глубина 1000—1330 м.

4. *Calyptrophora japonica* Gray, 1866

Calyptrophora japonica Gray, 1866, p. 24—26.

C. juliae Bayer, 1952, p. 82—84, fig. 1.

Материал. "Дмитрий Менделеев", ст. 1746, глубина 1000—1350 м, трал Сигсби, обломки колонии; ст. 1737, глубина 640 м, сбор с борта подводного аппарата "Пайсис-7", 1 поврежденная крупная колония.

Замечания. Обе колонии калиптрофор, несомненно, относятся к *C. japonica*, так как им в равной мере присущи основные признаки этого вида — дихотомическое ветвление, расположение полипов на ветвях таким образом, что оперкулярный аппарат обращен к вершине колонии, и наличие на маргинальном крае буккального кольца склеритов четырех зубцов. Вместе с тем обе колонии заметно различаются. Прежде всего на одной из них (ст. 1737) число полипов в венчике меняется от 9 (иногда даже 10) полипов в базальной части колонии до 4 полипов на вершине веточек третьего порядка, а на другой — от 6 до 4, несмотря на то, что диаметр основного ствола колонии у сравниваемых экземпляров почти одинаков (4,0 и 3,6 мм соответственно). Хотя на каждые 3 см ветви второго и третьего порядков приходится 10—11 венчиков полипов, расстояние между ними различно — около 0,2 мм на первой колонии и 0,5 мм на другой, что связано с более мелкими размерами ее полипов. Самые заметные различия между сравниваемыми колониями заключаются в форме и размерах зубцов буккальных и базальных склеритов. Для колонии, собранной на ст. 1737, зубцы базальных склеритов игловидные. При этом концы зубцов смотрят в стороны. Длина зубцов составляет 35—45% высоты базального кольца склеритов. Зубцы буккального кольца полипов этой колонии также игловидные. Их положение, направление вершины и размеры очень изменчивы. Так, концы зубцов первой и второй пар могут быть направлены как вовнутрь, так и наружу, сами зубцы могут быть искривлены. Длина зубцов составляет 25—30% высоты буккального кольца склеритов. Напротив, те же зубцы полипов другой колонии, собранной на ст. 1746, намного короче. На базальном кольце склеритов длина широких, почти треугольных зубцов составляет 15—18% высоты кольца, а на буккальном — всего 1,2—1,5% высоты соответствующего кольца. На высокую изменчивость формы и размеров зубцов *C. japonica* справедливо указывал еще Верслуис [Versluis, 1906]. По его мнению, в видовой диагностике калиптрофор нельзя опираться на эти признаки. Из выделенных им основных типов колоний *C. japonica* только один, обозначенный как форма "С", мог претендовать на свое выделение в самостоятельный вид. Однако эта форма была представлена в материале молодым экземпляром и потому отклоняющимся от типичных как по указанным, так и по другим признакам. Экология калиптрофоры со ст. 1737 по высоте зубцов буккального и базаль-

ного колец склеритов четко занимает промежуточное положение между формой "В" Верслуса (с длинными зубцами) и формой "А" (типичными экземплярами *C. japonica* с зубцами средней величины). Другая имевшаяся в нашем распоряжении калиптрофора (ст. 1746) характеризуется самыми короткими зубцами среди всех известных в настоящее время колоний *C. japonica*. В связи с этим возникает вопрос о таксономической самостоятельности калиптрофоры, собранной у берегов Филиппинских островов и описанной Байером под названием *C. juliae* [Bayer, 1952]. В систематических замечаниях им было отмечено, что эта калиптрофора, как можно судить по единственному фрагменту веточки, имеет в целом совершенно такое же строение полипов, как и *C. japonica*, но отличается от последней относительно очень длинными и тонкими зубцами базального кольца склеритов. Из этого замечания, однако, напрашивается теперь другой вывод, согласно которому полипы филиппинской колонии занимают крайнее положение в сплошном ряду переходных форм от колоний с самыми длинными и крепкими зубцами базального кольца к колониям с наиболее короткими широкими зубцами. Видовая самостоятельность колонии типа *juliae* представляется поэтому сомнительной, а само название сводится к синонимии *C. japonica*.

Экологические замечания. На вершинах подводных гор колонии *C. japonica*, по данным подводных наблюдений, проведенных с борта подводного аппарата "Пайсис-7", располагаются в среднем на расстоянии около 10 м одна от другой. В местах с сильными придонными течениями плоскости вееров близко расположенных колоний ориентированы параллельно друг другу и перпендикулярно к направлению течений. Веера *C. japonica* представляют собой прекрасную экологическую нишу для многочисленных беспозвоночных (многощетинковых червей, амфипод, офиур).

Распространение. *C. japonica* обладает очень широким распространением и встречена на многих участках материкового склона и вершинах подводных поднятий западной части Тихого океана от берегов Японии (место нахождение типового экземпляра) и индонезийских островов до склонов Гавайских островов. Многочисленные колонии добыты на подводных вершинах системы Маркус-Неккер. На вершине горы вала Капингамаранги колонии *C. japonica* обнаружены впервые. Диапазон батиметрического распределения — от 400 до 1350 м.

5. *Keratoisis zelandica* Grant, 1976

Keratoisis zelandica Grant, 1976, p. 22, fig. 15, 16.

Материал. Нис "Дмитрий Менделеев", ст. 1746, глубина 1000—1350 м; 2 фрагмента колонии.

Замечания. Колония должна быть отнесена к *K. zelandica* благодаря отсутствию в тонкой цененхиме стебля игловидных спикул, неправильному расположению полипов на осевом стержне, их конфигурации и наличию двух типов скелетных телец в стенках полипов — крупных игловидных спикул и мелких уплощенных склеритов. Один из фрагментов проксимальной части колонии имеет в длину 141 мм и состоит из базального сломанного междоузлия, следующих за ним коротких междоузлий длиной 3,5 и 5 мм каждый из двух длинных междоузлий, длина которых увеличивается в дистальном направлении и равна 37 и 42 мм. Другой фрагмент состоит из одного неповрежденного междоузлия 64 мм длиной и одного сломанного междоузлия. Длина роговых нодий очень изменчива. В проксимальной части колонии она меняется от 0,2 до 0,8 мм, единственный узел второго фрагмента имеет в длину 2 мм.

Все семь междоузлий не образуют веточек второго порядка. Поэтому возможность ветвления колонии, от которой сохранились лишь два фрагмента, маловероятна, хотя и не исключена. Следует добавить, что *K. zelandica* также был описан по

фрагментам главного ствола и общий вид колонии остается пока неизвестным. Вместе с тем в описании вида указывается, что колония *K. zelandica* неветвящаяся. Диаметр междоузлий меняется от 1,2 мм в базальной до 1,7 мм в наиболее дистальной части просмотренных фрагментов. Расположение, размеры, форма и численность полипов не отличаются от фотографии двух фрагментов (один из которых выбран в качестве типа), приведенной в работе Гранта [Grant, 1976, fig. 16].

Размеры игловидных спикул, поддерживающих тело полипов, также не показывают отличий от спикул типичных экземпляров *K. zelandica*. В базальной части полипов размеры спикул колеблются от 0,65×0,03 мм до 1,2×0,04 мм, а в дистальной — от 3,0×0,22 до 4,5×0,3 мм. Концы крупных дистальных спикул, выступающие на 0,5—2 мм над краем чашечки, почти гладкие и имеют только продольную исчерченность. Нижние концы спикул могут быть декорированы небольшими бугорками и коническими выступами. Эти игловидные спикулы расположены в верхней части чашечки продольно, а в нижней — вдоль и под углом друг к другу, иногда даже почти поперек чашечки, что отличает просмотренные нами фрагменты от типичных. Кроме того, ни в одной из сохранившихся чашечек полипов не удалось найти столь плотного панциря из таких спикул, как это показано на фотографии, приведенной Грантом [Grant, 1976, fig. 15].

В щупальцах полипов обнаружены короткие (0,1—0,3 мм) палочковидные спикулы с округлыми концами. Эти спикулы лежат в 2—3 продольных тяжах, плотно соприкасаясь друг с другом, причем в каждом из таких тяжей спикулы ориентированы не в продольном, как у типичных экземпляров, а в поперечном направлении. Однако, имея в виду большую изменчивость вооружения скелетными элементами, присущую многим видам горгонарий, в том числе и *p. Keratoisis*, всем перечисленным отклонениям не следует придавать существенное значение.

Кроме игловидных и палочковидных спикул, в теле полипов и в тонкой цененхиме, покрывающей центральный стержень колонии, обнаружены многочисленные мелкие уплощенные склериты, размеры и формы которых вполне соответствуют диагнозу *K. zelandica*.

Описание *K. zelandica* не было дополнено систематическими замечаниями. Вместе с тем такие признаки вида, как размеры и расположение полипов на центральном стержне колонии, набор и размеры скелетных телец, а также их расположение отчетливо свидетельствуют о близости этого вида к *K. grandiflora*, описанному Райтом и Студером по экземплярам, собранным на глубине 384—1116 м в районе островов Фиджи [Wright, Studer, 1889].

K. zelandica был отнесен описавшим его Грантом к *p. Keratoisis*. Правомочность этого, однако, сомнительна. Дело в том, что систематика подсемейства *Keratoisidinae* до сих пор еще слабо разработана и диагнозы двух близких родов *Keratoisis* и *Lepidisis* лишены четкости. Веррилл, описавший род *Lepidisis*, считал, что его основным признаком следует считать внешний слой склеритов, представленных плоскими округлыми тельцами [Verrill, 1883]. Вскоре, однако, Райт и Студер справедливо отметили, что и у видов *Keratoisis* может возникать подобный слой из таких склеритов. К этому следует добавить, что к моменту описания *p. Lepidisis* к четырем видам *Keratoisis*, отличавшихся ветвлением колоний, был добавлен пятый, колония которого была неветвящейся, что переименовало ранний диагноз этого рода. Поэтому Веррилл свободно описали отнес к *p. Lepidisis* виды, колонии которых также ветвились. В результате систематические различия между видами *Keratoisis* и *Lepidisis* оказались весьма нечеткими. В одной из своих первых работ, посвященных классификации горгонарий, Байер, признававший оба рода кератоизидин, писал, что для видов *p. Lepidisis* характерны как игловидные спикулы, так и плоские мелкие склериты. К сожалению, он не сделал замечаний по поводу наличия склеритов у видов другого рода [Bayer, 1956]. Неудивительно поэтому, что Гранту, обработавшему большой материал по кератоизидинам, пришлось вновь пересмотреть диагнозы рассматриваемых родов. Им был сделан вывод, согласно которому виды

Lepidisis должны отличаться не просто наличием слоя уплощенных склеритов, а тем, что эти склериты благодаря своей многочисленности образуют как бы панцирь, скрывающий под собой спиккулы других типов. При этом окончательно утратил диагностическое значение такой признак, как характер ветвления колоний. Гранту пришлось перевести в род *Keratoisis* все виды *Lepidisis*, кроме одного старого (*L. longiflora*) и одного нового вида (*L. solitaris*). Вместе с тем такой родовой признак, как образование панциря из склеритов, нельзя признать удачным, так как при определении материала трудно сказать, с какого момента слой из вообще многочисленных склеритов может быть признан панцирем. Все это заставило Байера вернуться к раннему диагнозу рода *Keratoisis*, согласно которому он объединяет только те виды, колонии которых ветвятся. Альтернативно к роду *Lepidisis* в таком случае должны относиться виды с неветвящимися колониями [Bayer, 1981]. В этом случае вид "*zelandica*" вместе с многими другими видами (ранее относимыми к роду *Keratoisis*) должен быть перенесен в род *Lepidisis* и, наоборот, виды, отнесенные ранее к роду *Lepidisis*, — в род *Keratoisis*. Искусственность классификации такого рода слишком очевидна, чтобы быть безоговорочно принятой. Вид "*zelandica*" поэтому мы пока условно оставляем в роде *Keratoisis*.

Распространение. Раньше колонии *K. zelandica* были найдены в Тасмановом море у берегов южного острова Новой Зеландии на глубине 913—1003 м. Исследованные фрагменты добыты в верхней части склонов обследованной горы на глубине 1000—1350 м.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

На склонах горы в северной части вала Капингамаранги удалось собрать всего 5 видов горгонарий. Конечно, фауна этих коралловых полипов, несомненно, богаче. Пилоты и наблюдатели подводного аппарата "Пайсис" отмечали в отдельных местах погружений до 3—4 видов горгонарий, отличных от добытых там же или сфотографированных колоний. Вместе с тем результаты обработки даже такого более чем скромного материала представляют несомненный интерес, поскольку горгонарии создают чаще всего основной фон эпифауны, развивающейся на скалах вершин и склонов подводных гор. Кроме того, донная фауна изолированных подводных поднятий и особенно ее генезис и пути формирования, как уже указывалось выше, вообще чрезвычайно слабо изучены.

В исследованном районе только один вид *Calyptrophora* (*Paracalyptrophora*) *sariposa* оказался новым для науки. К этому следует еще добавить, что близость *C. spinosa* к *C. wyvillei*, встреченному как у берегов индонезийских островов, так и у островов Кермадек, несомненна. Остальные виды, найденные на обследованной горе, обладают довольно широким распространением. Ареалы этих видов различны, как различны и центры их возникновения. Ранее было показано, что наиболее вероятным центром происхождения *N. orientalis* и *C. japonica* были моря Индонезийского архипелага [Пастернак, 1981]. Отсюда и началось их продвижение от одной подводной горы к другой, более успешное у *C. japonica*, достигшей Гавайских островов на востоке и, как показали последние исследования, горы в северной части вала Капингамаранги на юго-востоке, и менее успешное у *N. orientalis*, до сих пор еще не известной к востоку от средней части системы подводных гор Маркус-Неккер, но также обнаруженной на обследованной горе. То, что не только эти, но и другие виды горгониевых кораллов могут сравнительно свободно расселяться по вершинам и склонам подводных гор, разобщенных значительными пространствами океана с глубинами, превышающими диапазон батиметрического распределения рассматриваемых видов, не должно вызывать удивления. Известно, что в экстремальных условиях лецитотрофные личинки горгонарий способны прожить в батипелагиали океана 1—2 месяца и даже начать метаморфоз еще до оседания на субстрат [Kükenthal, 1924; Gohar, 1940; Grigg, 1970]. Поэтому не обязательно свя-

зывать расселение батимальных горгонарий с теми периодами истории формирования рельефа Тихого океана, когда ныне погруженные вершины гор еще возвышались над уровнем океана в виде цепи островов — расселение с помощью свободно плавающих личинок вполне возможно и в настоящее время. *P. dendroides*, четвертый вид горгонарий, встреченный на склонах обследованной подводной горы, обладает другим типом географического распространения. Впервые *P. dendroides* была обнаружена на склонах Гавайских островов и считалась их эндемиком, пока не была найдена на подводной горе "Витязь". В сравнительно хорошо изученных морях Индонезийского архипелага рассматриваемый вид не был встречен, хотя там и известен другой вид этого же рода — *P. splendens*. Видимо, *P. dendroides* относится к той фауне горгонарий, центром формирования которой был район Гавайских островов. Ранее нами было высказано предположение, что собственно гавайская фауна батииали, более скромная, чем азиатская, должна быть более стенобионтной и потому менее пригодной для завоевания далеко отстоящих от Гавайских островов подводных гор. Однако нахождение *P. dendroides* на подводной горе, расположенной вблизи от берегов о-ва Новая Гвинея, заставляет изменить эту точку зрения. Нахождение на изолированных подводных вершинах Маркус-Неккер, а также у берегов Японии и Гавайских островов одних и тех же видов *Keratoisidinae* заставляет предполагать, что личинки и этой группы горгонарий способны длительное время находиться в планктоне. Поэтому не должно вызывать особого удивления находка на склонах подводной горы вала Капингамаранги *K. zelandica*, ранее обнаруженного только в Тасмановом море у берегов Южного острова Новой Зеландии.

Таким образом, на расположенной к северу от Новой Гвинеи подводной горе обитает фауна более смешанного состава, чем на вершине системы Маркус-Неккер, расположенной между Юго-Западной Азией и Гавайскими островами.

Все собранные на вершинах и склонах подводных гор виды горгонарий относятся преимущественно к верхнебатимальной фауне. И на склонах Японских и Индонезийских островов, с одной стороны, и на склонах Гавайских и даже Новозеландских островов — с другой, эти виды обитают примерно на тех же глубинах, что и на изолированных вершинах подводных гор, расположенных между перечисленными районами. Так, например, *S. japonica* обитает на глубине от 520 до 1300 м у берегов Юго-Восточной Азии, на глубине 1200—1292 в районе Маркус-Неккер, и, наконец, колонии этого вида обнаружены на глубине 640—1350 м на склонах горы вала Капингамаранги. Немного шире и диапазон вертикального распределения *P. dendroides*, заселявшего подводные горы западной части Тихого океана со стороны Гавайских островов. Совпадает глубина обитания на обследованной горе и склонах южного острова Новой Зеландии вселенца третьего типа — *K. zelandica* (1000—1350 и 913—1003 м соответственно). Большое сходство вертикального распределения видов горгонарий, обнаруженных как на подводных вершинах Маркус-Неккер, так и в местах их исконного обитания, было подчеркнуто и ранее [Пастернак, 1981]. Таким образом, фауна горгонарий разобщенных подводных гор может отличаться своим зоогеографическим обликом, но представляет собой единую по батиметрическому распределению группу батимальных видов.

Если к этому добавить сравнительно невысокую степень видового эндемизма не только фауны горгонарий (на вершинах Маркус-Неккер, например, было описано 5 новых видов из 19, а на горе вала Капингамаранги — один новый из 5 встреченных видов), но и некоторых других данных беспозвоночных [Миронов, Пастернак, 1981], то становится очевидным, что бесшельфовая батияль открытого океана заселена фауной, отличающейся от фауны прибрежной батииали лишь своим зоогеографическим обликом. Зоогеографический же ранг того или иного района подводных поднятий может быть различен в зависимости от того, насколько данный район близок или изолирован от центров формирования батимальной фауны, и как давно наступила такая изоляция. Иными словами, возможность существования на подвод-

ных горах специфической вертикальной зоны, называемой А.П. Андрияшевым [1971, 1979] талассобатиальной, маловероятна. Кстати, А.П. Андрияшев вынужден был признать, что среди факторов, приводящих к возникновению такой зоны, наибольшее значение играют степень отдаленности поднятий от материков, глубина океана между материками и подводными возвышенностями и характер региональной системы течений, способствующий или препятствующий расселению батиальных видов. Поскольку все перечисленные факторы, по сути дела, определяют закономерности пространственного (географического), а не батиметрического распределения организмов, признание за ними руководящей роли не только не подкрепляет, но, скорее, опровергает сделанный им вывод о реальности существования самостоятельной талассобатиальной вертикальной зоны.

ЛИТЕРАТУРА

- Андрияшев А.П. Некоторые добавления к системе вертикальной зональности морской донной фауны. — В кн.: Гидробиология и биогеография шельфов Мирового океана: Тез. докл. Л.: Наука, 1974, с. 6—7.
- Андрияшев А.П. О некоторых вопросах вертикальной зональности морской донной фауны. — В кн.: Биологические ресурсы Мирового океана. М.: Наука, 1979, с. 117—138. (Биологические ресурсы гидросферы и их использование).
- Мионов А.Н., Пастернак Ф.А. Состав и особенности распределения донной фауны. — В кн.: Бентос подводных гор Маркус-Неккер. М.: ИОАН СССР, 1981, с. 10—27.
- Пастернак Ф.А. Альционии и горгонии. — В кн.: Бентос подводных гор Маркус-Неккер. М.: ИОАН СССР, 1981, с. 40—55.
- Bayer F.M. A new Calyptrophora (Coelenterata: Octocorallia) from the Philippine islands. — J. Wash. Acad. Sci., 1952, vol. 42, N 3, p. 82—84.
- Bayer F.M. Description and redescription of the Hawaiian octocorals collected by the US Fish Commission steamer "Albatross". (2. Gorgonacea: Scleraxonia). — Pacif. Sci., 1956, vol. 10, p. 67—95.
- Bayer F.M. A new species of the octocorallian genus Paragorgia trawled in Florida waters by R.v. "Gerda". — Zool. meded., 1964, vol. 39, p. 526—532.
- Bayer F.M. Key to the genera of Octocorallia exclusive Pennatulacea (Coelenterata: Anthozoa), with diagnoses of new taxa. — Proc. Biol. Soc. Wash., 1981, vol. 94, p. 902—947.
- Gohar H.A. The development of some Xenidae. — Publ. Mar. Biol. Stat. al Ghardaga, 1940, vol. 3, p. 29—70.
- Grant R. The marine fauna of New Zealand: Isididae (Octocorallia: Gorgonacea) from New Zealand and the Antarctic. — N.Z. Ocean Inst. Mem., 1976, N 66, p. 1—54.
- Grasshoff M. Zur bipolaren Verbreitung der Octocoralle Paragorgia arborea (Cnidaria, Anthozoa, Scleraxonia). — Senckenberg. mar., 1979, vol. 11, p. 115—137.
- Gray Y. Description of two new forms of Gorgonoid corals. — Proc. Zool. Soc. London, 1866, vol. 32, p. 1—75.
- Grigg R.W. Ecology and population dynamics of the gorgonians *Muricea californica* and *Muricea fruticosa*: Ph.D. Thesis/Univ. Cal. San Diego, 1970, 261 p.
- Kükenthal W. Gorgonaria. — Tierreich, 1924, Bd. 47, S. 1—478.
- Nutting C.C. Description of the Alcyonaria collected by the US Bureau of fisheries steamer "Albatross" in the vicinity of the Hawaiian islands in 1902. — Proc. U.S. Nat. Mus., 1908, vol. 34, p. 543—601.
- Verrill A. Report on the Anthozoa and some additional species dredged by the "black" in 1877—1879 and by the US fish commission steamer "Fish Hawk" in 1880—1882. — Bull. Mus. Comp. Zool. Harv., 1883, vol. II (1), p. 1—72.
- Versluis J. Die Gorgoniden der Siboga-Expedition. II. Die Primnoidae. — Siboga Exped., 1906, vol. 13a, p. 1—188.
- Wright P., Studer T. Alcyonaria. — Rep. Sci. Res. Challenger, 1889, vol. 31, p. 1—314.

GORGONARIANS (ANTHOZOA: GORGONACEA) OF THE SEAMAUNT IN THE NORTHERN PART OF KAPINGAMARANGI RISE AND THE PROBABILITY OF THE EXISTANCE OF PARTICULAR THALASSOBATHYAL VERTICAL ZONE ON ISOLATED SEAMAUNTS

F.A. Pasternak

Summary

On the seamount *P. dendroides*, *N. orientalis*, *Calyptrophora spinosa* sp. nova, *C. japonica* and *K. zelandica* were found. It is suggested that the only accessible explanation of the dispersal of bathyal gorgonarians is the retard settlement and transportation of larvae from continental slope to isolated seamaunts by deep-water currents. The existence of particular thalassobathyal zone seems to be very doubtful.

УДК 595.142(26.03)

**НОВЫЕ ГЛУБОКОВОДНЫЕ ВИДЫ МНОГОЩЕТИНКОВЫХ ЧЕРВЕЙ
(POLYCHAETA, MALDANIDAE)**

Н.Н. Детинова

Фауна глубоководных многощетинковых червей семейства Maldanidae в настоящее время изучена далеко не полностью и каждая новая находка представляет собой значительный интерес. При обработке коллекций семейства Maldanidae, хранящихся в Институте океанологии АН СССР, был обнаружен ряд новых для науки видов, относящихся преимущественно к глубоководному подсемейству Lumbriclymeninae. Ниже приведены описания наиболее интересных находок. Голотипы хранятся в Зоологическом музее МГУ (Москва).

Clymenopsis concaudata Detinova sp. n.

Материал. Нис "Витязь", ст. 3578, 38°35,0' с.ш., 142°53,3' в.д., глубина 1641 м, 1 передний и 1 задний фрагменты.

Голотип — разорванный экземпляр, передний фрагмент состоит из 6 щетинковых сегментов, задний — из 2 щетинковых сегментов, ширина в передней части тела достигает 3,5 мм.

Описание. Количество щетинковых сегментов неизвестно, так как экземпляр нецельный. 4-й щетинковый сегмент с воротничком. Фиксированный материал лишен пигментации.

Головная пластинка отсутствует. Простомииум округлый. Сильно развитые нухальные органы дугообразные, сперва они идут вдоль невысокого головного кия, а затем поворачивают и идут параллельно краю головы. Нухальные органы наиболее широки у основания кия, затем они сужаются и принимают вид глубокого желобка. Ветвь дуги, прилежащая к килю, немного длиннее внешней ветви. Позади кия голова вздутая.

Первый щетинковый сегмент примерно в полтора раза длиннее головного отдела и равен по длине 2-му щетинковому сегменту; 3-й щетинковый сегмент немного длиннее. Первые три щетинковых сегмента с ацикулами; первый сегмент с одной, второй и третий с двумя ацикулами в невроподии. Крючковидные щетинки появляются на 4-м щетинковом сегменте. 4-й щетинковый сегмент имеет спереди глубокий воротничок с небольшой выемкой на спинной стороне (рис. 1,а).

Задний фрагмент представляет собой два щетинковых сегмента и длинный бесщетинковый преданальный отдел без сегментарных границ и подиальных валиков. После окраски метиленовой синью на нем проявляется пять слабо окрашенных железистых поясков; по-видимому, преданальный отдел состоит из 5 слившихся бесщетинковых сегментов (рис. 1,б). Пигидий с терминальным отверстием, прикрытым вентральной папиллой.

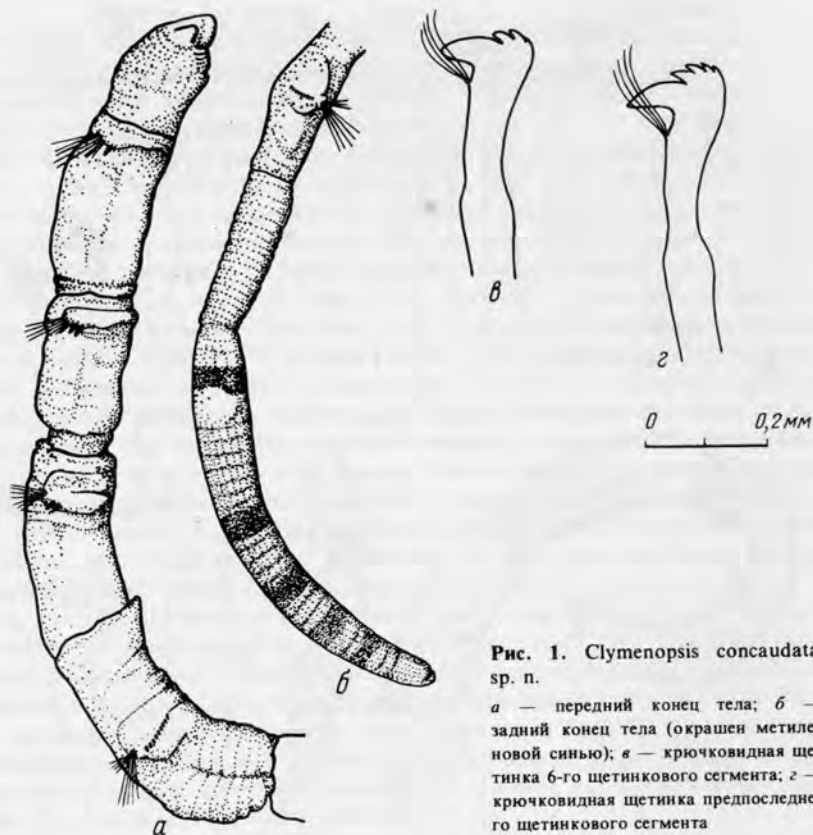


Рис. 1. *Clymenopsis concaudata* sp. n.

a — передний конец тела; *б* — задний конец тела (окрашен метиленовой синью); *в* — крючковидная щетинка 6-го щетинкового сегмента; *з* — крючковидная щетинка предпоследнего щетинкового сегмента

Спинные щетинки в двух пучках в нотоподии: крупные, с узким окаймлением с обеих сторон и более тонкие, волосовидные. Крючковидные щетинки на передних сегментах с небольшими и как бы прижатыми друг к другу 2—3 зубцами над закругленным рострумом и с бородкой волосков (рис. 1, *в*); крючковидные щетинки задних щетинковых сегментов обычного типа с 4—5 зубцами над рострумом (рис. 1, *з*). Субростральный вырост у крючковидных щетинок не выражен.

Трубки плотные, прочные, покрыты тонким слоем сравнительно крупных песчинок.

Замечания. Основной признак, отличающий *C. concaudata* от остальных видов рода, отсутствие внешних признаков сегментации преданальной части тела.

Распространение. Западный склон Японского желоба, на батимальной глубине (1641 м).

Lumbriclymene fusca Detinova sp. n.

Материал. Нис "Дмитрий Менделеев", ст. 1653, 14° 50' ю.ш., 76° 19' з.д., глубина 2400 м, 11 передних и 14 задних фрагментов; нис "Академик Курчатов", ст. 3572, 7° 53' ю.ш., 80° 30' з.д., глубина 670 м, 1 передний и 1 задний фрагменты.

Голотип — экземпляр со ст. 1653, представляющий собой передний фрагмент с 11 щетинковыми сегментами, ширина в передней части тела достигает 1,5 мм. Описание дается по типовой серии.

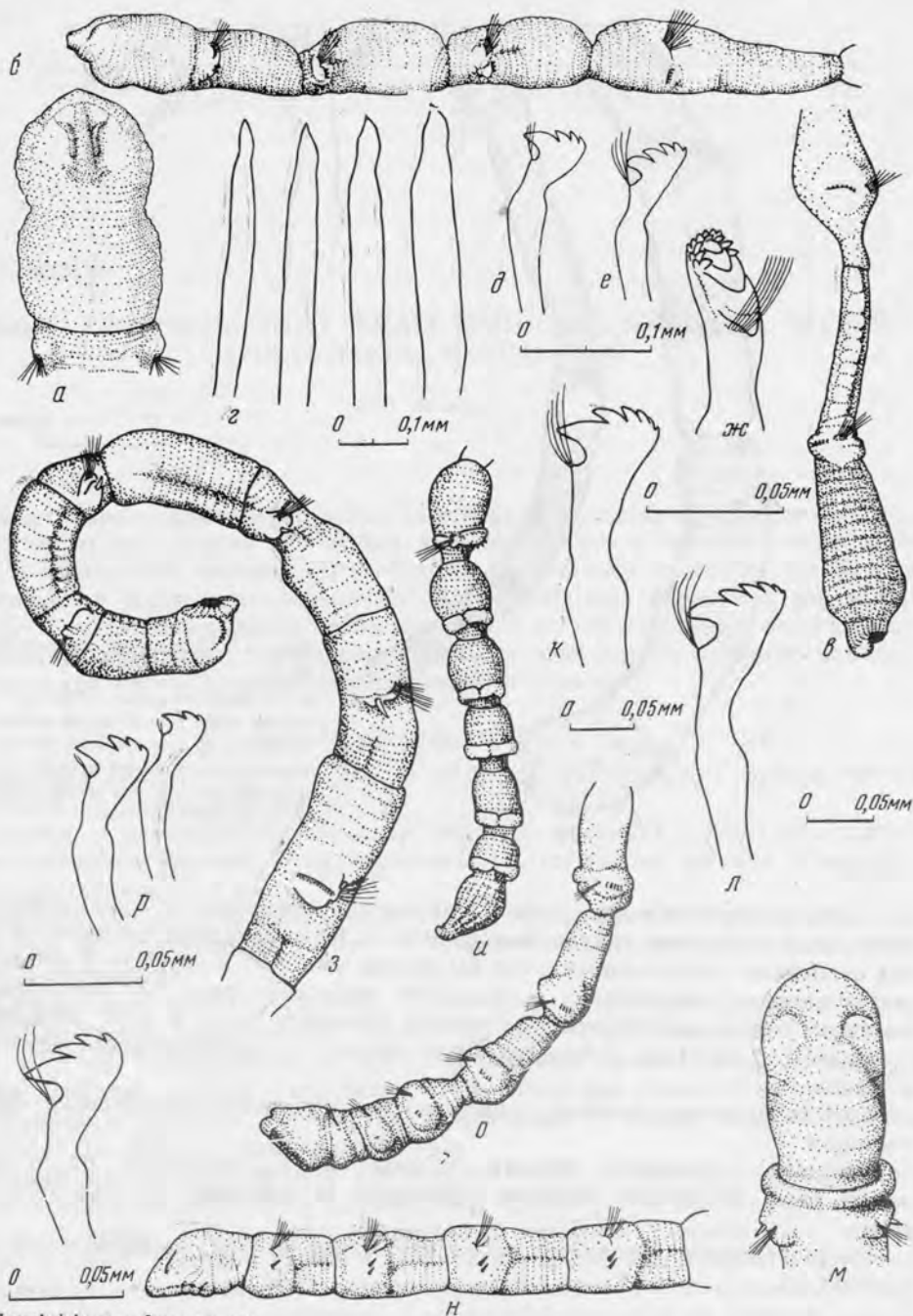


Рис. 2. *Lumbriclymene fusca* sp. nov.

a — голова сверху; *б* — передний конец тела; *в* — задний конец тела; *г* — ацикулы первых четырех щетинковых сегментов; *д* — крючковидная щетинка 5-го щетинкового сегмента; *е-ж* — крючковидные щетинки 8-го щетинкового сегмента; *з* — передний конец тела; *и* — задний конец тела; *к* — крючковидная щетинка 5-го щетинкового сегмента; *л* — крючковидная щетинка 10-го щетинкового сегмента.

Lumbriclymenella brevis sp. n.

м — голова сверху; *н* — передний конец тела; *о* — задний конец тела; *п* — крючковидная щетинка 9-го щетинкового сегмента; *р* — крючковидные щетинки предпоследнего щетинкового сегмента

Описание. Все экземпляры нецельные и количество щетинковых сегментов неизвестно. Окраска фиксированных животных темно-бурая, особенно сильно пигментирован задний конец тела и пигидий. 1-й, а иногда и 2-й щетинковые сегменты значительно светлее остального тела.

Головная пластинка отсутствует. Передний край головы при виде сверху представляет собой тупоугольный треугольник (рис. 2,а). Широкие нухальные органы идут вдоль узкого и невысокого, но хорошо выраженного головного киля, а затем расходятся в стороны, образуя фигуру, напоминающую перевернутую букву "J". Широкое ротовое отверстие прикрыто снизу "нижней губой".

Первый щетинковый сегмент немного длиннее головного отдела, затем сегменты постепенно удлиняются (рис. 2,б) и достигают наибольшей длины в задней части тела. Сегменты передней части тела цилиндрические, затем они утончаются, и задние сегменты становятся узкими, с характерными шаровидными вздутиями на уровне параподий. Параподии двуветвистые, начиная с 1-го щетинкового сегмента. На первых четырех щетинковых сегментах по нескольку ацикул в невроподии (см. ниже). Крючководные щетинки появляются на 5-м щетинковом сегменте и расположены в один ряд на всех сегментах.

Задний конец тела с анальным конусом, округлым в поперечном сечении, анальное отверстие терминальное, с хорошо выраженной вентральной папиллой (рис. 2,в). Бесщетинковые преданальные сегменты не выражены.

Ацикулы слегка изогнутые в дистальной части; они небольшие на 1-м щетинковом сегменте и увеличиваются к 4-му сегменту (рис. 2,г). Спинные щетинки в двух пучках в нотоподии: с широким окаймлением с обеих сторон в дистальной части щетинки и более тонкие волосовидные. Крючководные щетинки 5-го щетинкового сегмента с тремя зубцами над рострумом (рис. 2,д); крючководные щетинки средней части тела с 3—5 зубцами, расположенными высоким гребнем над рострумом и двумя дополнительными боковыми рядами мелких зубчиков (рис. 2,е, ж). Трубки в материале отсутствуют.

Распределение количества ацикул на первых четырех щетинковых сегментах у *Lumbriclymene fusca* (ст. 1653) показано ниже.

№ экз.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
№ сегм.											
I	3	1	5	3	2	2	2	4	2	3	2
II	3	4	2	4	3	2	2	5	1	4	—
III	6	4	4	5	3	2	5	5	3	—	—
IV	6	7	7	8	6	5	5	—	—	—	—

Замечания. Новый вид отличается от остальных представителей рода очень сильной пигментацией, отсутствием преданальных бесщетинковых сегментов и характерной формой задних сегментов с шаровидными вздутиями на уровне параподий. Кроме того, новый вид отличается от всех известных видов рода *Lumbriclymene* большим количеством ацикул на передних сегментах, в то время как обычно их число не превышает двух.

Распространение. Атакамский желоб, глубина 670—2400 м.

Lumbriclymene campanulata Detinova sp. n.

Материал. Нис "Витязь", ст. 3577, 38°40,1' с.ш., 143°29,3' в.д., глубина 3042 м, 1 передний и 1 задний фрагменты.

Голотип — передний фрагмент с 19 щетинковыми сегментами, ширина в передней части тела достигает 3,6 мм.

Описание. Тело состоит по крайней мере из 19 щетинковых сегментов и 5 преданальных бесщетинковых сегментов. Фиксированный материал лишен пигментации.

Головная пластинка отсутствует. Простомииум округлый. Нухальные органы представляют собой узкие и глубокие борозды. Они сначала параллельны, а затем

расходятся в стороны и ограничивают головной киль, слабо приподнятый и спереди расширяющийся. С брюшной стороны позади рта проходит глубокая борозда.

Первый щетинковый сегмент немного длиннее головного отдела и примерно одинаков по длине с последующими 3 щетинковыми сегментами (рис. 2, з). Затем сегменты удлиняются, достигая максимальной длины в средней части тела, а к заднему концу укорачиваются. Последние 5 щетинковых сегментов приобретают характерную форму, напоминающую колокольчик: они округлые, короткие и широкие у основания, затем резко сужаются позади параподий. Бесщетинковые преданальные сегменты сохраняют ту же форму, подиальные валики очень хорошо выражены (рис. 2, и). Анальный конус маленький, сужающийся к концу, с терминальным отверстием и вентральной папиллой.

Ацикулы на первых четырех щетинковых сегментах по одной на невроподию. На первом щетинковом сегменте ацикулы маленькие, они хорошо просвечивают сквозь кожу, но наружу выступает только кончик. На остальных сегментах ацикулы крупные, желтые и слегка изогнутые.

Спинные щетинки в двух пучках в нотоподии. Один пучок состоит из крупных щетинок с широким окаймлением с обеих сторон в дистальной части щетинки, второй — из тонких щетинок с узким окаймлением с одной стороны. Крючковидные щетинки появляются на пятом щетинковом сегменте, где их число достигает 20, и расположены в один ряд на всех сегментах. Крючковидные щетинки имеют 5 зубцов, расположенных высоким гребнем над рострумом (рис. 2, к, л). У нашего экземпляра крючковидные щетинки на последнем щетинковом сегменте находились только с левой стороны, что, видимо, объясняется уродством экземпляра.

Трубки в нашем материале отсутствуют.

Замечания. Новый вид отличается от всех известных видов рода главным образом характерной формой задних сегментов, напоминающих колокольчики, что и отражено в названии вида.

Распространение. Склон Японского желоба, глубина 3042 м.

Lumbriclymenella brevis Detinova sp. n.

Материал. Нис "Витязь", ст. 3102, 46°16' с.ш., 147°27,7' в.д., глубина 5210 м, 1 передний и 1 задний фрагменты; ст. 3255, 48°20' с.ш., 157°42,3' в.д., глубина 5340 м, 3 передних фрагмента, 1 задний фрагмент, 1 экз. с регенерирующей головой, 1 экз. с регенерирующим хвостом.

Голотип — экземпляр со ст. 3255, состоящий из 9 нормальных щетинковых сегментов и регенерирующей задней части, состоящей по крайней мере из 10 сегментов, не считая пигидия. Ширина в передней части тела достигает 0,8 мм.

Описание. Тело состоит по крайней мере из 19 щетинковых сегментов. Пигментация фиксированных животных сохранилась в виде бурых пятен позади нухальных органов, мелких темных точек на спинной стороне сегментов вокруг параподий. Наиболее сильно пигментированы задние сегменты, особенно вентральная часть пигидия.

Голова округлая, лишена головной пластинки. Нухальные органы слабо развиты, полукруглой формы, позади них голова слегка вздута (рис. 2, м). Позади рта проходит борозда.

Сегменты передней части тела сравнительно короткие, с широкими железиными поясками на уровне параподий (рис. 2, н). Первые четыре щетинковых сегмента с 1—2 ацикулами, крючковидные щетинки появляются на 5-м щетинковом сегменте; они немногочисленны (до 7 щетинок в параподии в средней части тела) и расположены в один ряд. Сегменты укорачиваются к заднему концу тела и количество щетинок уменьшается, на предпоследнем щетинковом сегменте находится всего 1—2 маленькие крючковидные щетинки. Последний щетинковый сегмент несет только один пучок тонких волосовидных спинных щетинок (рис. 2, о). Бес-

щетинковые преданальные сегменты отсутствуют. Анальный конус небольшой, его вентральная часть уплощена, по ее середине проходит желобок. Анус сдвинут на спинную сторону и прикрыт вентральной папиллой. Таким образом, строение пигидия представляет собой переходную форму от симметричного анального конуса у типичных представителей рода *Lumbriclymene* к настоящей анальной пластинке рода *Notoproctus*.

Спинные щетинки в двух пучках в нотоподии: сравнительно широкие, с окаймлением с обеих сторон в дистальной части щетинки и тонкие волосовидные. Крючковидные щетинки с 3—4 небольшими зубцами над рострумом (рис. 2, *n*). Крючковидные щетинки предпоследнего щетинкового сегмента значительно мельче остальных, с прижатым гребнем из 2—3 зубцов над рострумом и плохо выраженной бородкой волосков (рис. 2, *p*).

Трубки хрупкие, покрыты мелкими песчинками.

Замечания. Новый вид отличается от единственного известного до сих пор вида *L. gobusta*, а также от всех остальных представителей подсемейства строением преданальной части тела, а именно наличием последнего щетинкового сегмента, несущего только один пучок тонких волосовидных щетинок. По общему облику, если не считать отсутствия головной и настоящей анальной пластинки, новый вид напоминает представителей рода *Notoproctus*.

Распространение. Склон Курило-Камчатского желоба на абиссальных глубинах (5210—5340 м).

NEW SPECIES OF THE 'DEEP-SEA POLYCHAETA (MALDANIDAE)

N.N. Detinova

Summary

New species of the subfamily Lumbriclymeninae were found in the collections of r/v "Vityaz", "Dmitry Mendeleev" and "Academic Kurchatov" from the abyssal and bathyal zones of Pacific Ocean. Illustrated descriptions of four species — *Clymenopsis concaudata* sp. n., *Lumbriclymene fusca* sp. n., *Lumbriclymene campanulata* sp. n. and *Lumbriclymenella brevis* sp. n. are given.

УДК 595.114(262)

СОСТАВ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ ЭХИУР СРЕДИЗЕМНОГО МОРЯ

Г.-В. Мурина

ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ЭХИУР СРЕДИЗЕМНОГО МОРЯ
ПОЛОЖЕНИЕ ЭХИУР В СИСТЕМЕ ЖИВОТНОГО ЦАРСТВА

Первая находка эхиур в Средиземном море была сделана в начале XIX в., когда Роландо в 1821 г. [Rolando, 1821] описал из побережья Сардинии бонеллиду *Bonellia viridis*. Позднее к ее многочисленным отметкам [Schmarda, 1852; Lacaze-Duthiers, 1858; Marcialis, 1892; Fischer, 1914] прибавились сведения о встречаемости в Средиземном море еще двух видов: *Bonellia minor* [Marion, 1883 zit. Rietsch, 1886] и *Maxmuelleria gigas* [Müller M., 1852]. Эти 3 бонеллиды свойственны прибрежной части моря [Fredj, 1974]. Первая глубоководная эхиура — *Echiurus abyssalis* — добыта А.С. Скориковым [Skorikov, 1906] вблизи Кипра с глубины 1100—1500 м.

Из представителей подсемейства *Thalassematinae* в Средиземном море обитает один вид — *Thalassema thalassema*, впервые обнаруженный Ричем [Rietsch, 1886] в Марсельском заливе. Указание на встречаемость в Средиземном море *Ochetostoma erythrogrammon*, сделанное Стивенсом и Эдмондсом в их монографии по эхиуровым червям [Stephen, Edmonds, 1972], вероятно, ошибочно. Авторы цитируют работу Эрюбеля [Herubel, 1904], в которой приведены сведения только о встречаемости сипункуловых и эхиуровых червей в заливе Таджура (Аденский залив). К уже имеющимся пяти видам эхиур Средиземного моря недавно добавлена еще одна глубоководная бонеллида *Protobonellia brevihynchus* Murina (табл. 1), добытая в Тирренском море на глубине 1113—3650 м [Мурина, 1982].

Зоологи середины XIX в. рассматривали эхиурид вместе с сипункулидами и приапулидами, объединяя все три группы в созданный Катрфажем [Quatrefages, 1865] класс *Gephyrea*. Название класса по-гречески означает мост, поскольку класс гефирей рассматривался как переходный от кольчатых червей к иглокожим. Таксономическое положение гефирей как группы, близкой к типу *Annelida*, было неопределенным.

Работами ряда авторов [Hatschek, 1881, 1883; Gerould, 1906; Hérubel, 1907; Baltzer, 1931a-c] ясно доказано, что гефирей — искусственный класс и поэтому должен быть упразднен. Приапулиды в качестве класса *Priapulida* Delage et Hérouard, 1897 недавно включены В.В. Малаховым [1980] в новый тип животного царства *Cephalorhyncha*, содержащий еще два класса — *Kinorhyncha* Reinhard, 1887 и *Gordiacea* Siebold, 1843. Эхиуровые и сипункуловые черви значительно ближе друг к другу. По мнению Л.А. Зенкевича [1940], эхиуры, несомненно, — кольчатые черви *Annelida* и утрата ими ясной сегментированности во взрослом состоянии должна считаться явлением вторичным. Тетри [Tetry, 1959] полагает, что эхиуры и сипункулиды представляют скорее пример конвергентного сходства, чем родственной близости. Он перечисляет важные отличия между ними: у эхиур есть тенденция к метамеризации, есть щетинки, хобот не втяжной, есть протонефридии и экскреторные органы в виде анальных желез, постерио-терминальный анус.

Состав фауны эхиур Средиземного моря

Таксон	Глубина, м		Зоогеографическая характеристика
	Средиземное море	Мировой океан	
Отряд Echiuroidea Bock, 1942			
Семейство Bonellidae Baird, 1868			
Род Bonellia Rolando, 1821			
B. minor Marion, 1886	0	0—5740	ТУ
B. viridis Rolando, 1821	0—30	0—400	ТУ
Род Maxmuelleria Bock, 1942			
M. gigas (M. Müller, 1852)	20—50	—	Э
Род Protobonellia Ikeda, 1908			
P. brevihynchus Murina, 1982	1113—3650	—	Э
Семейство Echiuridae de Blainville, 1827 (partim)			
Подсемейство Echiurinae Monro, 1927			
Род Echiurus Guérin-Meneville, 1831			
E. abyssalis Skorikov, 1906	1100—1500	11—45	Б
Подсемейство Thalassematinae Monro, 1927			
Род Thalassema Lamarck, 1801			
T. thalassum (Pallas, 1766)	0	0—138	ТУ

Условные обозначения к табл. 1 и 3: АБ — арктическо-бореальные, АН — антарктическо-нотальные, АЭ — амфиэкваториальные (биполярные), Б — бореальные, ВЭ — всеветные эврибатные, Н — нотальные, СТ — субтропические, Т — тропические, ТУ — тропическо-умеренные, ЦГ — циркумглобальные и единичные батимально-абиссальные, Э — эндемичные, ШТ — широкотропические.

Седжвик в 1898 г. [Sedgwick, 1898] возвел Sipunculoidea и Priapulidea в ранг типов, а Echiuroidea считал классом, входящим в тип Annelida. В качестве типа эхиуры рассматриваются сравнительно недавно. На основании изучения эмбриологии *Urechis caupo* Ньюби [Newby, 1970] показал, что, во-первых, аннелиды и эхиуры значительно отличаются по способу развития, во-вторых, мезодермальные ленты развивающихся эхиур не показывают следов сегментации, в-третьих, эхиуры стоят дальше от аннелид, чем моллюски. Статус типа для эхиур в настоящее время окончательно принят [Zoological Records, Vermes Section, Fisher, 1946; Stephen, Edmonds, 1972].

Немало способствовала обособлению эхиур как типа работа Кларка [Clark, 1969], в которой настойчиво подчеркивается, что черты метамерии в развитии эхиур следует рассматривать как псевдометамеризм, а сегментацию эпидермальных структур (папилл, шипов) — как образование адаптивного характера, обычное для длинных червеобразных животных, например погонофор. Отсутствие настоящей сегментации в группах сипункуловых и эхиуровых червей дает возможность Кларку провести резкую границу между высшими таксонами рангов типов и подтипов (с одной стороны, Annelida, с другой — Sipuncula и Echiura), а также дать серьезное обоснование для возведения этих групп в ранг типов.

Следует заметить, что Стивен и Эдмондс [Stephen, Edmonds, 1972] справедливо предлагают для всех эхиуровых червей использовать термин эхиуры, а термин эхиуриды оставить только за представителями семейства Echiuridae, так же как наименование "бонеллиды" — за семейством Bonellidae, что и принято в настоящей работе. В зарубежной литературе для эхиур иногда используют термин ложковидные черви (хобот в виде ложки).

ТИП ECHIURA NEWBY, 1940

Echiuroidea (phylum) Newby, 1940:210, Stephen, Edmonds, 1972:352.

Тип Echiura состоит из группы несегментированных, билатерально-симметричных целомических животных. Тело или туловище червей мускулистое, почти цилиндрическое или мешковидное. На переднем участке туловища обычно имеется эластичный мускулистый чувствующий хобот (головная лопасть), способный к сильному растяжению. В отличие от близкородственного типа Sipuncula хобот эхиури никогда не втягивается в полость тела. Рот расположен впереди на основании хобота, анус — позади на заднем конце туловища. В обширной полости тела имеется длинный извитой пищеварительный канал. В нем различают глотку, пищевод, желудок, или зоб, среднюю и заднюю кишку. Сифон связан с пищеварительным каналом на большей части своей длины. На брюшной поверхности тела тотчас позади рта обычно присутствует пара щетинок. На заднем конце тела (у двух родов) расположено одно или два кольца анальных щетинок.

В полости тела половые нефридии (от 1 до 400). Они прикреплены к брюшной поверхности стенки тела и чаще всего расположены попарно. У зрелых особей яйца и сперма собираются в нефридиях и выводятся наружу через нефридиопоры. Органами выделения служит пара анальных придатков, покрытых ресничными воронками. Они представляют собой парные выпячивания заднего отдела кишечника, и их протоки открываются в клоаку. Стенки анальных придатков пронизаны многочисленными мерцательными воронками. Замкнутая кровеносная система состоит из дорзального (сердце), вентрального и нейроинтестинального сосудов (в отряде Xeponeusta отсутствует). Брюшная нервная цепочка не сегментирована. Гонады диффузного типа. Они лежат в мезентерии над брюшной нервной цепочкой или вблизи клоаки. Животные раздельнополые. Для семейства Bonellidae характерен резко выраженный половой диморфизм (крупные самки и карликовые паразитические самцы). Оплодотворение внешнее. Дробление спиральное, личинка — трохофора с хорошо выраженной зачаточной сегментацией. Тип содержит один класс Echiura Voss, 1942, который включает три отряда. В Средиземном море один отряд.

В работе приняты следующие условные обозначения к рисункам: *a* — для взрослых особей: 1 — хобот, 2 — желоб хобота, 3 — глотка, 4 — дорсальный кровеносный сосуд, 5 — нефридий с яйцами, 6 — нейроинтестинальный кровеносный сосуд, 7 — средняя кишка, 8 — анальный придаток (мешок), 9 — клоака, 10 — задняя кишка, 11 — мезентерий кишечника, 12 — гиззарт, 13 — пищевод, 14 — брюшной нервный тяж, 15 — мускульный слой брюшных щетинок, 16 — брюшные щетинки, 17 — нефридиопора, 18 — туловище, 19 — сифон, 20 — раздвоенная часть нейроинтестинального сосуда, 21 — брюшной кровеносный сосуд, 22 — нефростом, 23 — интербазальный мускул, 24 — зоб, 25 — гонада, 26 — мускульные тяжы задней кишки, 27 — задняя кишка, 28 — отверстие анального мешка, 29 — анус, 30 — зерна пигмента, 31 — глоточное нервное кольцо, 32 — кровеносный сосуд хобота, 33 — рот, 34 — ротовая воронка, 35 — кольцевой кровеносный сосуд, 36 — продольная мускульная лента средней кишки, 37 — добавочная кишка, 38 — ресничная борозда; *b* — для карликовых самцов бонеллид: 1 — глоточное нервное кольцо, 2 — брюшные щетинки, 3 — брюшной нервный тяж, 4 — семенной мешок, 5 — воронка семенного мешка, 6 — метанефридий, 7 — средняя кишка, 8 — протонефридий, 9 — мезодермальная паренхима, 10 — разные стадии сперматогенеза; *в* — для личинок эхиурид: 1 — эписфера, 2 — зачаток брюшной щетинки, 3 — брюшная присоска, 4 — гипосфера, 5 — анальный венчик ресниц, 6 — средняя кишка, 7 — брюшной нервный тяж, 8 — преоральный венчик ресниц, 9 — зачаток передней кишки, 10 — глоточное нервное кольцо, 11 — глазное пятно, 12 — гранулы желтка, 13 — пищевод, 14 — рот,

15 — адоральный венчик ресниц, 16 — ресничная борозда средней кишки, 17 — мезодермальная полоска, 18 — анус, 19 — ресничная борозда гипосферы.

Таблица для определения отрядов типа Echiura

- 1(2) Продольный слой мускулатуры стенки тела лежит снаружи как от кольцевых, так и от косых мускулов; нефридии непарные и многочисленные (400), нефростом дистальный *Heteromyota* Fisher, 1946
- 2(1) Продольный слой мускулатуры лежит между внешним слоем кольцевых и внутренним слоем косых мускулов; нефридии парные (за исключением некоторых бонеллид с одним нефридием) и не очень многочисленные (не более чем 20 пар)
- 3(4) Имеется замкнутая кровеносная система; задний отдел кишечника не модифицирован в форме анальных органов дыхания . . . *Echiuroinea* Bock, 1942
- 4(3) Замкнутая кровеносная система отсутствует; задний район кишечника имеет тонкостенное расширение и действует как орган дыхания; клоака функционирует как насос *Xenopneusta* Fisher, 1946

ОТРЯД ECHIUROINEA BOCK, 1942

Echiuroinea Bock, 1942: 16, Fisher, 1946: 220.

Эхиуры, у которых продольный слой мускулатуры лежит между внешним слоем кольцевых и внутренним слоем косых мускулов. Замкнутая кровеносная система. Задний район кишечника не служит органом дыхания. Нефридии не очень многочисленные (не более 20). Два семейства, оба встречаются в Средиземном море.

Таблица для определения семейств отряда Echiuroinea

- 1(2) Виды с замечательным половым диморфизмом. Самки с мешковидным туловищем и хоботом простым или раздвоенным на дистальном конце; обычно 1 или 2 нефридия; брюшные щетинки 2 или отсутствуют; нет анальных щетинок; анальные пузыри, как правило, разветвленные. Самцы обычно маленькие, карликовые, паразитируют внутри или снаружи самок *Bonellidae* Baird, 1868
- 2(1) Виды без полового диморфизма; хобот не раздвоен; нефридии парные, брюшные щетинки представлены одной парой; анальные щетинки имеются только у рода *Thalassema*; анальные пузыри обычно мешковидные и не разветвленные *Echiuridae* de Blainville, 1827 (partim)

СЕМЕЙСТВО BONELLIDAE BAIRD, 1868

Bonellidae Baird, 1868: 111; Monro, 1927: 617; Bock, 1942: 16 (упоминание); Fisher, 1946: 249; 1949: 489.

Эхиуры с резко выраженным половым диморфизмом.

Самки. Туловище чаще всего мешковидное, длиной 7—140 мм, светло- или темно-зеленого цвета. Хобот трубчатый, иногда раздвоенный на конце, способный к сильному растяжению. Один или два нефридия (редко три) с нефростомами, расположенными базально, терминально или центрально. Анальные щетинки отсутствуют. Анальные придатки обычно разветвленные, древовидные или кустистые. Нейроинтестинальные и дорсальный кровеносные сосуды обычно связаны через капилляры или лакуны, расположенные в стенках кишечника.

Самцы. Маленькие, 1—6 мм длины (за исключением родов *Acanthobonellia* и *Metabonellia*), в форме планарий или нематод. Они не содержат ни хобота, ни кишечника, выделительная и нервная системы редуцированы. Поверхность тела полностью или частично покрыта ресничками. Вентральные щетинки присутствуют или отсутствуют. Паразиты самок; содержатся в их нефридиях, иногда в полости тела, пищеводе или глотке.

Типовой род семейства: *Bonellia Rolando*.

Семейство содержит 23 рода, из них 3 встречаются в Средиземном море.

Таблица для определения родов семейства Bonellidae

- 1(2) Два нефридия: брюшные щетинки, соединенные сильным интербазальным мускулом *Maxmuelleria* Bock, 1942
- 2(1) Один нефридий; брюшные щетинки не соединены интербазальным мускулом ...
- 3(4) Хобот раздвоен на дистальном конце, туловище зеленого цвета *Bonellia Rolando*, 1821
- 4(3) Хобот не раздвоен на дистальном конце; окраска туловища иная *Protobonellia* Ikeda, 1908

Род *Bonellia Rolando*, 1821

Bonellia Rolando, 1821:539.

Самки. Хобот раздвоен на два длинных и узких рукава; туловище зеленого цвета, неравномерно покрыто папиллами. Две брюшные щетинки. Единственный нефридий с базально расположенным нефростомом. Анальные придатки покрыты ресничными воронками, они мешковидные или трубковидные; разветвлены один или два раза.

Самцы. Очень маленькие, покрыты ресничками.

Типовой вид рода: *Bonellia viridis Rolando*, 1821.

Род содержит 6 видов, из них 2 в Средиземном море.

Таблица для определения видов рода *Bonellia*

- 1(2) Анальные придатки разветвлены только один раз, нейроинтестинальный сосуд слабо раздвоен; нефридий обычно слева от брюшной нервной цепочки, общая длина червей 15—20 мм *B. minor* Marion
- 2(1) Анальные придатки разветвлены дважды; нейроинтестинальный сосуд четко раздвоен; нефридий справа от брюшной нервной цепочки; общая длина червей до 15 мм *B. viridis Rolando*, 1821

Bonellia minor Marion, 1886

Рис. 1

Bonellia minor Marion, 1883 (zit Rietsch, 1886:313; Stephen, Edmonds, 1972:375 (синонимия)).

Типовое местонахождение: Марсельский залив, Франция.

Самки. Общая длина 15—30 мм. Туловище темно-зеленого цвета, покрыто папиллами. Брюшные щетинки и интербазальный мускул имеется. Единственный левосторонний нефридий с базально расположенным нефростомом. Кровеносная система отличается от таковой близкого вида *B. viridis* тем, что нейроинтестинальный сосуд слабо раздвоен. Анальные придатки ветвятся лишь один раз и заканчиваются ресничными воронками. Яйца красноватые или зеленые. Личинка имеет брюшную присоску.

Самцы. Поверхность тела покрыта ресничками за исключением спинной стороны, где видны поперечные морщинки или кольца. Брюшные щетинки с загнутыми концами.

Распространение. Широко распространенный, вероятно, тропическо-умеренный вид. Атлантический океан: Вест-Индия [Augener, 1906], Индийский океан: Андаманские острова [Menon et al., 1964], Тихий океан: побережье Японии [Ikeda, 1904, 1924], о-в Луайоте [Shiple, 1899]. Находки в Австралии сомнительны [Johnston, Tiegs, 1920]. В абиссали обнаружен впервые в экспедиции нис "Витязь"

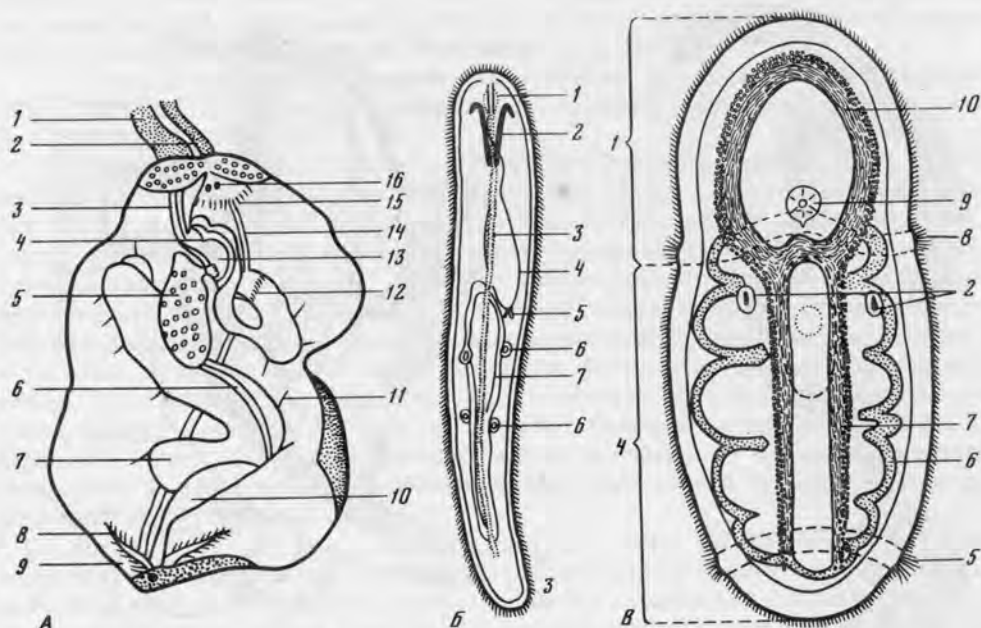


Рис. 1. *Bonellia minor*

А — внутреннее строение самки (по [Ikeda, 1924]); Б — самец (по [Balzer, 1914]); В — личинка (по [Michel, 1930])
Условные обозначения для рис. 1—6 в тексте

в Тихий океан ($47^{\circ}19'$ с.ш., $175^{\circ}49'2$ з.д.) на глубине 5681—5740 м [Мурина, 1976].

В Средиземном море: Марсель, Неаполь [Rietsch, 1886].

Bonellia viridis Rolando, 1821

Рис. 2

Bonellia viridis Rolando, 1821; Stephen, Edmonds, 1972:377—378 (синонимия).

Типовое местонахождение: острова Асинара, Сардиния.

Самка. Окраска червя темно-зеленая, почти черная, брюшная сторона несколько светлее. Хобот в несколько раз превышает по длине туловище, способен к сильному растяжению и может достигать 1 м. Туловище червей 8—15 мм, более или менее овальной формы. Его поверхность покрыта темными папиллами, разбросанными беспорядочно. Продольные мускулы просвечивают через стенку туловища. Две брюшные щетинки. Единственный оранжевого цвета нефридий расположен справа от брюшной нервной цепочки. Нефростом базальный. Анальные придатки удлинено-мешковидные, разветвляются дважды. Нейроинтестинальный сосуд четко раздвоен. Яйца желтые, с жировыми включениями. Поверхность личинки полностью покрыта ресничками, нет щетинок и брюшной присоски.

Самцы. Очень маленькие, карликовые. Вся поверхность тела покрыта ресничками, нет кольчатости, щетинки отсутствуют.

Распространение. Тропическо-умеренный вид, широко населяющий литоральную и реже верхнебатиальную зону. Побережье Норвегии [Koren, Danielssen, 1875; Norman, 1894; Théel, 1906; Wesenberg-Lund, 1938; Lindroth, 1941], Скагеррак и Каттегат [Wesenberg-Lund, 1939], Ирландия [Southern, 1913], Азорские и Канарские острова [Sluiter, 1900; Mackie, 1961], северное побережье Франции [Cuénot, 1922], Красное море [Stiasny, 1930; Wesenberg-Lund, 1957], Тихий океан: острова

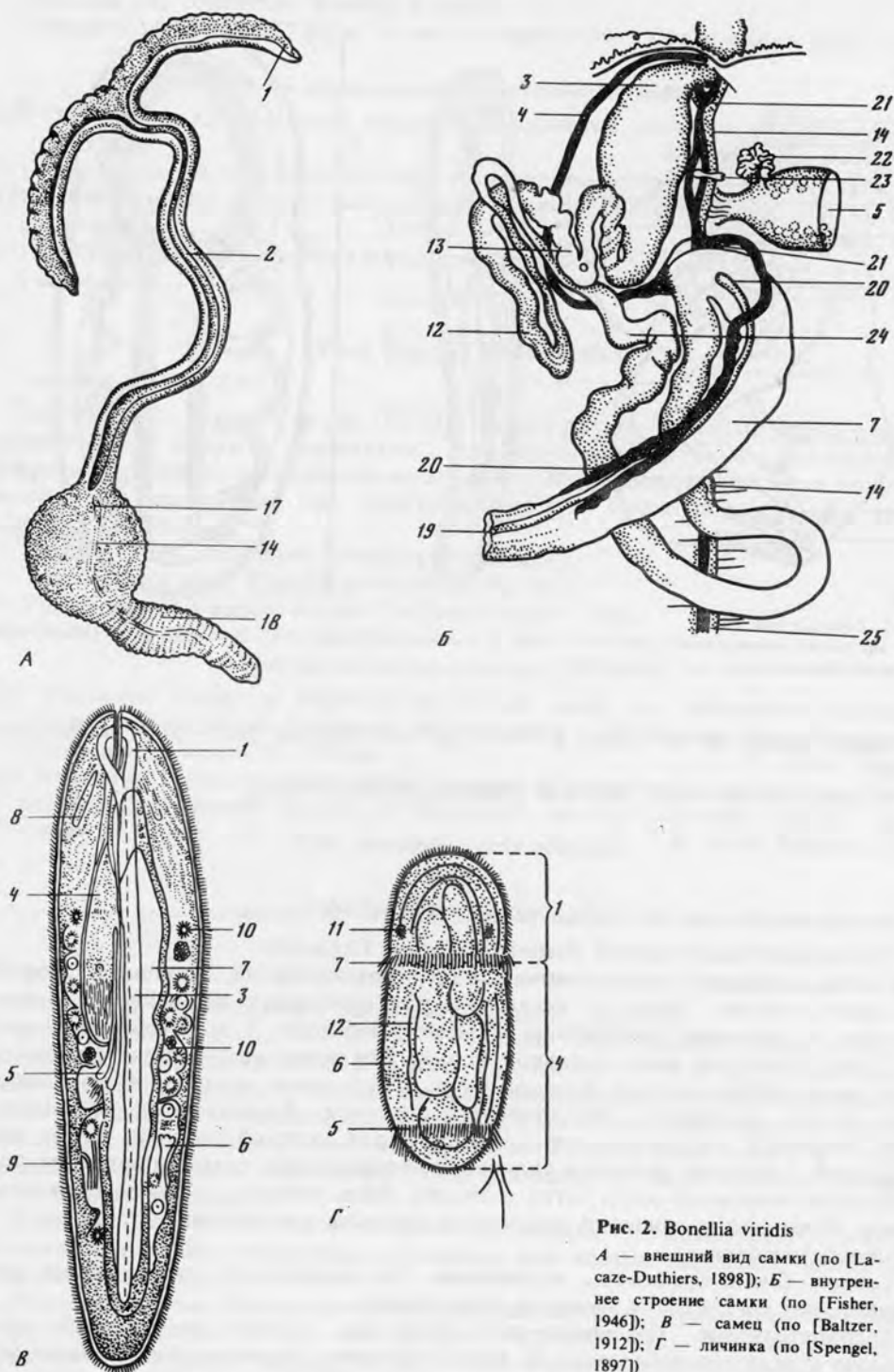


Рис. 2. *Bonellia viridis*

А — внешний вид самки (по [Lacaze-Duthiers, 1898]); Б — внутреннее строение самки (по [Fisher, 1946]); В — самец (по [Baltzer, 1912]); Г — личинка (по [Spengel, 1897])

Луайоте и Новая Гвинея [Shiple, 1899]. Глубина обитания 0—400 м. Повсюду на скалистом дне, среди камней, часто покрытых *Lophelia*. В Норвегии обычно встречается в шхерах и фьордах [Wesenberg-Lund, 1939].

В Средиземном море отмечался неоднократно многими авторами [Rolando, 1821; Schmarda, 1852; Lacaze-Duthiers, 1858; Marcialis, 1892; Fischer, 1914; Dorey, 1965; Schembri, 1977, 1978].

Экология. По данным Шамбри и Жаккерини [Schembri, Jaccarini, 1977], *B. viridis* широко встречается в окрестностях Мальты на глубине 1—30 м, заселяя известковые скалы, и никогда не встречается на мягких субстратах. Бонеллия входит в состав крупного биоценоза, состоящего из морской травы *Posidonia oceanica*, губок *Cliona* sp., немертин, полихет, сипункулид *Phascolosoma granulatum*, *Aspidosiphon muelleri*, моллюсков *Lithophaga*, раков *Upogebia deltaura*, *Alpheus dentipes*, *Xantho incisus granulicarpus* и бычка *Gobius geniporus*. Бонеллия поселяется в трубках, пробуранных раком *Upogebia deltaura*, и, как показали эксперименты, не способна сама сверлить ходы в твердом субстрате. Плотность поселения эхиуры составляет 6 экз./м². Однако бонеллия способна изменять поверхность стенок ходов двумя способами: механическим — стиранием кожными папиллами и химическим — растворением известкового субстрата кислотной секрецией эпидермальных органов.

Биология. Этот вид представляет удобный объект для разного рода анатомических, физиологических и эмбриологических исследований. Экспериментально показано, что при воспитании личинок *Bonellia* поодиночке, отдельно от самок, из них развиваются самки. Если же личинки содержатся в одном сосуде с взрослой самкой, то они оседают на ее хоботок, испытывают регрессивный метаморфоз и превращаются в паразитических самцов. Последние по хоботу спускаются к туловищу самки и через нефридиопор проникают в нефридий, где живут паразитически в ожидании прохождения через него зрелых яиц, которые и оплодотворяют, выпуская сперматозоиды из особого семенного мешка.

Род *Maxmuelleria* Bock, 1942

Maxmuelleria Bock, 1942:22; Fisher, 1948:854; Stephen, Edmonds, 1972:390.

Самки. Хобот длинный, лентовидный или трубчатый. Две брюшные щетинки соединены сильным интербазальным мускулом. Два нефридия с базально расположенным нефростомом. Мешковидные анальные придатки покрыты большим количеством узких экскреторных трубочек с апикальными ресничными воронками. Самцы неизвестны.

Типовой вид рода: *Thalassema gigas* Max Müller.

Род содержит 5 видов, из них в Средиземном море встречается один.

Maxmuelleria gigas [Max Müller, 1852]

Рис. 3

Thalassema gigas Max Müller, 1852:14, *Maxmuelleria gigas* Bock, 1942:26; Stephen, Edmonds, 1972:391.

Типовое местонахождение: Триест, в Средиземном море.

Самки. Хобот длинный, лентовидный, трехлопастной на конце, серого цвета с зеленым оттенком при основании. Туловище цилиндрической формы, длиной до 450 мм, темно-зеленого цвета. Поверхность его покрыта многочисленными папиллами, особенно густо расположенными на спинной стороне. Продольная мускулатура сплошная. Анальные придатки толстые и короткие. Два нефридия. Яйца сферические, размером 0,35 мм. Самцы неизвестны.

Распространение. Вид известен только по типовому местонахождению, встречается на песчаных и илистых грунтах на глубине 20—50 м.

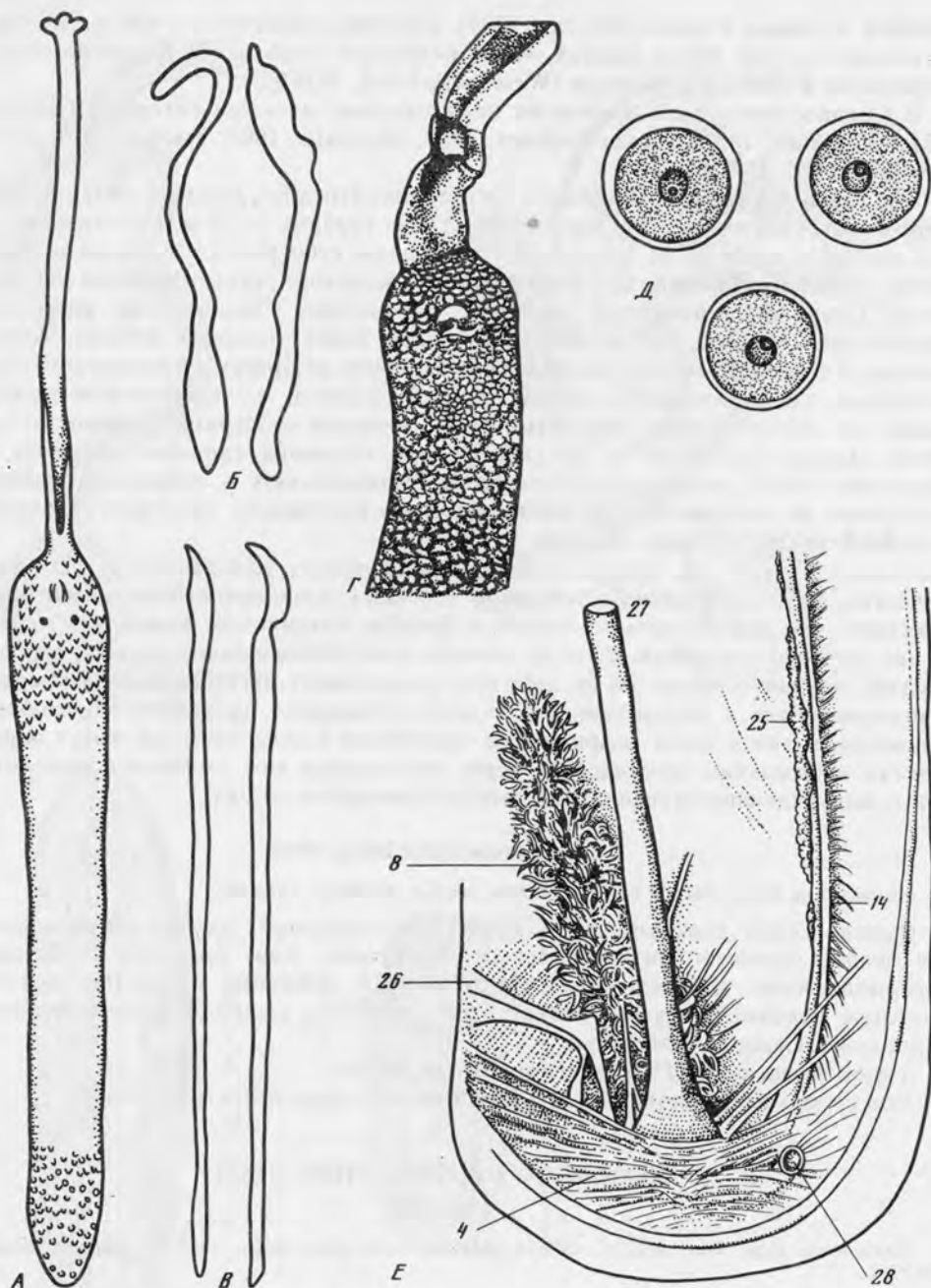


Рис. 3. *Maxmuelleria gigas*

A — внешний вид самки; *Б* — дыхательные отростки анального придатка; *В* — брюшные щетинки (по [Max-Müller, 1852]); *Г* — передний конец туловища; *Д* — зрелые яйца; *Е* — внутреннее строение задней половины туловища (по [Bock, 1942])

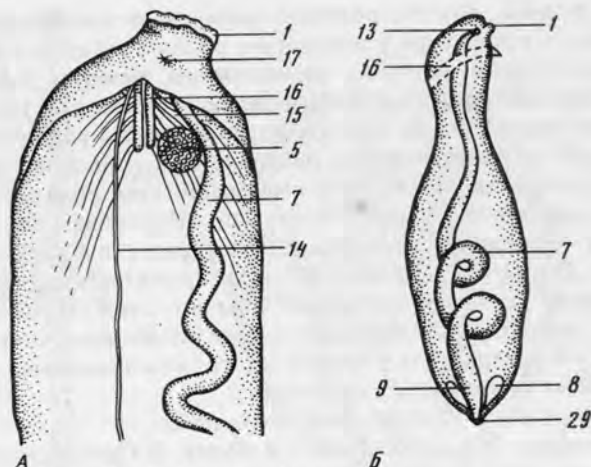


Рис. 4. *Protobonellia brevihynchus*

А — передняя часть тела зрелой самки; Б — молодая самка (по [Мурина, 1982])

Род *Protobonellia* Ikeda, 1908

Protobonellia Ikeda, 1908:259; Monro, 1927:617; Fisher, 1948:854.

Хобот трубчатый или мешковидный, иногда веревковидный, трехлопастной на конце, но никогда не раздвоен. Один нефридий расположен справа или слева от брюшной нервной цепочки. Нефростом обычно стебельковидный. Анальная железа мешковидная или трубчатая, покрыта редкими ресничными воронками. Самцы неизвестны.

Типовой вид рода: *Protobonellia mitsukurii* Ikeda.

Род содержит 6 видов, в Средиземном море — один.

Protobonellia brevihynchus Murina, 1982

Рис. 4

Protobonellia brevihynchus Murina, 1982:10.

Самка. Длина туловища 12 мм, толщина 2,4 мм. Кожно-мускульный мешок тонкий, его задняя половина совершенно прозрачная, лишенная папилл. Хобот белого цвета короткий, длиной 0,5, шириной 1,25 мм. Дистальная часть хобота с волнистым краем. На брюшной стороне туловища имеются 2 золотистые щетинки. Круглый нефридий с базальным нефростомом расположен справа от брюшной нервной цепочки. Он содержит около 20 зрелых яиц диаметром 0,1 мм. Анальные железы наблюдали только у ювильной самки длиной 2,5, диаметром 0,5 мм. Они имеют вид двух прозрачных пузырей, впадающих в клоаку на заднем конце туловища. Поверхность пузырей лишена видимых ресничных воронок.

Распространение. Средиземное море, Тирренское море, ст. 7924, 40°23,5' с.ш., 13°53,8' в.д., глубина 1150 м; ст. 7927, 40°27,5' с.ш., 12°40' в.д., глубина 3630—3650 м.

СЕМЕЙСТВО ECHIURIDAE DE BLAINVILLE, 1827

Echiuridae de Blainville, 1827:303—313 (partim); Stephen, Edmonds, 1972:406 (синонимия).

Хобот обычно хорошо развит; иногда очень длинный, но никогда не раздвоен на дистальном конце, часто отрывается от туловища. Последнее мешковидной

цилиндрической формы, обычно покрыто папиллами зеленого или красноватого цвета. Продольная мускулатура в некоторых родах утолщена в форме отдельных мускульных лент. Косые мускулы расположены между продольными в виде отдельных лент или сплошного слоя. Нефридии от одного до трех пар. Нефростомы базальные, за исключением одного рода. Их губы различной формы — от почти незаметных до вееровидных, листовидных, удлинённых или спирально закрученных. Пара брюшных щетинок имеется во всех родах, и только у одного вида заменена многочисленными шипиками. Интербазальные мускулы есть или отсутствуют. Анальные щетинки и постфарангеальная диафрагма имеется только у рода *Echiurus*. Дорсальный и нейроинтестинальный кровеносный сосуды с помощью кольцевого сосуда обычно связаны с задним участком передней кишки. Анальные железы часто в виде удлинённых или вздутых мешков и не разветвлены; их поверхность покрыта многочисленными мелкими ресничными воронками. Половой диморфизм отсутствует.

Типовой род семейства: *Echiurus* Guerin-Meneville.

Семейство содержит 2 подсемейства и 9 родов. В Средиземном море встречаются род *Echiurus* подсемейства *Echiurinae* и род *Thalassema* подсемейства *Thalassematinae*.

Таблица для определения подсемейства семейства *Echiuridae*

- 1(2) Два кольца щетинок окружают задний или анальный участок туловища. Постфарангеальная диафрагма неполностью разделяет полость тела на две части. Нефростомы без спирально закрученных губ . . . *Echiurinae* Monro, 1927
2(1) Кольца щетинок на заднем участке туловища отсутствуют. Нет постфарангеальной диафрагмы. Нефростомы со спирально закрученными губами или без них . . . *Thalassematinae* Monro, 1927

Род *Echiurus* Guerin-Meneville, 1831

Lumbricus Pallas, 1766:146 (partim zit. Stephen, Edmonds, 1972:409); *Echiurus* Guerin-Meneville, 1831:9; Stephen, Edmonds, 1972:409 (синонимия).

На заднем участке туловища два кольца анальных щетинок. Хобот имеется, но легко теряется. Туловище покрыто рядами папилл, наиболее заметными на заднем конце тела. От одной до трех пар нефридий без спирально закрученных губ. Брюшные щетинки расположены впереди. Постфарангеальная диафрагма имеется и неполностью разделяет целом на две части. Нейроинтестинальный сосуд находится в прямой связи с дорсальным кровеносным сосудом с помощью кольцевого сосуда (у *Thalassema*). Нет полового диморфизма.

Типовой вид рода: *Lumbricus echiurus* Pallas.

Род содержит 4 вида, из которых в Средиземном море один.

Echiurus abyssalis Skorikov, 1906

Рис. 5

Echiurus pallasii Bianco Lo, 1903:265 (not Guerin-Meneville, 1831:9); *Echiurus abyssalis* Skorikov, 1906:217; Stephen, Edmonds, 1972:411 (синонимия).

Типовое местонахождение: о-в Капри, Италия, глубина 1100—1500 м.

По внешнему виду напоминает *E. echiurus*. Вид описан всего по двум особям, наиболее крупная из которых длиной 28 мм. Окраска в спирту коричневатая-серая. На заднем конце высокие конические папиллы собраны в 28—30 колец. Брюшные щетинки соломенно-желтого цвета и довольно крупные по отношению к размеру тела червей. Анальные щетинки собраны в 2 кольца по 6 в проксимальном и 7 в дистальном кольцах. Воронка нефридия относительно крупная и составляет

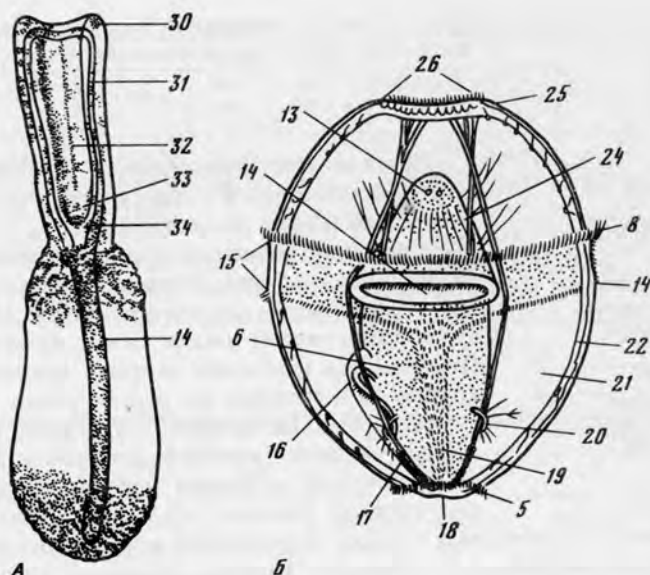


Рис. 5. *Echiurus abyssalis*

А — внешний вид молодой особи после завершения метаморфоза (по [Baltzer, 1917]); Б — личинка из планктона, вид с брюшной стороны (по [Hatschek, 1880])

2/3 длины нефридия. Нефростомы прикреплены к нефридию с помощью стенки тела. В отличие от *E. echiurus* личинка *E. abyssalis* пелагическая.

Распространение. Западное побережье Ирландии [Southern, 1913]. В Средиземном море вид неоднократно отмечался многими авторами [Bianco Lo, 1903; Skorikov, 1906; Sluiter, 1912; Fischer, 1922].

ПОДСЕМЕЙСТВО THALASSEMATINAE MONRO, 1927

Thalassematinae Monro, 1927:617; Bock, 1942:16; Stephen, Edmonds, 1972:413.

Хобот длинный и не разветвлен на дистальном конце. Нет колец анальных щетинок. Постфарангиальная диафрагма отсутствует.

Типовой вид рода: *Thalassema* Lamarck, 1801.

Подсемейство содержит 8 родов, в Средиземном море один.

Род *Thalassema* Lamarck, 1801

Thalassema Lamarck, 1801:328, zit Stephen, Edmonds, 1972:452.

Эхиуры с хорошо развитым хоботом, но без анальных щетинок. Продольные и внутренние косые мышцы в виде сплошного слоя (не разделены на пучки или ленты). Одна или две пары нефридий. Нефростомальные губы не удлинены и не закручены спирально. Половой диморфизм отсутствует.

Типовой вид рода: *Lumbricus thalassema* Pallas, 1766:8 (*Thalassema thalassema* Pallas, 1766).

В Мировом океане 15 видов, в Средиземном море один.

Thalassema thalassema (Pallas, 1766)

Рис. 6

Lumbricus thalassema Pallas, 1766:8, zit Stephen, Edmonds, 1972:452; *Thalassema thalassema* Stephen, Edmonds, 1972:459 (синонимия).

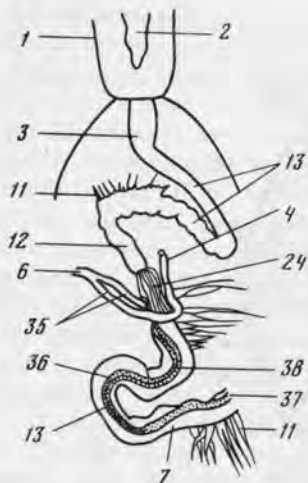


Рис. 6. *Thalassoma thalassum*
Внутреннее строение (по [Jameson, 1897])

Типовое местонахождение: Девоншир (Англия).

Хобот способен к сильному сжатию и сокращению. В расслабленном состоянии он в 3—5 раз превышает по длине туловище. Длина последнего составляет 20, ширина — 5 мм. Окраска хобота золотисто-желтая, туловища — желто-оранжевая или розовая, на брюшной стороне видна белая продольная полоса. Поверхность туловища покрыта попиллами, наиболее крупными и густыми на заднем конце.

Две брюшные щетинки маленькие, сильно искривленные, соединены интербазальным мускулом. Две пары нефридиев снабжены нефростомальными губами полукруглой фестончатой формы. Анальные железы в виде двух длинных коричневых трубок. Дорсальный и нейроинтестинальный кровеносные сосуды соединены с помощью хорошо развитого кольцевого сосуда, расположенного у конца передней кишки. Нейроинтестинальный сосуд впереди раздваивается и окружает интербазальный мускул. Часть кишечника, расположенная между передней кишкой и отрезком, снабженным сифоном, обладает ресничной бороздой. Есть слепая кишка.

Распространение. Девоншир, Англия [Pallas, 1776; zit. Stephen and Edmonds, 1972], южный берег Ирландии, в ходах и полостях внутри скал красного песчаника [Southern, 1913], северное побережье Франции [Cuénot, 1922], Сьерре-Леоне [Wesenberg-Lund, 1959]. В Средиземном море отмечен в Марсельском заливе [Rietsch, 1886]. Глубина обитания 0—138 м.

ЭКОЛОГИЯ ЭХИУРОВЫХ ЧЕРВЕЙ

Все эхиуровые черви — морские животные, за исключением немногих видов, обитающих в пресных водах [Annandale, Kemp, 1915]. Это мягкотелые, почти беззащитные существа. Они всегда живут в защищенных местах и хорошо приспособлены к жизни в чужих ходах. Эхиуры найдены в песке или иле, где иногда живут в U-образных норках. Биотопы разнообразные — под камнями, среди корней цветковых растений, в обломках ракуши, в расщелинах и ходах прибрежных скал, пробуравленных другими беспозвоночными. Хотя среди эхиур много сидячих форм, некоторые из них способны покидать свои норки и двигаться с помощью перистальтических сокращений мускулатуры. Ночью *V. viridis* способна передвигаться на расстояние до 100 м. Бонеллии способны двигаться при помощи раструба головной лопасти, используя мерцательное движение ее ресничек и секрет желез. Хобот *Bonellia viridis* охватывает своими движениями пространство почти на метр от места, где в норке расположено туловище.

Эхиуры по типу питания являются типичными детритофагами. С помощью сильно развитой мускулатуры и ложковидного хобота они собирают песок, ил, частицы кораллов, все что находится вокруг червя в окружающем пространстве. Эхиуры заглатывают грунт целиком и переваривают его, извлекая органический материал. Иной способ питания наблюдается у *Urechis*, который строит ловчую сеть из выделений особых желез. На слизистую воронку оседают тонкие частицы, которые заглатываются через некоторое время вместе с ловчим аппаратом и перевариваются. Спустя некоторое время урехис строит новую ловчую сеть.

Таблица 2

Батиметрическое распространение семейств типа Echiura (в скобках проценты)

Семейство	0—10 м	1—200 м	601— 3000 м	601— 10210 м	3001— 10210 м	0—600 м	0—3000 м	0—7000 м	Итого
Echiuridae	57(67)	14(16,5)	3(3,5)	1(1,2)	—	4(4,7)	4(4,7)	2(2,4)	85
Bonellidae	12(18,8)	5(7,8)	6(9,4)	14(21,8)	19(29,7)	3(4,7)	3(4,7)	2(3,1)	64
Urechidae	2(50)	2(50)	—	—	—	—	—	—	4
Ikedaidae	1(100)	—	—	—	—	—	—	—	1
Binophoridae	—	1(100)	—	—	—	—	—	—	1
Тип Echiura	72(46,5)	22(14,2)	9(5,8)	15(9,7)	19(12,2)	7(4,5)	7(4,5)	4(2,6)	155

Таблица 3

Зоогеографический состав семейств типа Echiura (в скобках проценты)

Семейство	Т	СТ	ШТ	ТУ	Б+Н+АБ+АН	ЦГ	АЭ+ВЭ	Итого
Bonellidae	7(10,9)	4(6,25)	—	4(6,25)	13(20,3)	33(51,6)	3(4,7)	64
Echiuridae	32(37,7)	20(23,5)	12(14,1)	5(5,9)	15(17,6)	—	1(1,2)	85
Binophoridae	—	—	—	—	1(100)	—	—	1
Urechidae	—	—	—	—	3(75)	—	1(25)	4
Ikedaidae	1(100)	—	—	—	—	—	—	1
Итого	39(25,2)	25(16,1)	12(7,7)	9(5,8)	32(20,7)	33(21,3)	5(3,2)	155

ВЕРТИКАЛЬНОЕ И ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ

К настоящему времени в Мировом океане известно 155 видов типа Echiura. Они принадлежат к 3 отрядам и 5 семействам, из них самые крупные два: Echiuridae — 85 видов и Bonellidae — 58. Семейство Echiuridae содержит 4 вида, а Ikedaidae и Binophoridae — по одному. В семействе Urechidae 2 вида известны только на литорали и 2 в сублиторали, максимальная глубина обитания видов семейства 136 м. Единственный вид семейства Ikedaidae — *I. taenioides* (Япония, бухта Ономихи) — обитатель литорали, а описанный из Антарктики монотипический род *Binophorus* семейства Binophoridae известен с глубины 223—232 м.

Два самых крупных семейства типа Echiura — Echiuridae и Bonellidae — имеют разный характер вертикального распространения. Виды первого, самого большого в типе семейства эхиуриды — преимущественно обитатели осушной зоны — 67% (табл. 2), а целом верхними 200 м шельфа ограничено распространение 83,5% низших таксонов этого семейства. Максимальная глубина обитания эхиурид 4288 м (*Thalassema elapsus* Datta Gupta, 1981). Наоборот, 60,9% бонеллид населяют батимальную и абиссальную зоны и примерно одна пятая представителей семейства (26,6%) ограничена зоной прилива—отлива. Именно глубоководные бонеллиды, проникающие на глубину до 10210 м (*Vitjazema* sp. — Филиппинский желоб [Zenkevitch, 1966], придают глубоководный облик всей группе морских червей, хотя в целом 90 видов (или 58,1%) низших таксонов типа не опускаются на глубину более 200 м.

Большое различие в характере батиметрического распространения четко отражается и в особенностях зоогеографического состава двух крупных семейств (табл. 3). Эхиуриды — теплолюбивые формы, причем 64 вида (или 75,3%) не выходят за пределы северного и южного субтропиков, из них 32 вида (или 37,7%) ограничены только тропическими водами. Из бонеллид ареалы лишь 11 видов (более 17%) расположены в пределах тропических и субтропических вод. Пять видов определены как тропическо-умеренные. К умеренным и холодным водам обоих полушарий приурочено распространение 13 видов (20,3%). Остальные 46 видов (или 72%) —

холодолюбивые формы, из них самая большая группа — 33 вида — батимально-абиссальные циркумглобальные формы. В качестве всеветных следует рассматривать *Hamingia arctica*, к амфиэкваториальным, или биполярным, отнесены *Maxmuelleria faex* и *Prometor grandis*.

В Средиземном море две эхиуры найдены в литоральной зоне, два вида в верхней сублиторали, один вид в батии и один в батии — верхней абиссали. Принимая во внимание находки этих эхиур в других районах Мирового океана, 2 вида (*Bonellia minor* и *Echiurus abyssalis*) можно считать эврибатными формами. Шельфовой зоны ограничено распространение 3 видов. Эндемичные для Средиземного моря виды населяют: *M. gigas* — верхнюю сублитораль, *P. breviorhynchus* — батияль — верхнюю абиссаль. Максимальная глубина обитания 3560 м.

Фауна эхиур Средиземного моря сравнительно бедная, она содержит всего 4% видов, известных в Мировом океане.

По своему происхождению фауна *Echiura* Средиземного моря носит смешанный характер: при наличии двух эндемиков преобладают виды тропического генезиса. По типу ареала 3 вида (*B. minor*, *B. viridis* и *T. thalasseum*) определены как тропическо-умеренные. *E. abyssalis* отнесен к североатлантическо-средиземноморским, представляя бореальный элемент фауны.

Сделанное заключение предварительно, так как, несмотря на широкое географическое распространение отдельных представителей этой преимущественно мелководной (60,7%) группы морских червей, она изучена крайне слабо. Из 155 описанных низших таксонов типа *Echiura* 57 (или 35%) известны по единственному нахождению, а часть из них — даже по единичному экземпляру.

ЛИТЕРАТУРА

- Зенкевич Л.А. Класс эхиурид (*Echiuroidea*). — В кн.: Руководство по зоологии. М.: Изд-во АН СССР, т. 2, 1940, с. 137—156.
- Малахов В.В. *Ceplalorhyncha* — новый тип животного царства, объединяющий *Priapulida*, *Kinorhyncha* и *Gordiacea* и система первичнополостных червей. — Зоол. журн., 1980, т. 19, вып. 4, с. 485—499.
- Мурина Г.-В. Новые виды эхиуровых червей абиссали Тихого и Атлантического океанов. — Зоол. журн., 1976, т. 55, N 6, с. 837—843.
- Мурина Г.В. Сипункуловые и эхиуровые черви Средиземного моря и Иберийской котловины. — Тр. ИОАН СССР, 1982, т. 117, с. 178—191.
- Annandale N., Kemp S. Fauna of the Chilaka lake. The Echinroidea of the lake and the Gangetic delta. — Mem. Ind. Mus., 1915, vol. 5, p. 55—63.
- Augener H. Westindische Polychaeten. Blake Rep. 42. — Bull. Mus. Comp. Zool. Harv., 1906, vol. 43, p. 191—196.
- Baird W.B. Monograph of the species of worms belonging to the subclass Gephyrea. — Proc. Zool. Soc. London for the year, 1868, p. 76—114.
- Baltzer F. *Priapulida*. — Kükenthal's Handb. Zool., 1931a, Bd. 2, N 9, S. 1—14.
- Baltzer F. *Sipunculida*. — Kükenthal's Handb. Zool., 1931b, Bd. 2, N 9, S. 15—61.
- Baltzer F. *Echiurida*. — Kükenthal's Handb. Zool., 1931c, Bd. 2, N 9, S. 62—158.
- Bianco L. Le pesche abissali eseguiti da F.A. Krupp. — Mitt. Zool. St. Neapol, 1903, vol. 16, p. 265—266.
- Blainville H.M.D. Dictionnaire des sciences naturelles, 1827, t. 49, p. 303—313.
- Bock S. On the structure and affinities of *Thalassema lankesteri* Herdman and the classification of group *Echiuroidea*. — Göteborgs. vet. och Vitterh. Samh. handl. Ser. B, 1942, Bd. 2, N 6, s. 1—17.
- Clark R.B. Systematics and phylogeny: Annelida, *Echiura* and *Sipuncula*. — Chem. Zool., 1969, vol. 4, N 1, p. 16—19.
- Cuenot L. *Sipunculien*, *Echiuriens*, *priapulien*. — Faune France, 1922, t. 4, N 14, p. 18—24.
- Datta Gupta A.K. Atlantic *Echiurans*. I. Report on twentytwo species of deep sea *echiurans* of the North and the South Atlantic ocean. — Bull. Mus. nat. hist. natur. Ser. 4, 1981, vol. 3, sect. A, N 2, p. 353—378.
- Dorey A.E. Photographic recordings of the behaviour of *Bonellia viridis*. — In: Symp of the underwater association, Malta, 1965. La Valletta, 1965, p. 37—38.
- Fischer W. Weitere Mitteilungen über die Gephyreen des naturhistorischen (zoologischen) Museum zu Hamburg. — Mitt. Nat. Mus. Hamburg, 1914, Bd. 31, N 2, S. 28.
- Fischer W. Gephyreen des Reichsmuseum zu Stockholm. — Ark. zool., 1922, Bd. 14, N 19, s. 39.
- Fisher W.K. *Echiuroid* worms of the North Pacific ocean. — Proc. US Nat. Mus., 1946, vol. 96, N 3198, p. 215—292.
- Fisher W.K. A review of the *Bonellidae*. — Ann. Mag. Natur. Hist., Ser. 11, 1948, vol. 14, p. 852—860.

- Fisher W.K. Additions to the echiuroid fauna of the North Pacific ocean. — Proc. US Nat. Mus., 1949, vol. 99, N 3848, p. 479—497.
- Fredj G. Considérations biogéographiques sur le peuplement benthique de la Méditerranée. — Mém. Inst. Oceanogr. Monaco, 1974, N 7, p. 88.
- Gerould J. The development of Phascolosoma. 2. Studies on the embryology of the Sipunculidae. — Zool. Jb. Abt. 2, 1906, Bd. 23, S. 77—162.
- Guérin-Méneville F.E. Zoophytes. — In: Iconographie du règne animal de G. Cuvier, Paris, 1831, t. 2, p. 9.
- Hatschek B. Über Entwicklungsgeschichte von Echiurus und die systematische Stellung der Echiuridae. — Arb. Zool. inst. Univ. Wien, 1881, Bd. 3, S. 45—79.
- Hatschek B. Über Entwicklung von Sipunculus nudus. — Arb. Zool. Inst. Univ. Wien, 1883, Bd. 5, S. 61—140.
- Hérubel M.A. Liste des sipunculides et des echiurides rapportés par M.Ch. Gravier du Golfe de Tadjourah. — Bull. Mus. nat. hist. natur., 1904, t. 10, p. 562—566.
- Hérubel M.A. Recherches sur les Sipunculides. — Mém. Soc. zool. France, 1907, t. 20, p. 107.
- Ikeda I. The Gephyrea of Japan. — J. Coll. Sci. Univ. Tokyo, 1904, vol. 20, N 4, p. 3—86.
- Ikeda I. Note on a new deep-sea echinoid, Protobonellia mitsukurii nov. gen. et sp. — Ann. zool. jap., 1908, vol. 6, p. 259—262.
- Ikeda I. Further notes on the Gephyrea of Japan with descriptions of some new species from the Marshall, Caroline and Palau islands. — Jap. J. Zool., 1924, vol. 1, p. 223—44.
- Johnston H., Tiesgs O.W. A new species of Bonellia from Port Jackson, Sydney. — Rec. Austral. Mus., 1920, vol. 13, p. 73—76.
- Koren J., Danielssen D.C. Bidrag til de norske Gephyreers Naturhistorie. — Nytt mag. natur., 1875, Bd. 21, s. 108—138.
- Lacaze-Duthiers H. de. Recherches sur la Bonellie (Bonellia viridis). — Ann. sci. natur. Zool. Ser. 4, 1858, vol. 10, p. 49—110.
- Lindroth A. Echiurida, Sipunculida und Enteropneusta aus dem Skagerack. — Zool. bidr. Uppsala, 1941, Bd. 20, s. 443—452.
- Mackie G.O. Echiuroids from Canary Islands. — Ann. Mag. Natur. Ser. 13, Hist., 1961, vol. 3, p. 247—251.
- Marialis E. Saggio di un Catalogo metodico dei principali e più comuni animali invertebrati della Sardegna. — Bull. Soc. zool. ital., 1892, vol. 1, p. 246—282.
- Menon P.K.B., Datta Gupta A.K., Johnson P. Report on the bonellids (Echiura) collected from the Gulf of Kutch and Port Blair (Andaman Islands). — Ann. Mag. Natur. Hist. Ser. 13, 1964, vol. 7, p. 49—58.
- Monro C.A. On the families and genera of the class Echiuroidea. — Ann. Mag. Natur. Hist. Ser. 9, 1927, vol. 20, p. 615—620.
- Müller M. Observationes anatomicae de vermibus quibusdam maritimis. B., 1852, p. 14—22.
- Newby W.W. The embryology of the echiuroid worm Urechis caupo. — Mem. Amer. Philos. Soc., 1940, vol. 16, p. 213.
- Norman A.M. A month on the Trøndhemfjord. — Ann. Mag. Natur. Hist. Ser. 6, 1894, vol. 13, p. 150—164.
- Quatrefages A. de. Gephyriens. — In: Histoire naturelle des Animaux marins et d'eau douce. P., 1865, t. 2, p. 608—632.
- Rietsch M. Étude sur les géphyriens armés ou echiuriens. — Rec. zool. suisse, 1886, t. 3, p. 313—515.
- Rolando L. Description d'un animal nouveau qui appartient à la classe des Echinodermes. — Mem. Acad. Sci. Torino, 1821, t. 26, p. 539—556.
- Schembri P.L. Aspects of the biology of the echiuran worm Bonellia viridis: M. Sc. Thesis/Univ. of Malta. La Valletta, 1977. 214 p.
- Schembri P.J., Jaccarini V. Locomotory and other movements of the trunk of Bonellia viridis (Echiura, Bonelliidae). — J. Zool., 1977, vol. 182, p. 467—494.
- Schembri P.J., Jaccarini V. Some aspects of the ecology of the echiuran worm Bonellia viridis and associated infauna. — Mar. Biol., 1978, vol. 47, p. 55—61.
- Schmarda L.K. Zur Naturgeschichte der Adria. Bonellia viridis. — Denkschr. Akad. Wiss. Wien, 1852, Bd. 4, S. 117—126.
- Shipley A.E. Notes on a collection of echiurids from the Loyalty islands, New Britain and China Straits, with an attempt to revise the group and to determine its geographical range. — Zool. Results A. Willey, Exped. New-Britain etc. 1895—1897, 1899, vol. 3, p. 335—356 (Cambridge: Univ. Press).
- Sedgwick A. A student's textbook of zoology. L., 1898. Vol. 1 619 p.
- Skorikov A.C. Eine neue Echiurus — species aus dem Mittelmeer. — Zool. Anz., 1906, Bd. 29, S. 217—221.
- Sluiter C.P. Gephyriens (Sipunculides et Echiurides) provenant des campagnes d'Hirondelle et de la Princesse Alice, 1886. — Result. Camp. sci. Prince Albert I, 1900, p. 15, p. 30.
- Sluiter C.P. Gephyriens (Sipunculides et Echiurides) provenant des campagnes de la Princesse Alice, 1898—1910. — Result. Camp. sci. Prince Albert I, 1912, t. 36, p. 36.
- Southern R. Gephyrea of the coast of Ireland. — Sci. Invest., Ireland, 1913, N 3, p. 36.
- Stephen A.C., Edmonds S.J. The Phyla Sipuncula and Echiura. L.: Brit. Mus. Nat. Hist., 1972. 528 p.
- Staisny G. Verzeichnis der Echiuridae, Sipunculidae und Priapulidae des naturhistorischen Reichsmuseum in Leiden. — Zool. meded., 1930, Bd. 13, blz. 204—223.
- Tetry A. Classe des Sipunculides. — In: Grassé P. Traité de zoologie. Paris: Masson, 1959, t. 5, N 1, p. 785—854.

- Theel H.* Northern and arctic invertebrates in the collection of the Swedish State Museum. Priapulids. Echiurids. — Kgl. sven. vetensk. akad. hand., 1906, Bd. 40, s. 26.
- Wesenberg-Lund E.* Norwegian gephyrea from the collections of the Zoological Museum of Trondheim. — Kgl. norske vid. selsk. skr., 1938, Bd. 11, s. 26—29.
- Wesenberg-Lund E.* Gephyreans from Swedish waters in the Museum of Natural History of Gotenburg. — Göteborg Kgl. vetensk. och Vittern-Samb. handl. Ser. B, 1939, Bd. 6, s. 35.
- Wesenberg-Lund E.* Sipunculoidea and Echiuroidea from the Red Sea. — Bull. Contr. Knowledge Red Sea. Sea Fish. Res. Stat. Haifa, 1957, vol. 14, N 3, p. 15.
- Wesenberg-Lund E.* Sipunculoidea and Echiuroidea from tropical West Africa. — Atlant. Rep., 1959, vol. 5, p. 117—210.
- Zenkevitch L.A.* The systematics and distribution of abyssal and hadal (ultra-abyssal) Echiuroidea. — Galathea Rep., 1966, vol. 8, p. 175—184.

THE COMPOSITION AND DISTRIBUTION OF THE ECHIURANS OF THE MEDITERRANEAN.

G.-V. V. Murina

Summary

The Echiurans of the Mediterranean contains 6 species two families. A short description, figures, keys, notes on distribution were given for each species. Two species were found on littoral zone, two — in the sublittoral in ones in the bathyal and upper abyssal zones (maximal depth is 3560m). The origin of this fauna is heterogeneous: there are two endemics, three tropical — temperate species and one — nordatlantic-boreal form. Echiuridae are mainly the shallow warm-water animals, Bonellidae chiefly deepsea bathyal-abyssal cold-water.

УДК 594.36(26.03)(265.5)

**НОВЫЙ ГЛУБОКОВОДНЫЙ ВИД TRITONIIDAE
(OPISTHOBRANCHIA, NUDIBRANCHIA, DENDRONOTACEA)
СО СКЛОНА КУРИЛЬСКИХ ОСТРОВОВ**

И.С. Рогинская

При обработке Nudibranchia из сборов 39-го рейса нис "Витязь" в северной части Тихого океана, в районе Курило-Камчатского желоба, в пробе, взятой со склона Курильских островов (против о-ва Симушир), нами было обнаружено 7 особей Tritoniidae, по внешней морфологии и анатомическим особенностям наиболее близких к роду Tritonia Cuvier. Ревизия видового состава Tritonia показала, что "курильские" тритонии по ряду признаков отличаются от всех на сегодня известных видов этого рода, а главное имеют настолько необычное строение рахидального зуба радулы, что заслуживают выделения в самостоятельный новый вид,

Tritonia nigromaculata spec. nov.

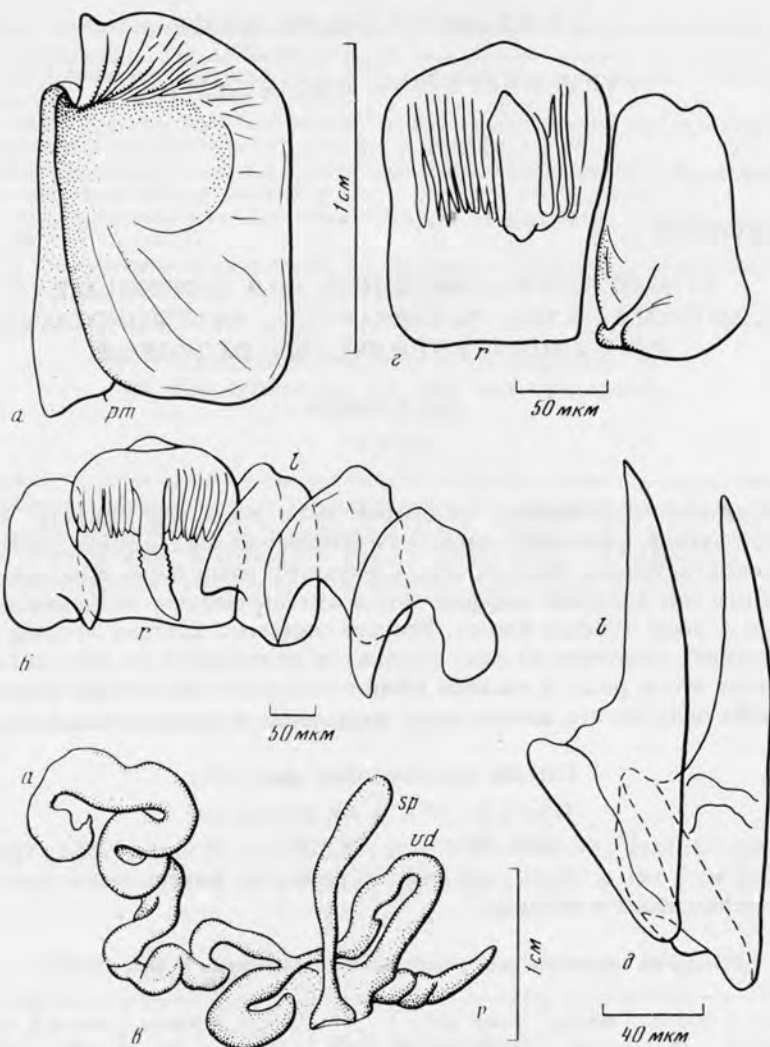
Табл. I, а-е, табл. II, а-д, рисунк, а-д

Материал. "Витязь", ст. 5600, 46°27' с.ш., 152°00' в.д., 13 июля 1966 г., трал Сигсби, глубина 2515 м; 7 экз. в очень хорошей сохранности, фиксированы спиртом. Данные по размерам даны в таблице.

Размерные характеристики экземпляров типовой серии *T. nigromaculata*

№ особи	Длина, см	Ширина, см	Высота, см	Статус экземпляров типовой серии	№ особи	Длина, см	Ширина, см	Высота, см	Статус экземпляров типовой серии
1	6,2	3,4	1,7	Паратип	5	3,8	1,5	1,2	"
2	5,7	3,0	2,0	Голотип	6	3,1	1,3	0,9	"
3	5,4	2,5	2,0	Паратип	7	2,4	1,1	0,7	"
4	3,9	1,5	0,8	"					

Голотипом указан экземпляр N 2 (см. табл. 1), хранящийся в коллекции ИОАН СССР (каталожного номера нет). Этот экземпляр оставлен нетронутым, приведены только его размеры, а также фотографии внешней морфологии (табл. I, б, в, г). Описание морфологии дается по всей типовой серии; описание анатомических особенностей — на основании изучения особей N 1, 5 и 7. Все паратипы также хранятся в коллекции ИОАН. Макросъемка моллюсков и микрофотографирование радул осуществлены в Лаборатории научно-прикладной фотографии и кинематографии АН СССР Е.Д. Кондратьевой. Рисунки выполнены с помощью рисовального аппарата РА-4 с микроскопа МБИ-3.



T. nigromaculata

a — челюсть особи N 1, вид с внутренней стороны (*pt* — жевательный отросток); *б, в, д* — зубы радулы (*r* — рахиальный зуб, *l* — латеральные зубы); *а* — схематическое строение дистальных гениталий (*a* — ампула, *sp* — сперматека, *vd* — семяпровод, *p* — пенис)

Описание вида по типовой серии

Тело плотное, относительно широкое, по форме более всего напоминающее усеченную пирамиду, с ясно выраженным нависающим волнистым краем спины — кантом, отделяющим спинную поверхность (нотум) от боков. Поверхность тела более или менее гладкая. Вдоль канта непрерывным волнистым бордюром от основания ринофоров до конца хвоста (табл., *a-d*) расположены мелкие одноперистые жабры. Длина тела от 2,4 до 6,2 см, ширина — от 1,1 до 3,4 см, высота от 0,7 до 2,0 см.

Живые моллюски — кораллово-розовые, с многочисленными черными пятнами¹, сохраняющимися и у фиксированных экземпляров. Общий цвет тела в спирту бело-

¹ Данные о прижизненной окраске моллюсков взяты из записи в экспедиционном журнале 39-го рейса нис "Витязь".

вато-желтоватый. По всей поверхности, за исключением подошвы ноги, разбросаны черные пятна (табл. I, а-з). Пигментные полосы сгущаются к краям нотума, часто сливаясь в сплошную черную полосу, идущую вдоль основания жабер. Пигментные сгущения часто возникают на боках: у края подошвы ноги и на пересечении спины и бока. Интенсивно черного цвета оральный парус (за исключением тонкого ободка по переднему краю), карманы ринофоров (снаружи и изнутри), поверхность губ. Почти лишена пигмента середина спины, не окрашены жабры. В распределении пятен отсутствует симметрия и строгая закономерность: каждая особь пигментирована по-своему. По всей поверхности тела разбросаны слабо выраженные бугорки—пустулы на полигональных возвышениях. Количество пустул, их размер и форма в разных частях тела неодинаковы. На середине спины пустулы сглажены и их мало, к хвосту они сгущаются и особенно концентрируются на боках у подошвы ноги, где их форма становится конусовидной. У основания жабер покровы нотума представляют собой мозаику из чуть возвышающихся полигональных бляшек, причем середина бляшки, часто несущая сосочек-бугорок, светлая, а ее контуры серые из-за сконцентрированных в желобках, разделяющих бляшки, зерен черного пигмента. Бляшки по внешней поверхности орального паруса либо сплошь черные, либо имеют посредине бесцветный бугорок (табл. II, д). Оральный парус цельный, без выростов, его углы чуть оттянуты и образуют тупые лопасти. Рот в виде вертикальной щели. Мощная мускулистая нога спереди имеет в середине незначительную выемку (табл. I, з). Сзади нога несколько выступает за пределы нотума в виде уплощенного тупого хвоста (табл. I, д). Карманы ринофоров относительно высокие, с ровными цельными краями, в сечении округлые, отстоят на значительном расстоянии друг от друга. Сами ринофоры состоят из воронковидной трубки с утолщенными краями и сгруппированных подковой вокруг нее 7—9 перистых пучков. Каждый пучок составлен из 2—4 перистых тонких пластиночек-лепестков. Анус латеральный, открывается сзади от середины тела. Почечное отверстие расположено чуть впереди него, приблизительно в середине тела. Генитальные отверстия находятся сбоку в передней части тела. Расстояние между почечным отверстием и анусом вдвое меньше, чем между почечным и генитальными отверстиями.

Глотка хорошо развита. Имеются две довольно широкие уплощенные слюнные железы желтоватого цвета. Мощные коричневые хитиновые челюсти (у особи длиной 62 мм длинная ось челюсти почти 10 мм) имеют форму согнутых дугобразных неправильно-четыреугольных пластинок. Жевательный отросток бурого цвета, параллелен продольной оси челюсти, зубчиков не несет, но поверхность его слегка исчерчена (см. рисунок, а).

Радула состоит из 30—36 рядов зубных пластинок; ее формула, составленная на основании изучения радул трех особей, (45—67).1.1.1.(45—67). Зубы темно-желтого цвета. Рахидальный зуб мощный, с четырехугольным основанием, с тонкими параллельными вертикальными насечками, расположенными по обе стороны от слегка выступающего центрального зубца. Снизу к сочленовой поверхности центрального зубца крепится длинный зазубренный шип, достигающий в длину более половины длины тела зубной пластинки (табл. I, е, табл. II, б). Нередко по бокам шипа имеются неправильные выступы, зазубрины и тогда он напоминает пилу. В старых, стершихся рахидальных зубах шип может полностью отсутствовать (табл. II, в, з). Латеральные зубы когтевидные (за исключением более широкого неправильно-четыреугольного первого зуба, примыкающего к рахидальному), однородные по форме, уменьшающиеся в размере от центра к краям радулы (табл. II, а; см. рисунок, б, д). Число латеральных зубов в разных рядах одной радулы может значительно варьировать. Так, у особи N 1 во втором ряду с заднего конца радулы (всего в радуле 36 рядов зубов) имеется по 61 латеральному зубу с каждой стороны от рахидального; в 12-м — по 67, а в 20-м — по 50. В старых зубах передней части радулы, подвергающейся наибольшему стиранию при пита-

нии, может происходить почти полное изнашивание латеральных зубов, вплоть до того, что по обе стороны от так же сильно стершегося рахидального зуба насчитывается всего 1—2 видоизмененных латеральных, представляющих собой основание зуба с небольшим бугорком на месте бывшего когтевидного отростка (табл. II, в; см. рисунок, г).

Печень слитная, не разделена на правую и левую доли. Передний желудок объемистый, наполнен белым полупереваренным пищевым комком, наспигованным белыми спикулами морских перьев (крупные спикулы достигают длины 0,7—0,9 мм). Задний желудок выстлан плотной кутикулой, образующей высокие продольные валики-складки и низкие извитые складочки. Сверху на печени расположены фолликулы гермафродитной железы. Ганглии центральной нервной системы белые. Сессильные глаза полностью лишены черного пигмента. Гермафродитный проток образует длинную извитую ампулу; семяпровод относительно короткий, мало извитой, мускулистый; сперматека грушевидная, на длинной плотной ножке, иногда коленчато согнутой, открывается наружу самостоятельным отверстием. Длина ножки сперматеки может превышать длину самого органа в 1,5—2 раза. Удлиненный, мускулистый, заостренный пенис у всех особей выступает наружу на 5—6 мм. Наружные отделы пениса и сперматеки окружены мускулистой кольцевидной кожной складкой (табл. I, а, б, г; см. рисунок, в).

ОБСУЖДЕНИЕ

Название вида дано на основании особенностей его окраски: черные пятна по однородному кораллово-розовому фону. На сегодня не известно ни одного вида рода *Tritonia* такой расцветки.

По внешней форме тела, напоминающей усеченную пирамиду, по расположению жабр непрерывной цепочкой вдоль краев спины *T. nigromaculata* наиболее близка к следующим четырем видам *Tritoniidae*: *Tritonia challengeriana* Bergh, 1884 из Южной Георгии [Martens, Pfeffer, 1886], Патагонии [Bergh, 1884], Фолклендских (Мальвинских) островов [Eliot, 1907a], моря Росса [Eliot, 1907b], моря Дейвиса [Миничев, 1972]; *Tritonia vorax* [Odhnér, 1926] из района Огненной Земли; *Tritonia septemtrionalis* [Baba, 1937a], описанной из Охотского моря, а затем найденной у Курильских и Алеутских островов [Bergh, 1879], у Аляски [Bergh, 1904], в Японии [Baba, 1937b] и по тихоокеанскому побережью Северной Америки вплоть до Калифорнии [O'Donoghue, 1923; Smith, Gordon, 1948; Robilliard, 1974; и др.]. Однако у упомянутых четырех видов имеются значительные отличия от *Tritonia nigromaculata* и в окраске, и в деталях анатомии и морфологии, а у *Tochuina tetraquetra* и в размерах (они достигают в длину 30 см!) [Thompson, 1971]. У *Tritonia challengeriana*, *T. vorax* и *T. septemtrionalis* оральный парус с выростами, тогда как у *Tochuina tetraquetra* он цельный (как у *Tritonia nigromaculata*). Рахидальные пластинки радулы всех черых видов отличаются от таковых *T. nigromaculata*: у *T. challengeriana*, *T. vorax* и *T. septemtrionalis* они, как обычно у тритоний, разделены на 3 части (среднюю с выступающим зубцом и две боковые), у *Tochuina tetraquetra* зубная пластинка узкая, имеется лишь центральный зубец, боковые части отсутствуют. Наибольшее сходство радула *T. nigromaculata* имеет с сильно отличающимся от нее по внешней морфологии видом *Tritonia griegi* Odhnér, 1922 [Odhnér, 1922]. Это относительно глубоководный вид из Атлантики (найден до глубины 1080 м) [Bouchet, 1977] с равномерно-бежевой окраской тела, глубоко разрезанным спереди парусом (10—13 пальцевидных выростов) и расположенными 12 пучками жабрами. У *T. griegi* зазубрен жевательный отросток челюсти, а в дистальных гениталиях обращает на себя внимание необычайно длинная ножка сперматеки. В то же время, рахидальный зуб *T. griegi*, так же как у *T. nigromaculata*, не расчленен на три части и несет четкие вертикальные насечки, повторяя форму стершихся рахидальных зубов *T. nigromaculata* (табл. II, г).

Картины от полностью совпадающих с изображениями рахидальных зубов *T. griegi* [Odhner, 1922; Bouchet, 1977] до типичных зубов *T. nigromaculata* можно получить, рассматривая рахидальный зуб последней в разных оптических сечениях микроскопа, постепенно выводя из фокуса пилообразный отросток. Однако число вертикальных насечек у *T. nigromaculata* значительно больше, чем у *T. griegi*, а сама радула, наоборот, у *T. griegi* более широкая: число латеральных пластинок по обе стороны от рахидального зуба у *T. griegi* доходит до 98, тогда как даже у самых крупных *T. nigromaculata* оно не превышает 70. Тенденция к образованию вертикальных насечек на центральном (рахидальном) зубе прослеживается на радулах разных видов *Tritoniidae*, и схожих внешне с *T. nigromaculata*, и сильно отличающихся от нее. Явные вертикальные насечки обнаружил Однер [Odhner, 1926, рис. 22] у *T. challengeriana* при исследовании радулы типового экземпляра *T. antarctica* Pfeffer, 1886 из Южной Георгии. (По Однеру, *T. antarctica* — младший синоним *T. challengeriana* Bergh, 1884). Правда, изображенный в той же работе на рис. 23 [Однер, 1926] рахидальный зуб *T. challengeriana*, найденный позже в том же районе, гладкий. Отсутствует вертикальная исчерченность и на рисунке рахидального зуба *T. challengeriana* в первоописании [Bergh, 1884]. Насечки отмечены на рахидальных зубах *Tritoniella belli* Eliot, 1907 [Однер, 1934, рис. 54, 55] и *Tritonia cincta* Pruvot-Fol, 1937 [Pruvot-Fol, 1937], сильно отличающихся от *T. nigromaculata* внешне.

Среди *Tritoniidae* много относительно глубоководных форм. *Tritonia challengeriana* найдена вплоть до 320 м [Bergh, 1884], *Tritoniella belli* — до 547 м [Миничев, 1972], *Candiella ingolfiana* — до 880 м [Bergh, 1899], *Tritonia griegi* — до 1080 м [Bouchet, 1977], *Tritonia (Candiella) episcopalis* — до 2170 м [Bouchet, 1977]. Нахождение *Tritonia nigromaculata* на глубине 2515 м на сегодня — самое глубоководное для семейства.

Голожаберные моллюски полностью лишены известковой раковины и не сохранились в ископаемом состоянии. И судить о времени их проникновения в батиаль можно лишь приблизительно, на основании наблюдений за степенью редукции некоторых систем органов по мере обживания глубин. Так, пример, как будто бы прослеживается постепенная дегенерация органов зрения этих моллюсков при более сильном обособлении глубоководной фауны. У найденного нами в 59-м рейсе нис "Витязь" в Японском море [Рогинская, 1978] эврибатного вида *Corypbella stimpsoni* Verrill, арктически-бореального, относительно мелководного (прежние находки не превышали 200 м), в сетчатке глаза особей с глубины 3460 м еще сохранился зрительный пигмент. Это говорит о недавнем вселении вида в глубоководные котловины Японского моря. У *T. nigromaculata* со склона Курильских островов, представителя давно сформировавшейся батиальной фауны, в редуцированном органе зрения пигмент отсутствует, несмотря на то, что вид найден на значительно меньшей глубине — всего 2515 м. Представляется вероятным, что сложное строение рахидального зуба радулы *T. nigromaculata* не есть результат вторичного усложнения в условиях батиали. Скорее всего, средний зуб *T. nigromaculata* представляет собой древний, архаичный, исходный тип для *Tritonia*. Как известно, большинство *Nudibranchia* отличает узкая специализация питания: каждый вид употребляет в пищу строго определенные объекты. К объектам питания приспособлено и строение радулы. Это не всегда понятно на первый взгляд, но при детальном анализе назначение тех или иных частей зубных пластинок в связи со строением жертвы становится объяснимым. Необычное строение радулы *T. nigromaculata*, несомненно, отражает алиментарные особенности этого моллюска в глубоководных условиях. Все *Tritoniidae* питаются различными видами альционарий, горгонарий, морских перьев [Gomez, 1973]. Спикулами *Pennatularia* наполнен и передний желудок *T. nigromaculata*. Возможно, что кишечнополостные — объекты питания *T. nigromaculata* — в связи с недостатком на большой глубине растворенного в воде метаболического карбоната кальция содержат меньшее количество известковых

спикул, отчего при питании длинный пильчатый отросток рахидального зуба мало и медленно стирается, не обламывается, не мешает и, наоборот, возможно, помогает удерживаться в нужном положении на колонии *Octocorallia* при питании. На литорали и в сублиторали при употреблении в пищу более жестких мелководных кишечноротовых зазубренных шип легко ломался, сильно стирался, а затем постепенно редуцировался до небольшого выступа, который еще можно заметить у *T. griegi* и у некоторых мелководных тритоний (например, у *T. cincta* [Pruvot-Fol, 1937]). В этой связи очень интересны данные Томсона по раннему онтогенезу *Tritonia hombergi* — виду, во взрослом состоянии имеющему обычную для тритоний "трехчастную" форму рахидального зуба, тогда как у молодежи вплоть до достижения длины тела 3 см рахидальные зубы узкие, мало похожие на таковые тритоний, по обе стороны от сильно выступающего центрального зубца несут по 5 четко выраженных зубчиков [Thompson, 1962]. Размер взрослых *T. hombergi* достигает 15 см. Как показал Томсон, *T. hombergi* на всех стадиях своего бентического развития питается исключительно колониями *Alcyonium digitatum*, наспигованными многочисленными известковыми спикулами. Однако молодежь лишь по достижении длины 7—8 мм постепенно начинает заглатывать участки колонии со спикулами, до этого довольствуясь выщипыванием лишенных спикул участков внешнего живого покрова альтионарии.

За скудостью данных по раннему онтогенезу тритоний можно лишь высказать предположение о возможном проявлении в их онтогенезе некоторых свойств предковых форм, а именно зазубренности рахидальных зубов радулы, ранее связанной с питанием тритоний бесспикульными кишечноротовыми. Сохранение у *T. nigrotasculata* в течение всей жизни необычного строения рахидальных зубов радулы, сильно зазубренных и снабженных пильчатым длинным шипом, возможно, следует рассматривать как случай неотении в условиях глубоководья.

ЛИТЕРАТУРА

- Миничев Ю. С. Заднежаберные моллюски (Gastropoda, Opisthobranchia) моря Дейвиса. — В кн.: Результаты исследования Советских антарктических экспедиций. Л.: Наука, 1972, т. 11(19), с. 358—382. (Исследования фауны морей; Вып. 5).
- Розинская И. С. Первые глубоководные находки и расширение ареала *Coryphella stimpsoni* (Verrill) (Gastropoda, Nudibranchia). — Тр. ИОАН СССР, 1978, т. 113, с. 169—177.
- Baba K. *Duvaucelia septembrionalis* nov. sp., a nudibranchiate mollusc from the Sea of Okhotsk. — Zool. Mag. (Jap.), 1937a, vol. 49, N 11, p. 391—392.
- Baba K. Opisthobranchia of Japan. 2. — J. Dep. Agr. Kyūshū Univ., 1937b, vol. 5, N 7, p. 289—344.
- Bergh R. On the Nudibranchiate gastropod mollusks of the North Pacific ocean, with special reference to those of Alaska. 1. — Sci. Res. Explor. Alaska, 1879, vol. 1, p. 127—188.
- Bergh R. Report on the Nudibranchiata dredged by H.M.S. "Challenger" during the years 1873—1876. — Rep. Sci. Res. Challenger, 1884, vol. 10, p. 1—154.
- Bergh R. Nudibranchiate Gastropoder. — Danske Ingolf Exped., 1899, vol. 2, pt 3, p. 1—46.
- Bergh R. Malakologische Untersuchungen. — C. Semper, Reisen im Archipel der Philippinen, 1904, Bd. 9, H. 6, S. 1—56.
- Bouchet P. Opisthobranches de profondeur de l'océan Atlantique. 2. Notaspidea et Nudibranchiata. — J. Mol. Stud., 1977, vol. 43, N 1, p. 28—66.
- Eliot Ch. Nudibranchs from New Zealand and the Falkland Islands. — Proc. Malacol. Soc. London, 1907a, vol. 7, p. 327—361.
- Eliot Ch. Mollusca. 4. Nudibranchiata. — In: National Antarctic expedition, 1901—1904. L., 1907b, vol. 2. Zool., p. 1—28.
- Gomez E. Observations on feeding and prey specificity of *Tritonia festiva* (Stearns) with comments on other tritoniids (Mollusca: Opisthobranchia). — Veliger, 1973, vol. 16, N 3, p. 163—165.
- Martens E., Pfeffer G. Die Mollusken von Süd-Georgien nach der Ausbeute der Deutschen Station 1882—83. — Jb. Hamburg. Wiss. Anst., 1886, Jg. 3, S. 63—135.
- Odhner N. Norwegian Opisthobranchiate molluscs in the collection of the Zoological Museum of Kristiania. — Nyt. mag. natur., 1922, Bd. 60, s. 1—47.
- Odhner N. Die Opisthobranchien. — In: Further zoological results of the Swedish Antarctic expedition, 1901—1903. 1926, vol. 2, p. 1—100.
- Odhner N. The Nudibranchiata. British Antarctic ("Terra Nova") expedition, 1910. Nat. Hist. Rep. Zool., 1934, vol. 7, p. 229—305.

- O'Donoghue Ch.* Notes on the Nudibranchiate Mollusca from the Vancouver Island region. 3. Record of species and distribution. — Trans. Roy. Canad. Inst., 1923, vol. 14, N 31, pt 1, p. 145—167.
- Pallas P.S.* Marina varia nova et rariora. — Nova acta (Academiae Scientiarum Imperialis Petropolitane), 1788, t. 2, p. 229—249.
- Pruvot-Fol A.* Etudes des Opisthobranches des côtes Nord de la Méditerranée. — Arch. Mus. nat. hist. natur. Ser. 6, 1937, vol. 14, p. 35—74.
- Robilliard G.* Range extensions of some northeastern Pacific nudibranch molluscs. — Canad. J. Zool., 1974, vol. 52, N 8, p. 989—992.
- Smith A., Gordon M.* The marine mollusks and brachiopods of Monterey bay, California, and vicinity. — Proc. Cal. Acad. Sci. Ser. 4, 1948, vol. 26, N 8, p. 147—245.
- Thompson T.* Tritoniidae from the North American Pacific coast (Mollusca, Opisthobranchia). — Veliger, 1971, vol. 13, N 4, p. 333—338.
- Thompson T.* Studies on the ontogeny of *Tritonia hombergi* Cuvier (Gastropoda, Opisthobranchiata). — Philos. Trans. Roy. Soc. London, 1962, vol. 245, N 722, p. 171—218.

A NEW SPECIES OF DEEP-SEA TRITONIIDAE (OPISTHOBRANCHIA, NUDIBRANCHIA, DENDRONOTACEA) FROM THE SLOPE OF KURILE ISLANDS

I.S. Roginskaya

Summary

New bathyal species of Tritoniidae — *Tritonia nigromaculata* spec. nov., collected by R/V "Vityas" off Simushir Island at a depth 2515 m, is described.

The main distinction of the new species from the rest known species of *Tritonia* is the stout additional often sawlike processus on the central cusp of rachidial tooth. The colour pattern of *T. nigromaculata*: dark-black spots on coral-rose background. The stomach and the gut of dissected specimens of *T. nigromaculata* yielded numerous spicules of Pennatularia.

УДК 594.1:591.9(26)

ОБЪЕМ, СТРУКТУРА И РАСПРОСТРАНЕНИЕ ГЛУБОКОВОДНЫХ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ СЕМЕЙСТВА LEDELLIDAE (PROTOBRANCHIA)

З.А. Филатова, А.А. Шилейко

Долгое время система надотряда Protobranchia строилась исключительно на конхологических признаках; однако, как показали исследования последних лет [Филатова, 1958; Allen, Sanders, 1973, 1982; Sanders, Allen, 1973, 1977; и др.], особенности строения мягкого тела оказались весьма перспективными как для понимания таксономической и филогенетической структуры надотряда, так и для морфофункционального анализа организации его представителей.

Так, среди глубоководных форм, принадлежащих обширному комплексу Mallettiidae + Nuculanidae, широко представленному в абиссали Мирового океана, четко выделяется группа родов, объединяемых яркими и функционально весомым признаком — наличием единственного и полностью замкнутого по всей длине выводного сифона в виде сократимой трубки.

Исследование представителей этих родов привело нас к заключению о необходимости обособления их в самостоятельное семейство Ledellidae Allen et Sanders, 1982, хотя и на иных основаниях, нежели те, которыми руководствовались Аллин и Сандерс. В состав семейства мы включаем 4 рода: Bathyspinula Filatova, 1958; Ledella Verrill et Bush, 1897; Ledellina Filatova et Schileyko, gen. nov.; Parayoldiella Filatova, 1971.

Работа выполнена на материале, собранном в основном экспедициями Института океанологии на судах "Витязь", "Академик Курчатов", "Дмитрий Менделеев" и "Академик Мстислав Келдыш". Использованы также небольшие материалы, полученные на судах "Пассат" и "Ихтиандр" (табл.).

Голотипы новых видов хранятся в Зоологическом институте АН СССР, паратипы — в Институте океанологии АН СССР и Зоологическом музее МГУ.

После приводимых ниже диагнозов родов и подродов дается описание их типовых видов, а также новых видов; более подробно разбирается род Ledella.

СЕМЕЙСТВО LEDELLIDAE ALLEN ET SANDERS, 1982

Allen, 1978: 392 (семейство Ledellidae nom. nudum); Allen, Sanders, 1982: 2 [семейство Nuculanidae, подсемейство Ledellinae].

Задний конец раковины оттянут в рострум, большей частью хорошо выраженный, с заостренным или в разной степени закругленным концом. Преимущественное развитие наружной или внутренней части лигамента, с переходами между обоими типами. Скульптура поверхности раковины концентрическая, в виде тонких или грубых ребрышек; изредка — радиальная струйчатость.

Сифон один, в виде трубки, выводной. Вводной ток поступает в мантийную полость через отверстие, ограниченное снизу задним сенсорным клапаном. От всех

Материал

Дата	N станции	Глубина, м	Координаты		Число экз.
			широта северная	долгота западная	
"Витязь"					
26. XI 1958 г.	4158	4665—4661	46°56'	143°59'	1
16. XII	4213	4230	34°54'	123°56'	1
21. I 1959 г.	4281	4370	20°03'	121°59'	
22. I	4285	4580	20°00'	126°03'	1
24. XI 1960 г.	4851	4160	12°51'	65°39'	3
12. IX 1962 г.	5226	4043	04°11'	91°33'	1
"Академик Курчатов"					
23. IX 1968 г.	240	4300	23°47' ю. ш.	71°03'	3
1—2. II 1973 г.	1181	5250	19°56'	68°16'	1
24. III	1266	6300—5900	19°18'	78°31'	1
22. III	1259	5800—6500	19°04'	80°30'	25
25. III	1269	5280—5250	19°23'	76°37'	12
"Академик Мстислав Келдыш", 1981 г.					
14. III	22	6120	21°20'	38°20'	Правая створка
29. V	123	4404	34°44'	12°38'	
"Пассат"					
25. IV	8	4520	45°57'	16°29'	1
30. IV	27	4750	47°32'	15°51'	1

других семейств подотряда Nuculina данное семейство отличается наличием единственного замкнутого сифона.

ПОДСЕМЕЙСТВО LEDELLINAE ALLEN ET SANDERS, 1982

Allen, Sanders, 1982: 2.

Рострум в разной степени заостренный, субростральная бухта выражена хорошо. Сифон толстостенный, стенки его насыщены лакунами.

Род Bathyspinula Filatova, 1958

Dall, 1908: 378 [Leda (Spinula, non Herrich-Schaeffer, 1856)]; Филатова, 1958: 212 [Spinula (Bathyspinula)]; 1976: 223 [Sp. (Bathyspinula)]; Allen, Sanders, 1982: 2 (Spinula).

Раковина овальная, тонкостенная, уплощенная, обычно средних размеров, реже маленькая, спинной край плавно и равномерно выгнут. Передний, заднебрюшной и заднеспинной края закругленно-угловатые. Субростральная бухта глубокая, задний край раковины под рострумом почти отвесный. Рострум обычно острый, ориентирован почти горизонтально, киль на его поверхности четкий. Замковая пластинка узкая, тонкая. Наружная часть лигамента амфидетная, развита значительно лучше внутренней. Резилифер отсутствует. Поверхность раковины блестящая, скульптура в виде слабых тонких редких нитевидных ребрышек или раковина почти гладкая.

Кишка располагается справа от желудка.

Типовой вид — Spinula (Bathyspinula) oceanica Filatova, 1958, обозначен Аллином и Сандерсом [Allen, Sanders, 1982].

Распространение рода панокеаническое, кроме Северного Ледовитого океана и Антарктики; 15 видов.

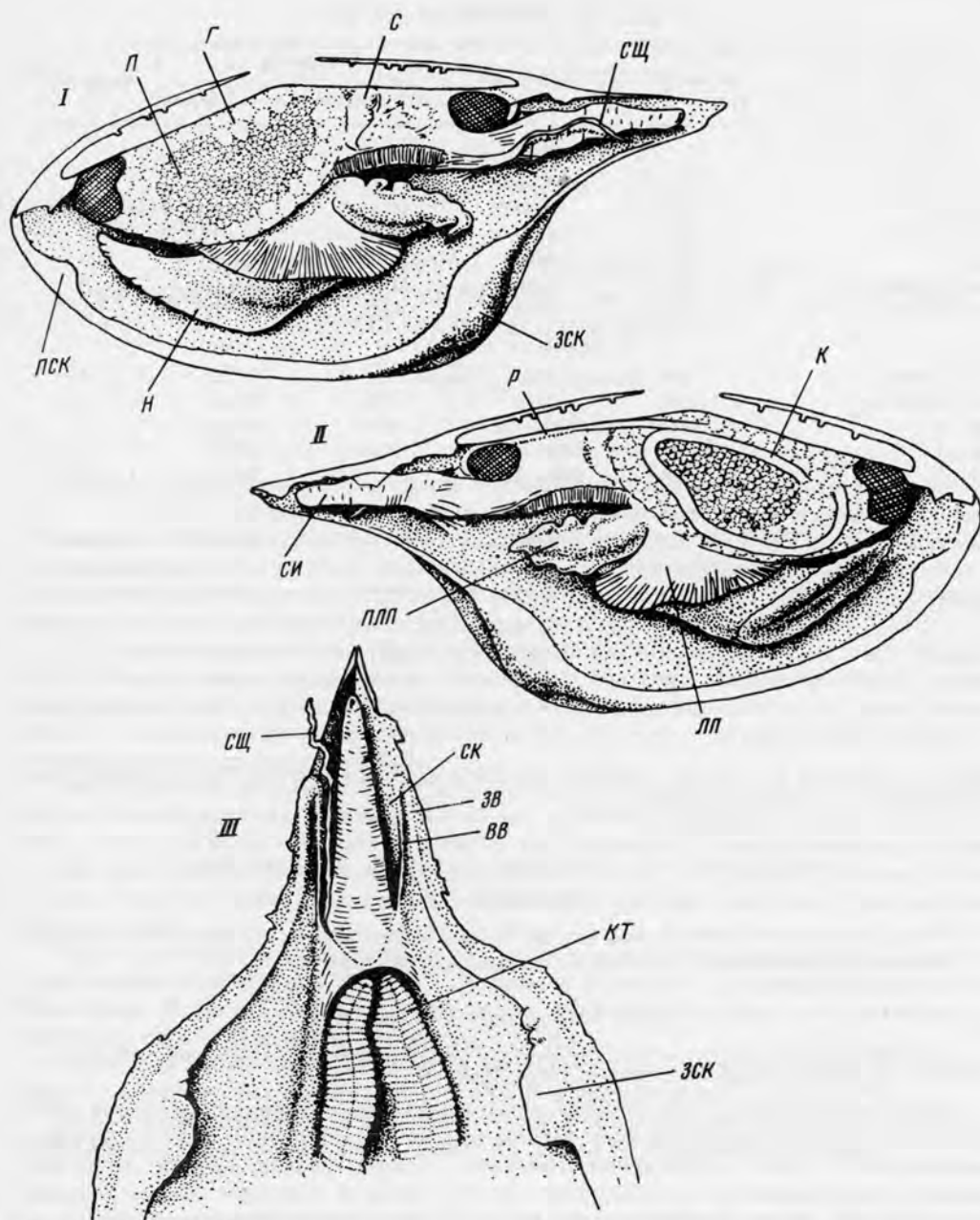


Рис. 1. *Bathyspinula calcar*

I — Вид слева; II — вид справа; III — вид заднего конца с брюшной стороны; ВВ — возвратная ветвь внутренней мантийной складки; Г — гонада; ЗВ — задняя ветвь внутренней мантийной складки; ЗСК — задний сенсорный клапан; К — кишка; КТ — ктенидий; ЛБ — лабиальная пальпа; Н — нога; П — печень; ПЛП — придаток лабиальной пальпы; ПСК — передний сенсорный клапан; Р — ректум; С — сердце; СИ — сифон; СК — сифональный карман; СЩ — сифональное щупальце

Подрод *Acutispinula* Filatova et Schileyko, nom. nov.

Dall, 1908: 378 [*Leda* (*Spinula*, non Herrich-Schaeffer, 1856)].

Рострум хорошо развит, на конце острый. Поверхность раковины почти гладкая, с тончайшей струйчатой концентрической исчерченностью. Кишечник образует 1 петлю.

Типовой вид — *Leda* (*Spinula*) *calcar* Dall, 1908; монотипический подрод.

Распространение — Тихий океан и восточная часть Индийского.

Bathyspinula (*Acutispinula*) *calcar* (Dall, 1908)

Рис. 1

Dall, 1908: 378, pl. 10, fig. 1.10 [*Leda* (*Spinula*)]; 378 [*L.* (*Spinula*) *calcarella*]; Hertlein, Strong, 1940: 401 [*Nuculana* (*Spinula*)]; Филатова, 1958: 211, рис. 1 [*Spinula* (*Spinula*)]; Knudsen, 1970: 37, text.-fig. 19, 20A, pl. 2, fig. 8—11 (*Spinula*); Филатова, 1976: 222, Табл. I, 1, а-б, рис. I, 1 (*Spinula*).

Характеристика раковины хорошо дана в первоописании и дополнена Филатовой [1958, с. 211—212] и Кнудсеном [ор. cit., р. 37—38]; что касается строения тела, то в литературе имеется лишь сообщение, что кишечник образует одну петлю [Филатова, 1958, с. 221; 1976, с. 222], и краткие замечания Кнудсена о строении сифона: "Задняя мантийная складка очень хорошо развита. Сифон относительно толстый и полностью замкнутый. Очень тонкий и длинный жгутик расположен на правой стороне основания сифона" [Knudsen, 1970, р. 37].

Внутреннее строение. Материал: "Витязь", рейс 29, ст. 4104, глубина 5430 м, 30.X 1958 г., 41°07,5' с.ш., 159°53,9' з.д. (северная часть Тихого океана), 3 экз.

Ктенидии небольшие, их ось почти параллельна продольной оси тела. Нога относительно невелика, края подошвы слабо зазубрены. Придатки лабиальных пальцев массивные, короткие, широкие, их края смяты в бугорки и складки; по внутренней поверхности придатков проходит широкий неглубокий желобок. Печень залегает в пределах кишечной петли, отличается от покрывающих ее тканей гонады более темной окраской. Передний сенсорный клапан небольшой, задний в 2—3 раза больше переднего. Сифон длинный, сифональное щупальце тонкое, длинное, расположено справа или слева от сифона.

Подрод *Bathyspinula* Filatova, 1958

Филатова, 1958: 212 [*Spinula* (*Bathyspinula*)].

Рострум развит в различной степени, но всегда ясно выражен, на конце приострен, реже округло притуплен. Поверхность раковины несет концентрическую скульптуру в виде тонких ребрышек, косо пересекающих следы нарастания. Кишечник образует 7—10 петель.

Распространение панокеаническое, кроме Арктики и Антарктики. 14 видов.

Bathyspinula (*Bathyspinula*) *oceanica* (Filatova, 1958)

Рис. 2; табл. I, 1

Филатова, 1958: 213, рис. 4.3 [*Spinula* (*Bathyspinula*)]; Knudsen, 1970: 39, fig. 21, 24 C.D, pl. 2, fig. 14 (*Spinula*); Филатова, 1976: 223, табл. I, 2 а, б, рис. 2, 1 [*Sp.* (*Bathyspinula*)].

Внутреннее строение. Материал: "Витязь", рейс 29, ст. 4074, глубина 6060 м, 20.X 1958 г., 40°19,7' с.ш., 175°45' з.д. (северная часть Тихого океана), 6 экз.

Ктенидии относительно очень маленькие, их ось параллельна продольной оси тела. Подошва ноги широкая, округлая, без ясно выраженных папилл. Лабиальные пальпы овальные, с массивными коническими придатками; желоб на внутренней поверхности придатков ясно выражен. Задняя кишка образует 9—10 петель, но на поверхности висцерального мешка видны не все петли, так как некоторые из

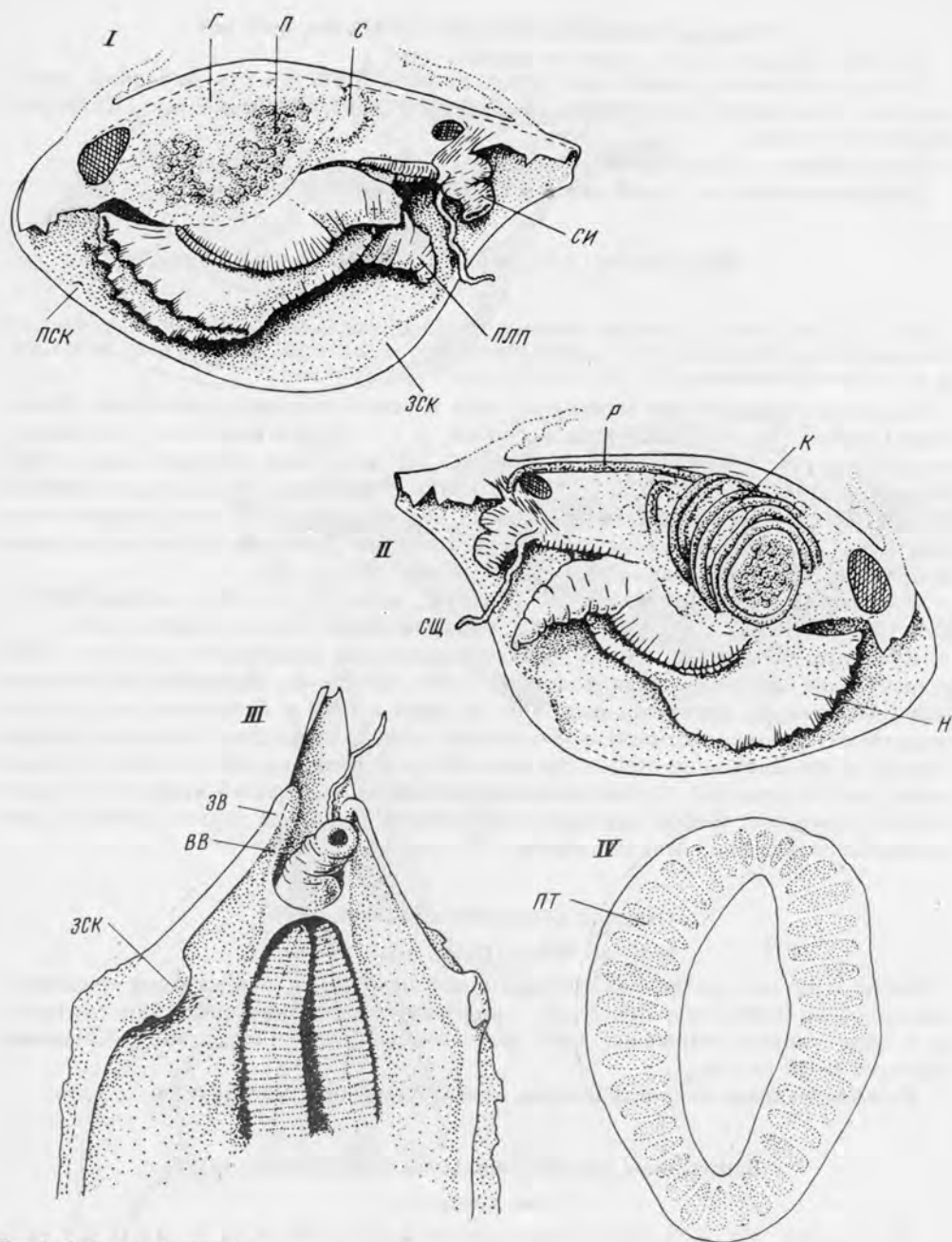


Рис. 2. *Bathyspinula oceanica*

I — вид слева; II — вид справа; III — вид заднего конца с брюшной стороны; IV — поперечный срез через сифон; ПТ — тяжи пористой ткани. Остальные обозначения, как на рис. 1.

них прикрыты тканями печени. Многооборотная спираль, образованная кишкой, располагается несколько кпереди от желудка. Передний сенсорный клапан меньше заднего. Сифон у исследованных особей был сильно сокращен. Щупальце справа от основания сифона.

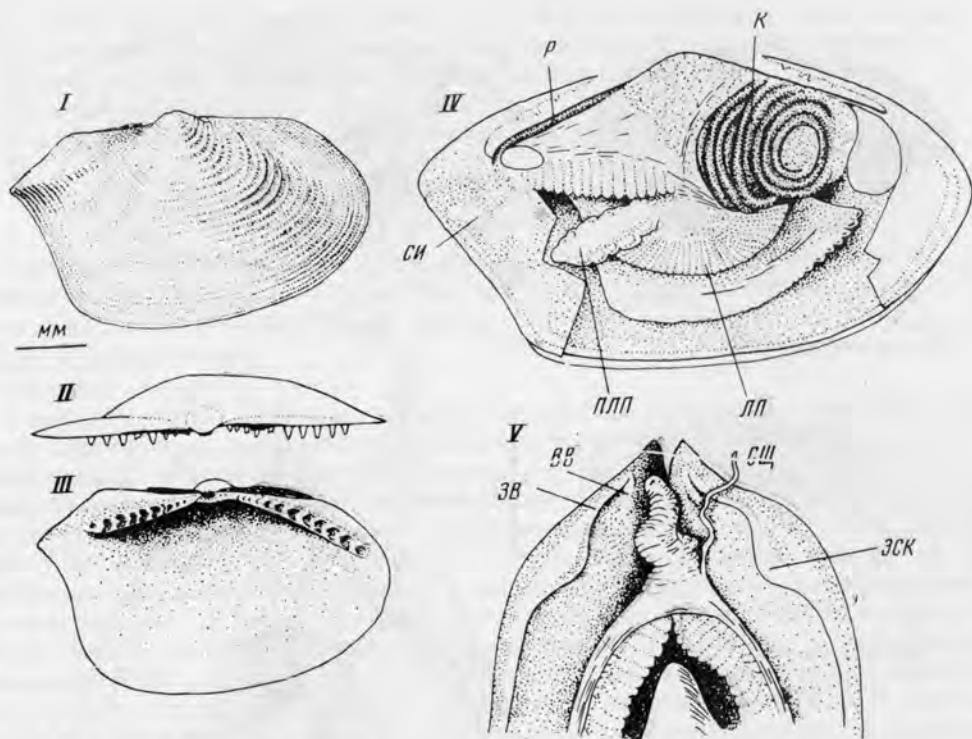


Рис. 3. *Bathyspinula latirostris*, голотип

I — правая створка; II—III — левая створка; IV — тело моллюска, вид сверху; V — вид заднего конца с брюшной стороны. Обозначения, как на рис. 1

Bathyspinula (Bathyspinula) latirostris
Filatova et Schileyko, sp. nov.

Рис. 3; табл. I, 2

Материал: "Академик Курчатов", ст. 240, глубина 4300 м, 23.IX 1968 г., 23°47,5' ю.ш., 71°03,5' з.д. (Перуано-Чилийский р-н), пара створок; ст. 239', глубина 3960 м, 23.IX 1968 г., 23°51' ю.ш., 71°00' з.д. (там же), 2 экз.; "Витязь", ст. 4281, глубина 4370 м, 21.I 1959 г., 20°03,3' с.ш., 121°59' з.д. (северо-западная часть Тихого океана), правая створка; ст. 7500, глубина 7370—7350 м, 21.VI 1976 г., 37°38,9' с.ш., 143°58' в.д. (Японский желоб), 2 экз.

Голотип: "Академик Курчатов", ст. 240.

Раковина маленькая, умеренно тонкостенная, хрупкая. Макушки почти центральные, заметно выдаются. Спинной край почти прямой от макушек переходит с округлым выступом в переднеспинной край; передний край широко закруглен, брюшной край плавно и несильно выгнут. На границе вентрального и заднего краев имеется заметный закругленный выступ; задний край под рострумом ровный, косо вертикальный. Рострум заметно расширен, короткотреугольный, на конце острый; заднеспинная часть рострума образует ясный тупой угол. Окраска белая или чуть желтоватая. Скульптура состоит из тонких четких концентрических ребрышек, расстояние между которыми заметно превышает ширину ребра. Лунка почти не выражена, щиток гладкий, ограничен линией, вдоль которой располагаются концы ребрышек. Наружная часть амфидетного лигамента хорошо развита. Резилифер маленький, очень слабо выступает за пределы брюшного края замковой площадки, слабо вдавлен в примакушечной части, где располагается резилиум. У голотипа в переднем ряду 11 зубов, включая 2 крошечных проксимальных, в

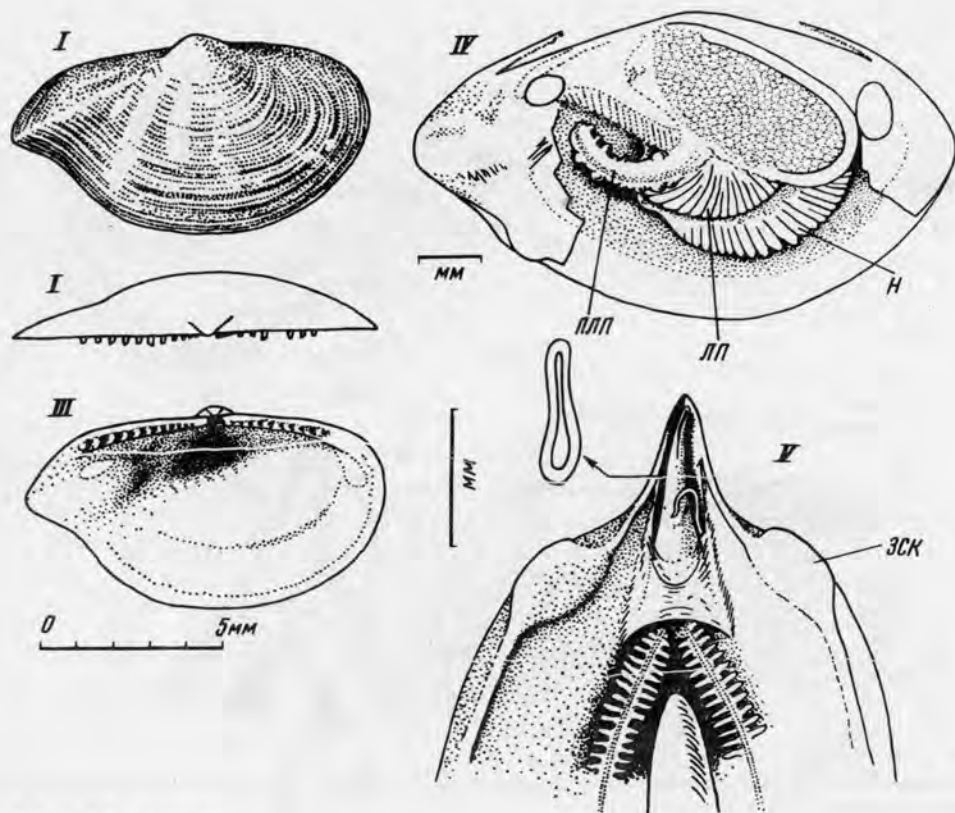


Рис. 4. *formabile*, голотип

I — правая створка; II и III — левая створка; IV — тело моллюска, вид справа; V — вид заднего конца с брюшной стороны. Обозначения, как на рис. 1

заднем ряду 9 зубов. Размеры голотипа: длина раковины — 5,0, высота — 3,0, толщина — 1,8 мм.

Более всего вид напоминает *Spinula scheltemai* Allen et Sanders, 1982, описанного из Западной и Юго-Западной Атлантики; отличается меньшими размерами и наличием угла на заднеспинной части раковины.

Внутреннее строение. Материал: "Витязь", ст. 7500, 2 экз.

Ктении относительно большие, с массивными лепестками, ось ктения параллельна оси тела. Нога короткая, края подошвы гладкие, за исключением передней части, где видны небольшие краевые папиллы. Лабальные пальпы удлинненно-овальные, их придатки хорошо развиты, коротковеретеновидные, с утолщениями по краям; продольная борозда мелкая и широкая. Кишечник образует 8—9 петель. Передний сенсорный клапан развит слабее заднего. Сифон имеет примерно то же строение, что и у предыдущего вида, сифональное щупальце расположено справа от основания сифона.

Род *Ledellina* Filatova et Schileyko, gen. nov.

Раковина довольно тонкостенная, спинной край ее почти прямой. Форма раковины удлинненно-овальная. Субростральная бухта мелкая, задний край под рострумом не отвесный, но плавно переходит в брюшной край. Рострум притуплен, направлен слегка вниз, ростральный киль неясный. Замковая пластинка тонкая, узкая. Внутренняя часть лигамента развита лучше амфидетной наружной. Поверх-

ность раковины умеренно блестящая, без шелковистого блеска, с тонкой неравномерной концентрической скульптурой в виде неясных ребрышек или морщинок.

Кишка образует по одной петле справа и слева от желудка.

Типовой вид — *Ledellina olivacea* sp. nov.

Распространение. Тихий океан и его краевые моря. 4 вида.

Ledellina formabile Filatova et Schileyko, sp. nov.

Рис. 4; табл. I, 3

Материал. "Витязь", ст. 618, глубина 3940 м, 25.IX 1950 г., 57°03' с.ш., 168°30' в.д. (Берингово море), 1 экз.; ст. 1604, глубина 3680 м, 28.VI 1952 г., 57°48' с.ш., 167°26' в.д. (там же), 1 экз.; ст. 6107, глубина 3800 м, 13.V 1969 г., 57°35,5' с.ш., 143°02' з.д., (залив Аляска), 1 экз.

Голотип: ст. 618.

Раковина средней величины, тонкостенная, хрупкая, умеренно вздутая. Макушки почти центральные, умеренно выдаются. Передняя часть спинного края вначале почти прямая, но вскоре начинает плавно выгибаться, переходя в правильно закругленный передний край; далее, от самой передней точки раковины до субростральной бухты контур раковины образует широкую правильную дугу. Рострум слегка приострен, клювовидный. От конца рострума край раковины, значительно выгибаясь, направлен вперед и вверх и, образовав закругленный угол, переходит в почти прямой заднеспинной участок. Окраска светло-соломенная, периостракум очень тонкий, не шелушащийся, слегка ирризирует. Скульптура — сглаженные концентрические морщинки, причем правильность их расположения многократно нарушается; степень развития морщинок также неодинакова. Лунка и щиток выражены чрезвычайно слабо. Наружные участки амфидетного лигамента развиты слабо; резилиум небольшой, округло-четыреугольный, вытянут вдоль спинного края. Резилифер углублен под макушки и заметно вдавлен в замковую площадку, но за вентральный край не выступает. Отпечатки аддукторов и мантийный синус слабо заметны.

	Длина	Высота	Толщина раковины, мм
Голотип	8,5	5,1	2,8
Паратип 1	8,6	5,3	2,8
Паратип 2	6,4	4,0	2,4

Внутреннее строение. Материал: 1 экз. (голотип).

Ктенидии развиты довольно хорошо, их продольная ось образует некоторый угол с осью тела. Нога короткая, края подошвы густо усажены папиллами, кроме задней части, где папиллы отсутствуют. Лабиальные пальпы относительно невелики, сортирующие складки на их поверхности крупные, в сравнительно небольшом числе. Придатки пальп почти цилиндрической формы, их края несут ясно выраженные вздутия. Задний сенсорный клапан развит хорошо, передний — заметно слабее. Сифон у изученного экземпляра сжат в латеральном направлении, со щелевидной полостью. Сифональное щупальце тонкое, расположено справа от основания сифона.

По форме раковины вид более всего напоминает *Leda prolata* Smith, 1885, отличаясь главным образом более вытянутой раковинкой; однако надо иметь в виду, что описание "*L.*" *prolata* сделано по одному экземпляру, причем описание замка отсутствует.

Ledellina olivacea Filatova et Schileyko, sp. nov.

Рис. 5, табл. I, 4

Материал. "Дмитрий Менделеев", ст. 1636, глубина 5800—5770 м, 7.III 1978 г., 07°56' ю.ш., 81°10,3' з.д. (Атакамский желоб), более 100 экз.; "Академик Курчатов",

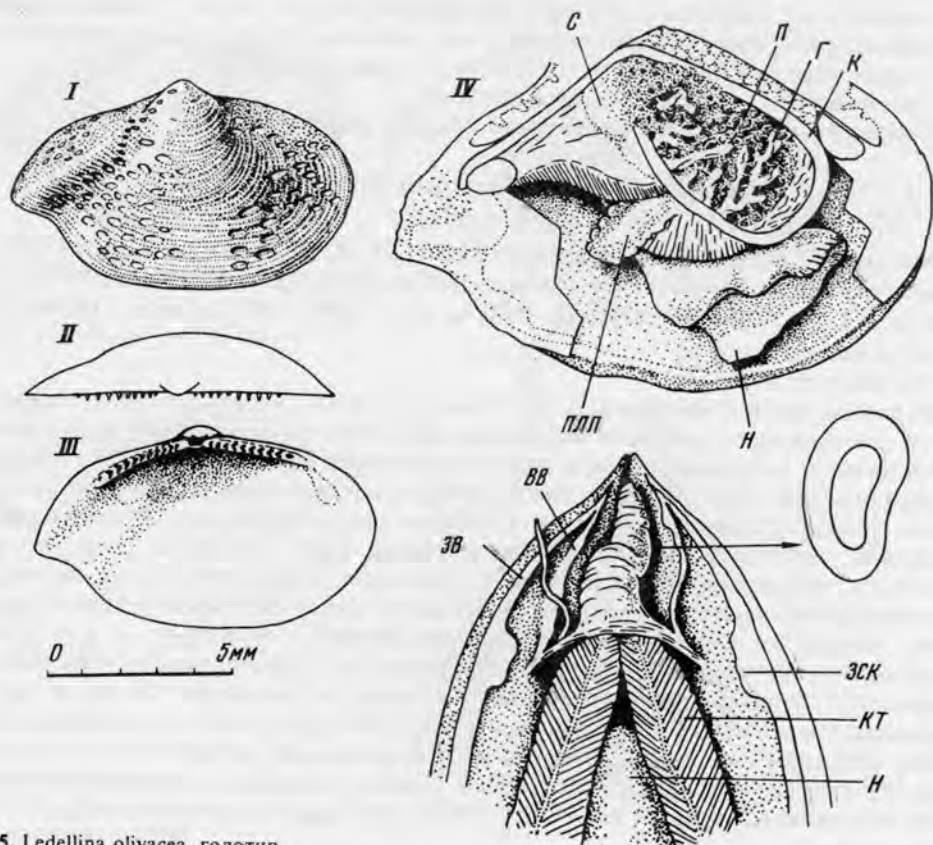


Рис. 5. *Ledellina olivacea*, голотип

I — правая створка; II и III — левая створка; IV — тело моллюска, вид справа; V — вид заднего конца с брюшной стороны. Обозначения, как на рис. 1

ст. 244, глубина 7400 м, 27.IX 1968 г., 23°24,5' ю.ш., 71°22,3' з.д. (Перуано-Чилийский желоб), 3 экз.; ст. 301, глубина 5300 м, 4.XI 1968 г., 05°52,8' ю.ш., 81°27' з.д. (там же), 18 экз.

Голотип: "Дмитрий Менделеев", ст. 1636.

Раковина удлинненно-овальная, умеренно тонкостенная, слабо вздутая. Макушки субцентральные, заметно выдаются. Передняя часть спинного края полого спускается, плавно выгибаясь, к переднему краю раковины и образует вместе с ним почти правильную дугу. Брюшной край слабо выгнут, субростральная бухта ясно выражена, рострум слегка приострен. Окраска желтоватая или оливковая, периостракум у сухих раковин легко отстает и шелушится. Скульптура в виде концентрических сильно сглаженных ребрышек, довольно правильно расположенных. Резилифер сильно заглублен под макушки, плоскость его почти перпендикулярна плоскости смыкания створок. У голотипа в переднем и заднем ряду по 10 зубов. Размеры голотипа: длина раковины — 9,4, высота — 5,6, толщина — 1,9 мм.

Внутреннее строение. Материал: 12 экз. из типового местонахождения.

Ктении хорошо развиты, их продольная ось параллельна оси тела или составляет с нею небольшой угол. Нога короткая, края ее подошвы не так сильно изрезаны, как у предыдущего вида, и папиллы выражены в основном на переднем крае. Лабиальные пальпы небольшие, придатки короткие, с ясными вздутиями на брюшной и спинной кромке. Гонада сложнорассеченная, светлая, хорошо

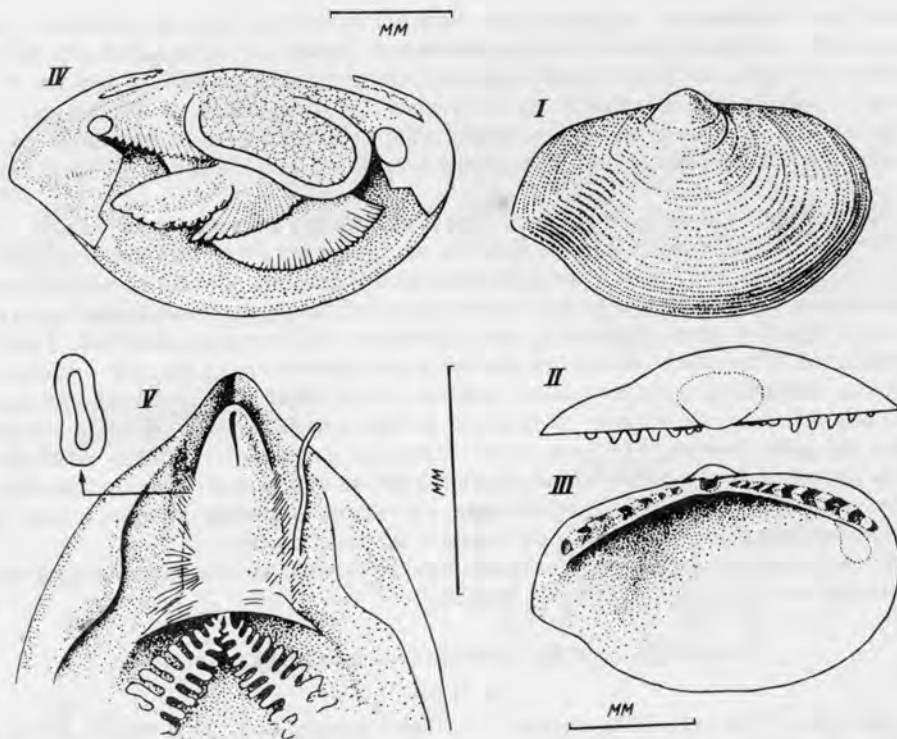


Рис. 6. *Ledellina convexirostra*, голотип

I — правая створка; II и III — левая створка; IV — тело моллюска, вид сверху; V — вид заднего конца тела с брюшной стороны

выделяется среди темных тканей печени. Задняя кишка хорошо прослеживается на обеих сторонах висцерального мешка. Задний сенсорный орган развит хорошо, передний — очень слабо. Возвратная ветвь внутренней мантийной складки четкая, но сифональные карманы почти не выражены. Щупальце тонкое, справа или слева от сифона. У всех изученных особей сифон в той или иной мере изогнут, т.е. простого его сокращения недостаточно для того, чтобы он мог целиком уместиться в раковине.

От предыдущего вида отличается хорошо развитым периостракумом и заглубленным под макушки резилифером, а также менее вытянутой формой раковины.

Ledellina convexirostra Filatova et Schileyko, sp. nov.

Рис. 6: табл. I, 5

Материал. "Витязь", ст. 5620, 15.VIII 1966 г., глубина 5030—5070 м, 44°48' с.ш., 156°33' в.д. (Курило-Камчатский желоб), 4 экз. и 7 створок; ст. 5624, глубина 5240 м, 17.VIII 1966 г., 45°26' с.ш., 154°12' в.д. (там же), 1 экз.; ст. 6143, глубина 4820 м, 15.VI 1969 г., 51°40' с.ш., 163°00' з.д. (залив Аляска), 2 экз.; ст. 6152, глубина 6608 м, 28.VI 1969 г., 37°00' с.ш., 143°23' в.д. (Японский желоб), 1 экз.

Голотип: "Витязь", ст. 5620.

Раковина маленькая, тонкостенная, хрупкая. Макушки почти центральные, умеренно выдаются. Примакушечная часть спинного края прямая, затем следует плавное широкое закругление вплоть до субростральной бухты. Рострум слегка приострен, на стыке его верхнего края с заднеспинным участком имеется закругленный угол. Периостракум тонкий, чуть желтоватый. Скульптура — тонкие

размытые морщинки, промежутки между которыми не превышают ширину морщинки; местами имеются еле различимые элементы радиальной струйчатости. Наружная часть лигамента амфидетная, представлена парой коротких и очень тонких "крыльев". Резилиум прямоугольный. Резилифер в виде ямки, слегка погруженной под макушки. Замковые зубы тупоконечные, в переднем ряду 8, в заднем 7 зубов. Размеры голотипа: длина раковины — 3,0, высота — 1,8, толщина — 1,4 мм.

Внутреннее строение. Материал: 2 экз. из типового местонахождения.

Ктенидии небольшие, ктенидиальная ось располагается под небольшим углом к оси тела. Нога короткая, края подошвы несут папиллы почти по всему периметру. Лабиальные пальпы небольшие, с сильно развитыми веретеновидными придатками; спинная кромка придатков гладкая, брюшная несет серию вздутий. Гонада не обнаружена. Передний сенсорный клапан развит очень слабо, задний — значительно больше. Элементы заднего клапана нерезко отчленены от внутренней паллиальной складки, которая, не доходя до заднего конца мантии, сходит на нет и возвратной ветви не дает, поэтому сифональные карманы не развиты. Сифон относительно очень массивный, веретеновидный, без складок на поверхности; выходное отверстие щелевидное. Щупальце тонкое, справа от сифона, причем крепится оно не при основании сифона, а несколько отступая к заднему концу.

От всех других видов рода данный вид четко отличается малыми размерами и относительно более короткой раковиной.

Ledellina anteroplana Filatova et Schileyko, sp. nov.

Рис. 7; табл. I, 6

Материал. "Дмитрий Менделеев", ст. 1349, глубина 4464, 22.II 1976 г., 43° 36' ю.ш., 135° 53' в.д. (Тасманово море), 3 экз.

Раковина умеренно тонкостенная, почти равносторонняя, слабо блестящая, макушки небольшие, несильно выступающие. Переднеспинной край прямой, с четким закругленным углом, переходит в прямой, даже чуть вогнутый передний край, направленный под тупым углом к спинному. На стыке переднего и брюшного краев расположен второй сглаженный угол, брюшной край образует плавную дугу до мелкой широкой субростральной бухты. Рострум короткий, притупленный, край раковины от конца рострума переходит в заднеспинной участок с плавно закругленным углом. Таким образом, имеется 4 сглаженных угла: переднеспинной, переднебрюшной, ростральный и заднеспинной. Окраска белая, с желтовато-серым оттенком. Скульптура в виде нерегулярных, вялых, сглаженных концентрических морщинок, несколько лучше выраженных у периферии раковины. Наружная часть лигамента выражена чрезвычайно слабо; резилиум небольшой, прямоугольный, резилифер не выдается за пределы замковой площадки. В передней ветви у голотипа 8 зубов, в задней — 10; концы самых крупных зубов расщеплены.

	Длина	Высота	Толщина раковины, мм
Голотип	5,6	3,8	2,7
Паратип 1	5,8	4,0	2,7
Паратип 2	5,8	3,9	2,8

Внутреннее строение. Материал: Голотип и паратип.

Ктенидии небольшие, относительно очень короткие, с немногочисленными филаментами, ориентированы почти продольно. Нога короткая, папиллы на крае подошвы лучше всего развиты на переднем конце и постепенно ослабевают по мере приближения к заднему концу. Лабиальные пальпы небольшие, заметно сдвинуты в заднем направлении; придатки пальп маленькие, располагаются примерно под серединой ктенидиев, кромки пальп с утолщениями, по внутренней поверхности придатков проходит широкий мелкий желобок. Задний сенсорный клапан в виде пары коротких гребневидных выростов; передний клапан практически

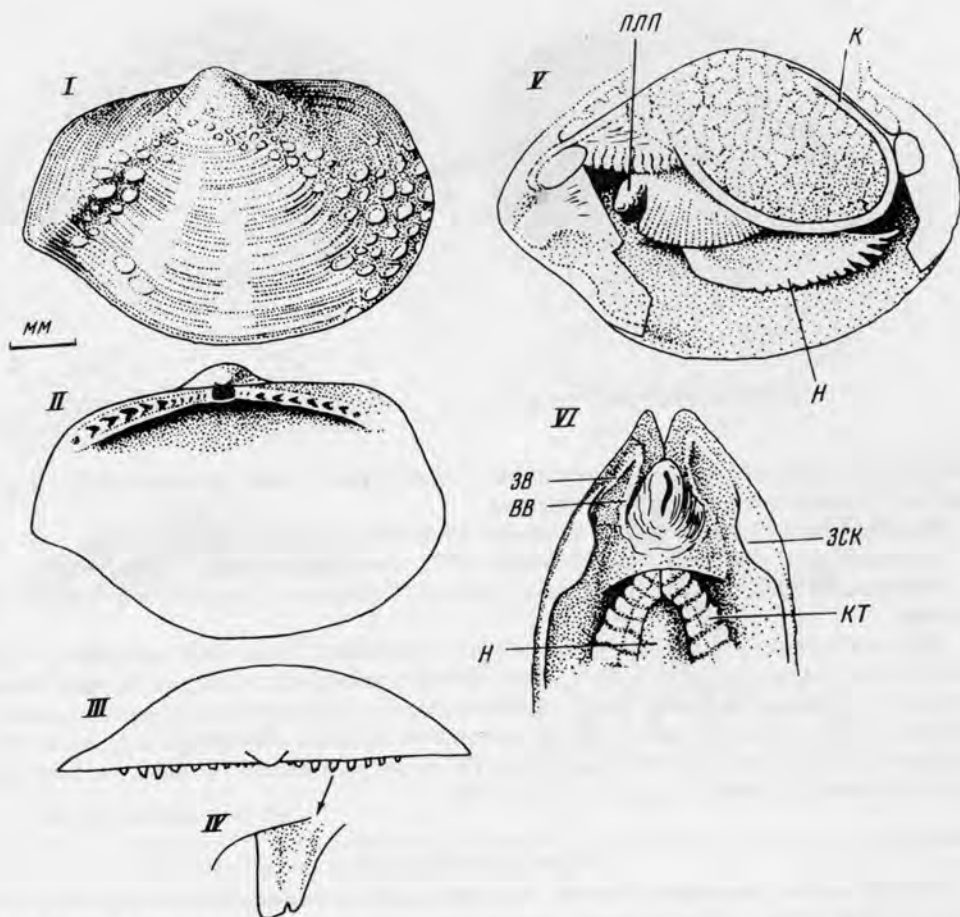


Рис. 7. *Ledellina anteroplana*, голотип

I — правая створка; II и III — левая створка; IV — четвертый зуб из переднего ряда, сильно увеличен; V — тело моллюска, вид справа; VI — вид заднего конца с брюшной стороны. Обозначения, как на рис. I

не выражен и вообще внутренняя мантийная складка почти не заметна, за исключением заднего конца тела, где она позади сенсорного клапана дает заднюю и возвратную ветви, но сифональных карманов не образует. Сифон короткий, но с многочисленными кольцевыми перетяжками. Сифональное щупальце отсутствует.

Наиболее яркий признак вида — прямой передний край раковины; по этому признаку данный вид сразу отличается от любого другого представителя рода.

Род *Ledella* Verrill et Bush, 1897

Seguenza, 1877: 1175 (*Junonia*, non Hübner, 1816); Verrill, Bush, 1897: 54, 62; 1898: 855; Iredale, 1924: 181, 185 (*Comitileda*, типовый вид *Leda miliacea* Hedley, 1902); Thiele, 1935: 789; Warén, 1978: 213; 1981: 134.

Раковина от овальной до грушевидной, очень толстостенная, маленькая, вздутая; спинной край слабо и равномерно выгнут. Очертания раковины плавные, без углов и выступов; рострум направлен назад и вниз. Конец рострума притупленный, киль на его поверхности сглажен. Субростральная бухта неглубокая, задний край раковины под рострумом не отвесный, плавно переходит в брюшной. Замковая пластинка широкая, мощная. Внутренняя часть лигамента (резилиум) развита зна-

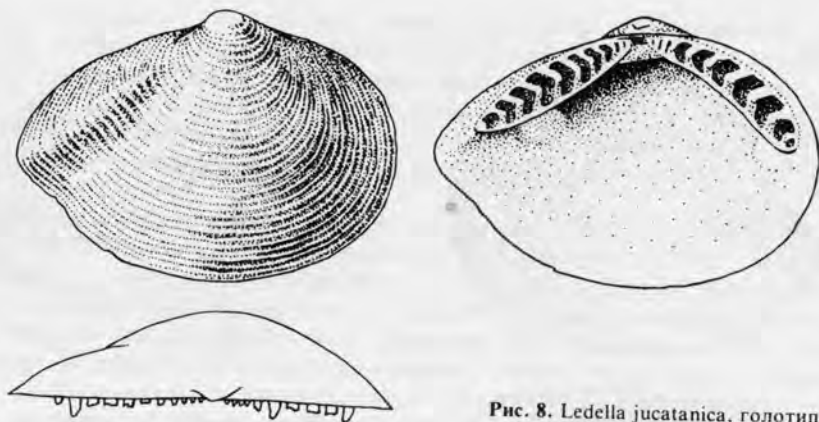


Рис. 8. *Ledella jucatanica*, голотип

чительно лучше амфидетной наружной. Скульптура в виде concentрической ребристости, развитой в различной степени.

Кишка располагается по обе стороны от желудка или справа от него.

Типовой вид — *Ledella bushae* Waren, 1978, по обозначению Warén [1981].

Распространение панокеаническое, кроме Северного Ледовитого океана. 20 видов.

При описании рода *Ledella* в качестве типового вида был обозначен *Leda messanensis* Seguenza, 1877 (Verrill, Bush, 1897); однако, как показал Варен [Warén, 1981], это название впервые было опубликовано в качестве синонима (Seguenza in Jeffreys, 1870) *Leda acuminata* Jeffreys, не сопровождается описанием и принадлежит, следовательно, категории *nomina nuda*. На этом основании типовым видом рода Варен обозначил *Ledella bushae* Warén, 1981.

Подрод *Ledelia* s. str.

Поверхность раковины почти гладкая или с невысокими закругленными concentрическими ребрышками; радиальная волнистая скульптура отсутствует. Спинная поверхность раковины не расширена, лунка и щиток выражены слабо.

Задняя кишка располагается справа от желудка, образует 1 или 5—7 петель.

Распространение. Атлантический, Тихий, Индийский океаны. 14 видов.

Ledella (Ledella) jucatanica Filatova et Schileyko, sp. nov.

Рис. 8; табл. 1, 7

Материал. "Академик Мстислав Келдыш", ст. 30, глубина 1980 м, 5.IV 1981 г., 21°34,2' с.ш., 85°50' з.д. (Юкатанский пролив), 1 экз. (парные створки прекрасной сохранности).

Раковина овальная, толстостенная, слегка просвечивающая, умеренно вздутая, слегка блестящая. Макушки несильно выступающие, почти ортогирные, незначительно сдвинуты к переднему концу. От макушек до субростральной бухты раковина имеет плавные обводы, нигде не образующие ни прямых отрезков, ни углов; передняя дуга имеет меньший радиус, чем брюшная. Точка на брюшном крае, максимально отстоящая от макушки, приходится на вертикаль, опущенную с макушки. Субростральная бухта очень мелкая, но желобок на поверхности раковины, ограничивающий рострум с брюшной стороны, выражен хорошо. Ростральный киль сглаженный, конец рострума незначительно приострен; заднеспинной участок раковины дугообразный. Окраска белая. Скульптура в виде тонких частых concentрических ребрышек, расстояние между которыми приблизительно равно ширине ребра. Лунка и щиток очень тонкие, слабо выражены. Лигамент не

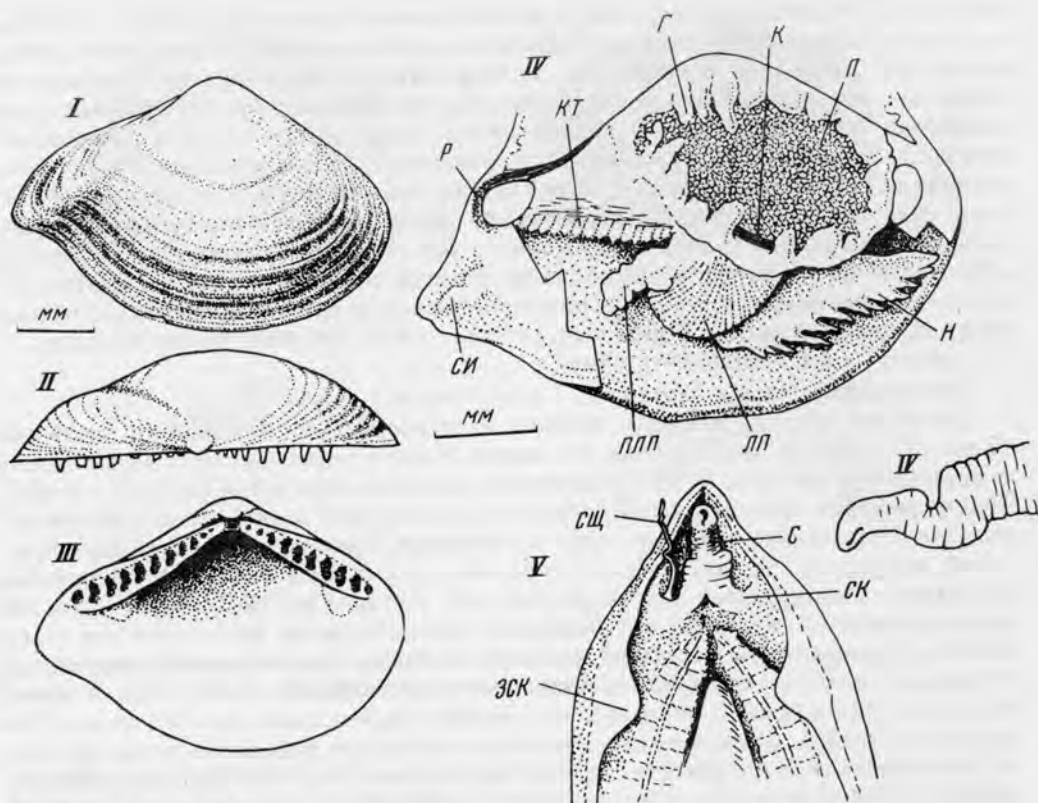


Рис. 9. *Ledella sandersi*, голотип

I, II, III — раковина; IV — тело моллюска, вид справа; V — вид заднего конца с брюшной стороны; VI — сифон, вид справа. Обозначения, как на рис. I

сохранился, но, судя по наличию резилифера и тонких бороздок, выходящих из-под макушек, имеется маленький резилиум и слабо развитая наружная часть лигамента. Замковый край очень массивный, в переднем ряду 9, в заднем 11 зубов. Размеры: длина раковины — 3,9, высота — 2,8, толщина — 2,0 мм.

Внутреннее строение неизвестно.

Вид более всего похож на *L. ultima* (Smith), отличается менее акцентированными макушками, лучше развитым резилифером, менее вытянутой раковиной и более мощным замком.

Ledella (Ledella) sandersi Filatova et Schileyko, sp. nov.

Рис. 9; табл. I, 8

Материал. "Витязь", ст. 6095, глубина 3240—3300 м, 8.V 1969 г., 57°36' с.ш., 148°36' з.д. (залив Аляска), 1 экз.

Вид назван именем доктора Г. Сандерса, много сделавшего в изучении глубоководных двустворчатых моллюсков.

Раковина овальная, умеренно толстостенная, почти не просвечивающая, умеренно вздутая, матовая. Макушки выдаются, массивные, ортогирные. Переднеспинной край раковины почти прямой, опускается к самой передней точке раковины, после чего следует плавно и широко закругленный брюшной край. Точка на брюшном крае, максимально отстоящая от макушек, приходится на вертикаль, опущенную с макушки. Субростральная бухта мелкая, но хорошо выраженная. Рострум

короткий, притупленный; заднеспинной край плавно и равномерно выгнут. Окраска желтовато-серая, с более темными концентрическими линиями, лучше заметными на периферии раковины. Скульптура в виде нерегулярных низких сглаженных ребрышек, промежутки между которыми уже, чем ширина ребра. Эти ребрышки на периферии раковины заметно грубее, затем ослабевают и почти совершенно исчезают на некотором расстоянии от макушек, так что примакушечная часть створок почти гладкая. Лунка и щиток слегка заметны лишь близ макушек. Резилиум маленький, красновато-коричневый, почти квадратный, наружная часть лигамента выражена слабо, но имеется по обе стороны от макушек. Резилифер небольшой, но глубокий, не выходит за пределы замкового края. Отпечатки аддукторов малозаметны, округлые, примерно равной величины. В переднем и заднем рядах замкового края по 10 довольно крупных зубов. Размеры: длина раковины — 4,7, высота — 3,4, толщина — 2,8 мм.

Внутреннее строение. Материал: 1 экз. (голотип).

Ктении хорошо развиты, состоят из относительно небольшого числа (не более 17) крупных листков, ось ктенидиев располагается под небольшим углом к продольной оси тела. Нога укороченная, края подошвы очень глубоко и многократно рассечены почти по всему периметру, кроме самой задней части. Лабиальные пальпы относительно короткие, широко овальные, с многочисленными сортирующими складками. Придатки пальп короткие, со смятыми в складки брюшными кромками. Висцеральный мешок объемистый, середина его занята мелкоячеистой пищеварительной железой, по периферии располагаются более светлые ткани гонады, проникающие в печень многочисленными языковидными выростами. В нижней части висцерального мешка заметен небольшой участок кишки, отличающийся почти черной окраской; на правой стороне кишка не обнаружена. Сифональная трубка длинная, со складчатой поверхностью. Возвратная ветвь внутренней мантийной складки развита слабо, но сифональные карманы хорошо выражены. Сифональные щупальце длинное и тонкое, располагается справа от основания сифона и отходит от "дна" сифонального кармана.

Форма раковины сближает этот вид с *L. ultima*, отличается слабым развитием скульптуры; более резкое различие заключается в строении кишки: у *L. andersi* она образует один оборот, а у *L. ultima* — 5—6 оборотов.

Ledella (Ledella) ecaudata (Pelseneer, 1903)

Рис. 10, I и 11, I, II; табл. 1, 9

Pelseneer, 1903: 22, pl. VI, fig. 77, 78 (*Leda*).

В первоописании типовое местонахождение точно не указано; сообщается, что вид найден судном "Belgica" на четырех станциях в пределах координат $70^{\circ}—71^{\circ}09'$ ю.ш. и $80^{\circ}48'—92^{\circ}16'$ з.д. на глубинах 400—500 м.

Материал. "Академик Курчатов", ст. 880, глубина 757 м, 2. XII 1971 г., $57^{\circ}07,4'$ ю.ш., $26^{\circ}40'$ з.д. (море Скотия), 14 неполовозрелых экземпляра.

Наш материал отвечает краткому первоописанию и рисунку, несколько отличаются размеры: максимальная длина раковины—2,6, высота — 1,6 мм; в первоописании: длина раковины — 3, высота — 2 мм.

Внутреннее строение. Материал: "Академик Курчатов" ст. 880, 3 экз.

Ктении составлены небольшим числом (7—8) относительно крупных листков; ось ктенидия примерно параллельна продольной оси тела. Нога массивная, задний конец ее слегка приострен, передний оттянут и уплощен. Папиллы по краям подошвы выражены слабо. Лабиальные пальпы большие, прикрывают большую часть ноги; сортирующие складки сравнительно редкие и в небольшом числе, края пальп широко гофрированные. Придатки лабиальных пальп очень короткие, массивные, с почти гладкими кромками: желобки на внутренней поверхности придатков очень широкие и мелкие, плохо заметны. Задняя кишка, заметная только на

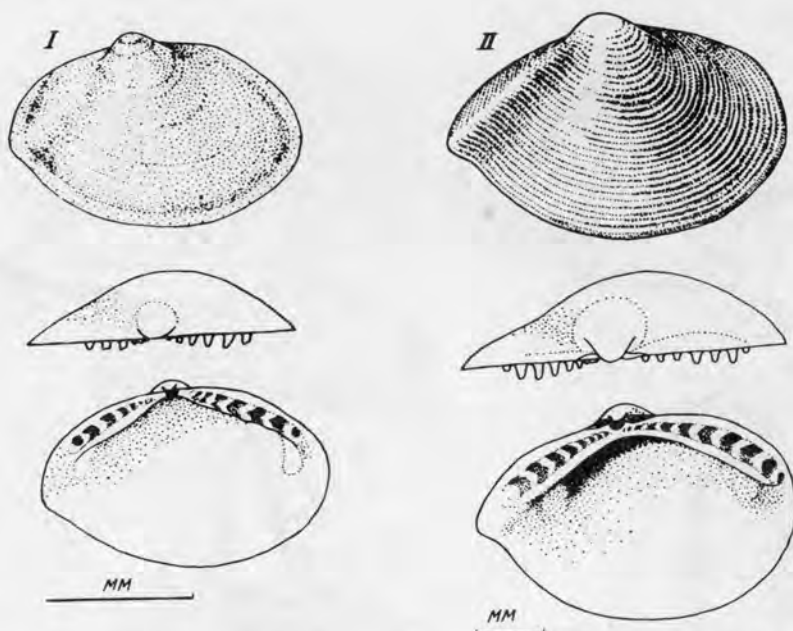


Рис. 10. *Ledella escaudata* (I) из моря Скотия ("Академик Курчатов", ст. 880) и *L. ultima* (II) из Карибского моря, котловина Гренада ("Академик Курчатов", ст. 1202)

правой стороне висцерального мешка, местами слегка погружена в ткани пищеварительной железы и образует одну петлю, слегка напоминающую формой песочные часы. Ректум охватывает задний аддуктор сверху и сзади, не заходя на его вентральную поверхность. Гонада не развита. Внутренняя складка мантийного края высокая, с хорошо выраженным задним сенсорным клапаном; передний клапан не выражен. Сифональная трубка с сильно складчатой поверхностью, т.е. способна к сильному растяжению. Сифональное щупальце не обнаружено. Заметны тонкие соединительнотканые тяжи, соединяющие поверхность сифона с внутренней поверхностью сифонального кармана.

Ledella (Ledella) ultima (Smith, 1885)

Рис. 10, II и 11, III, IV; табл. II, 1

Smith, 1885: 324, fig. (Leda); Verrill, Bush, 1898: 856; Thiele, in Thiele u. Jaekel, 1931: 202, pl. 2, fig. 50 [Leda (*Ledella*) modesta], 203, pl. 2, fig. 32 [L. (*Ledella*) sprete]; Clarke, 1961: 375 (*Nuculana*); Knudsen, 1970: 34, text-fig. 17, 18 A, pl. 2, fig. 15, pl. 3, fig. 4.

Типовое местонахождение. "Челленджер", ст. 5, глубина 5011 м, 24°20' с.ш., 24°28' з.д. (Восточная Атлантика).

Материал. "Академик Курчатов", ст. 1202, глубина 2990—2970 м, 17—18.II 1973 г., 12°47', 6 с.ш., 62°10' з.д. (котловина Гренада), 2 экз.

Подробное хорошо иллюстрированное описание раковины и анализ изменчивости этого довольно широко распространенного вида приведены в работе Кнудсена (см. синонимику); изменчивость вида также подчеркивает Кларк.

Раковины, имеющиеся в нашем распоряжении, укладываются в пределы изменчивости, соответствуя максимальным размерам, приводимым Кнудсеном: длина раковины — 4,5, высота — 3, толщина — 2 мм; размеры в первоописании соответственно 2, 2 и 1,5 мм.

Внутреннее строение. Материал: "Академик Курчатов", ст. 1202, 2 экз.

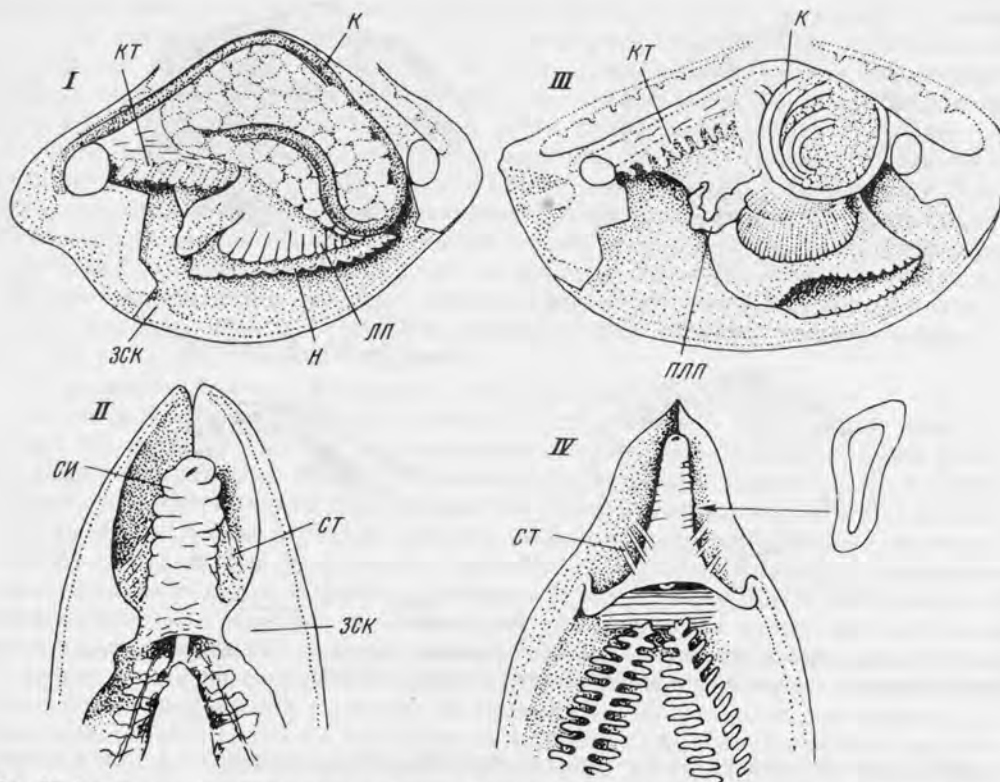


Рис. 11. *Ledella ecaudata* (I, II) из моря Скотия ("Академик Курчатов", ст. 880) и *L. ultima* (III, IV) из Карибского моря, котловины Гренада ("Академик Курчатов", ст. 1202)
I и III — тело моллюска, вид справа; II и IV — вид заднего конца с брюшной стороны. СТ — соединительнотканые тяжи, соединяющие сифон с внутренней поверхностью мантии. Остальные обозначения, как на рис. I

Листки ктений немногочисленные, сидят на оси не густо; ось ктения составляет с продольной осью тела острый угол и направлена от заднего аддуктора вверх, в направлении макушек. Задняя кромка ноги уплощена и оттянута немного назад, затем резко изгибается и переходит в подошву, края которой почти по всему периметру рассечены многочисленными неглубокими бороздками. Лабиальные пальпы довольно широкие, полукруглые, придатки пальп удлиненные, смяты в складки. Задняя кишка образует 5 или 6 петель на правой стороне висцерального мешка. Ректум не заходит на вентральную сторону заднего аддуктора. Пищеварительная железа мелкоячеистая, на левой стороне заметны более светлые ткани (гонады). Задний сенсорный клапан умеренно развит, передний практически не выражен. Сифон удлиненный, с кольцевыми бороздками на поверхности. Возвратная ветвь внутренней паллиальной складки короткая, основание сифона связано с внутренней поверхностью мантии тонкими соединительноткаными лентами. Сифональный карман очень мелкий; щупальце отсутствует.

Ledella (Ledella) crassa Knudsen, 1970

Рис. 12 и 13; табл. II, 2

Knudsen, 1970: 30, text-fig. 12, 13, pl. 3, fig. 1.

Типовое местонахождение. "Галатея", ст. 30, глубина 5160 м, 0°42' с.ш., 5°59' з.д. (Гвинейский залив).

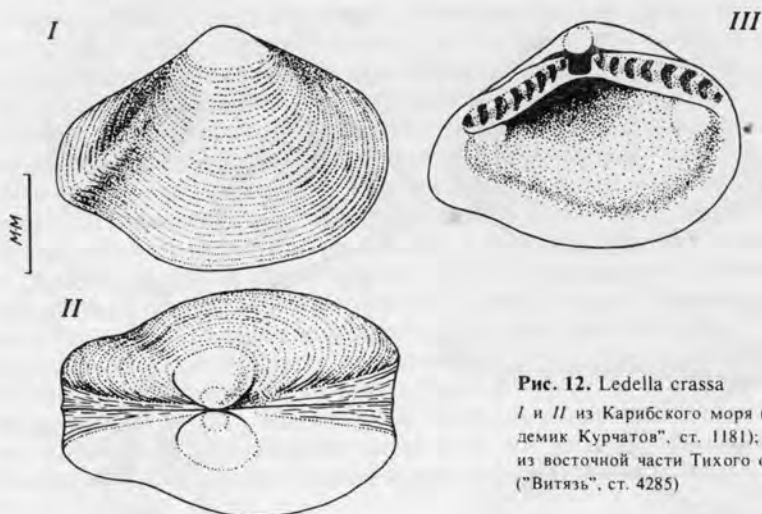


Рис. 12. *Ledella crassa*

I и II из Карибского моря ("Академик Курчатов", ст. 1181); III — из восточной части Тихого океана ("Витязь", ст. 4285)

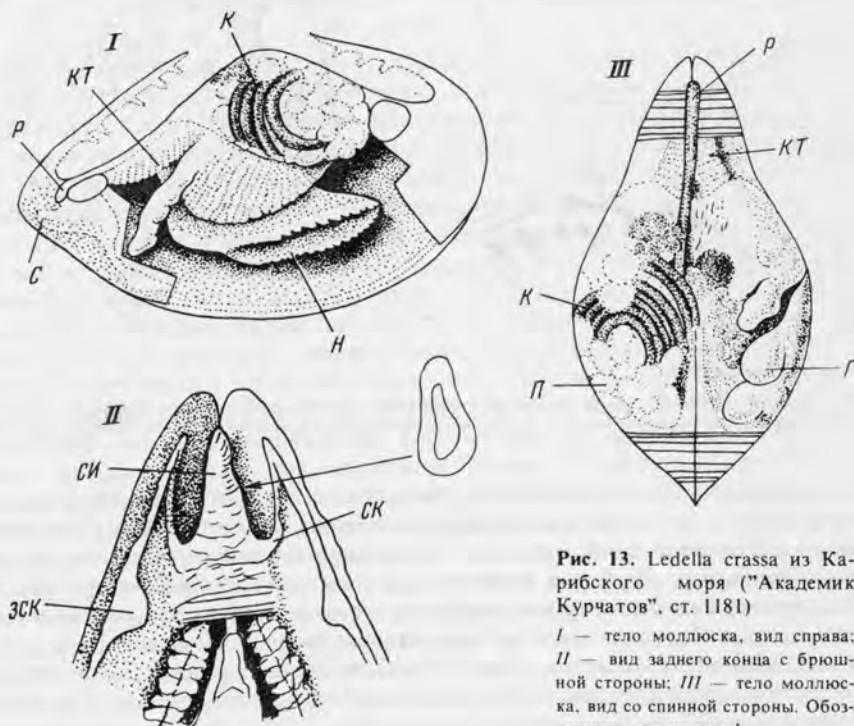


Рис. 13. *Ledella crassa* из Карибского моря ("Академик Курчатов", ст. 1181)

I — тело моллюска, вид справа; II — вид заднего конца с брюшной стороны; III — тело моллюска, вид со спинной стороны. Обозначения, как на рис. 1

Раковина очень толстостенная, сильно вздутая, короткоовальная, почти равносторонняя, с выступающими притупленными макушками. Спинной край у макушек слегка перегнут, передняя и задняя его части почти прямые. Передний край очень слабо выгнут, широко и плавно переходит в слабо выпуклый брюшной край. Субростральная бухта выражена в разной степени, обычно мелкая, но всегда хорошо заметна. Рострум тупой, по нижней его части проходит округлый киль. Наиболее яркая особенность вида — резко загнутые внутрь края раковины, благодаря чему

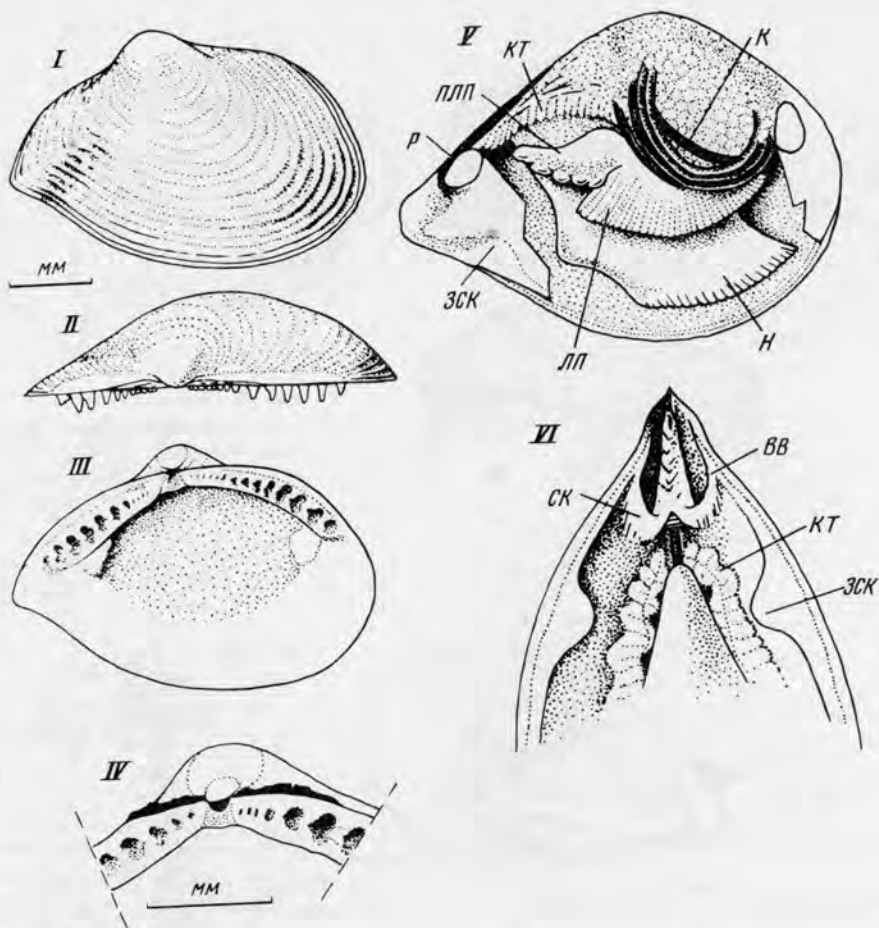


Рис. 14. *Ledella austrocubana*

I, II, III — голотип, раковина; IV — паратип, фрагмент раковины: хорошо виден резилиум и наружная часть лигмента; V — паратип, тело моллюска, вид справа; VI — то же, вид заднего конца с брюшной стороны. Обозначения, как на рис. I

передний, вентральный и задний края створок при закрытой раковине сходятся не под острым углом, как у других видов рода, но образуют площадку (если раковину поставить на брюшной край, она стоит, сохраняя равновесие). Скульптура состоит из очень правильных, округлых в сечении, концентрических ребрышек, расстояние между которыми колеблется у раковин из разных проб, но в среднем сопоставимо с шириной ребра. Окраска желтоватая, отвернутые кромки вентрального края коричневые или коричневато-желтые. Лунка и щиток сравнительно неширокие, ограничены у макушек, далее ограничивающие гребни постепенно сглаживаются. Резилифер глубокий, наружная часть лигмента слабо развита, резилиум почти квадратный. Размеры вполне сформированных раковин: длина раковины — 3,2—3,5, высота — 2,2—2,5, толщина — 2,0—2,2 мм. Зубов в переднем и заднем рядах по 8—10.

Внутреннее строение. Материалы: "Витязь", ст. 4281, 2 экз., "Академик Курчатов", ст. 1181, 1 экз.; ст. 1259, 4 экз.

Жабрные пластинки многочисленные, тонкие, ось ктенидия составляет острый угол с продольной осью тела, направлена от заднего аддуктора вверх, в направлении макушек. Задняя поверхность ноги оттянута кзади, затем, резко изгибаясь, переходит в расширенную подошву с фестончатыми краями. Лабиальные пальмы очень

широкие, округлые, придатки удлинённые, брюшная кромка их местами образует легкие вздутия. В первоописании указано, что задняя кишка образует 4 петли справа; действительно, при рассматривании справа видны 4 петли (рис. 13, I), но если смотреть со спинной стороны, видно, что петель 7, из них 3 прикрыты тканями пищеварительной железы (рис. 13, III). Ректум не заходит на брюшную поверхность заднего аддуктора. Пищеварительная железа крупноячеистая; позади и выше нее, близ макушек, видны дольки гонады; если взглянуть с дорзальной стороны, легко заметить, что основная масса тканей гонады сдвинута на левую сторону, местами гонада выходит на поверхность висцерального мешка, но большей частью скрыта под слоем пищеварительных дивертикулов. Задний сенсорный клапан выражен хорошо, передний не развит. Сифон толстостенный; Кнудсен [Knudsen, 1970, loc. cit.] отмечает, что сифон открыт с вентральной стороны; это очевидное недоразумение — вероятно, автор заметил продольную бороздку на вентральной поверхности сифона, что мы неоднократно отмечали у других видов, и это дало ему повод считать сифональную трубку незамкнутой; рисунка поперечного сечения сифона Кнудсен не приводит. Сифональное щупальце отсутствует. Возвратная ветвь внутренней мантийной складки и сифональные карманы развиты слабо.

Ledella (Ledella) austrocubana Filatova et Schileyko, sp. nov.

Рис. 14; табл. II, 3

Материал. "Академик Мстислав Келдыш", ст. 44, глубина 1400 м, 10.IV 1981 г., 21°02,5' с.ш., 79°34,5' з.д. (Карибское море), 4 экз. и 1 левая створка.

Раковина овальная или удлинённо-овальная, слегка асимметричная, неравномерно-опалово-просвечивающая (свежие раковины стекловидно просвечивают), вздутая. Макушки выступающие, довольно массивные, слегка, но отчетливо наклонены назад (опистогирные). Переднеспинной край от макушек прямой или незначительно выгнут, в месте перехода в передний край имеется угол, после чего следует почти прямой слабо скошенный участок, переходящий в широко закругленный брюшной край; точка, максимально отстоящая по вертикали от макушек, приходится не на середину брюшного края, но несколько смещена кпереди. Рострум короткий, довольно широкий, ориентирован назад и вниз, на конце незначительно приострен. Заднеспинной край плавно выгнут, с очень легким сглаженным углом посередине. Окраска от молочно-белой, иногда с легким желтоватым оттенком, до бесцветной, почти стекловидной. Скульптура состоит из довольно редких правильно расположенных низких концентрических ребрышек, ослабленных в примакушечной части. Расстояние между ребрышками в 1,5—2 раза больше ширины ребра. Радиальный желобок, ограничивающий рострум снизу, мелкий, но ясно выражен; участок поверхности раковины, примыкающий к прямому переднему участку контура, уплощен (это ясно видно в косом свете). Лунка и щиток ланцетовидные, скульптурные элементы на их поверхность не заходят. Резилифер не выступает за пределы замкового края, плоскость его наклонена к макушке; на одном из паратипов видно, что наружная часть лигамента развита лучше, чем у большинства других видов рода, амфидетная. Места прикрепления аддукторов несколько приподняты. В переднем ряду до 14, в заднем до 11 зубов, у голотипа в переднем ряду 14, в заднем 10 зубов. Размеры: длина раковины — до 5,5, высота — до 4,0, толщина — до 3,6 мм; голотип: длина — 4,6, высота — 3,4, толщина — 3,2 мм.

Внутреннее строение. Материал: 2 паратипа.

Жабрные пластинки утолщенные, в относительно небольшом числе; ктенидальная ось у обоих исследованных экземпляров выгнута в сторону спинной поверхности. Нога массивная, на ее задней поверхности ясно виден изгиб в виде небольшого горба, направленного назад. Край подошвы почти по всему периметру мелкофестончатый. Лабиальные пальпы большие, удлинённые, их придатки мас-

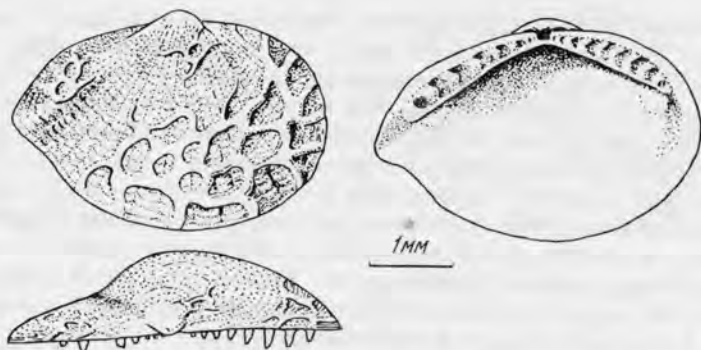


Рис. 15. *Ledella (Magaleda) inopinata* из Большого Австралийского залива ("Дмитрий Менделеев", ст. 1367). Поверхность раковины покрыта обрастаниями

сивные, брюшные кромки придатков несут серии бугорков. Висцеральный мешок относительно очень объемистый, в нижней его части на правой стороне видно пять очень темных фрагментов кишечных петель (верхние части петель скрыты в толще тканей пищеварительной железы). Несмотря на то, что исследованные экземпляры были самыми крупными из типовой серии, следов гонады не обнаружено. Ректум заходит на вентральную поверхность заднего аддуктора. Сифон недлинный; возвратные ветви внутренней мантийной складки и сифональные карманы хорошо развиты; щупальце отсутствует. Задний сенсорный клапан большой, округлотреугольный, передний клапан, по-видимому, отсутствует.

По форме раковины вид больше всего напоминает *L. semen* (Smith, 1885), описанную из бразильских вод (Пернамбуку); отличается менее удлинённой формой раковины, наличием прямого участка на переднем крае раковины и более резко выраженной неравномерностью.

Подрод *Magaleda* Iredale, 1929

Iredale, 1929: 158 (под *Magaleda*).

Поверхность раковины с концентрическими гребнышками и волнистой радиальной скульптурой. Дорзальная поверхность раковины слабо расширена, лунка и щиток умеренно развиты.

Кишка образует по одной петле справа и слева от желудка.

Монотипический подрод.

Типовой вид — *Leda inopinata* Smith, 1885, по первоначальному обозначению.

Распространение. Умеренные широты южного полушария и Субантарктика.

Ledella (Magaleda) inopinata (Smith, 1885)

Рис. 15 и 16; табл. II, 4

Smith, 1885: 236, pl. 19, fig. 9, 9a (*Leda*); Verrill, Bush, 1898: 855; Iredale, 1929: 158 (*Magaleda*); Clarke, 1962: 53 [*Nuculana (Megaleda) laps. cal.*]; Knudsen, 1970, pl. II, fig. 6, 7.

Материал. "Дмитрий Менделеев", ст. 1367, глубина 2520 м, 33°56', 3' ю.ш., 127°55,5' в.д. (Большой Австралийский залив), 4 экз.; "Академик Курчатов", ст. 914, глубина 5650—6070 м, 56°21' ю.ш., 50°48' з.д., 3 экз.

Наш материал полностью соответствует первоописанию.

Внутреннее строение. Материал: "Дмитрий Менделеев", ст. 1367, 2 экз.

Листки ктенидиев тонкие, многочисленные. Ктенидиальная ось параллельна продольной оси тела. Нога чрезвычайно сократимая — у исследованных особей сбоку виден лишь край подошвы, остальная часть прикрыта пищеварительной железой, лабиальными пальцами и их придатками. Край подошвы с хорошо выражен-

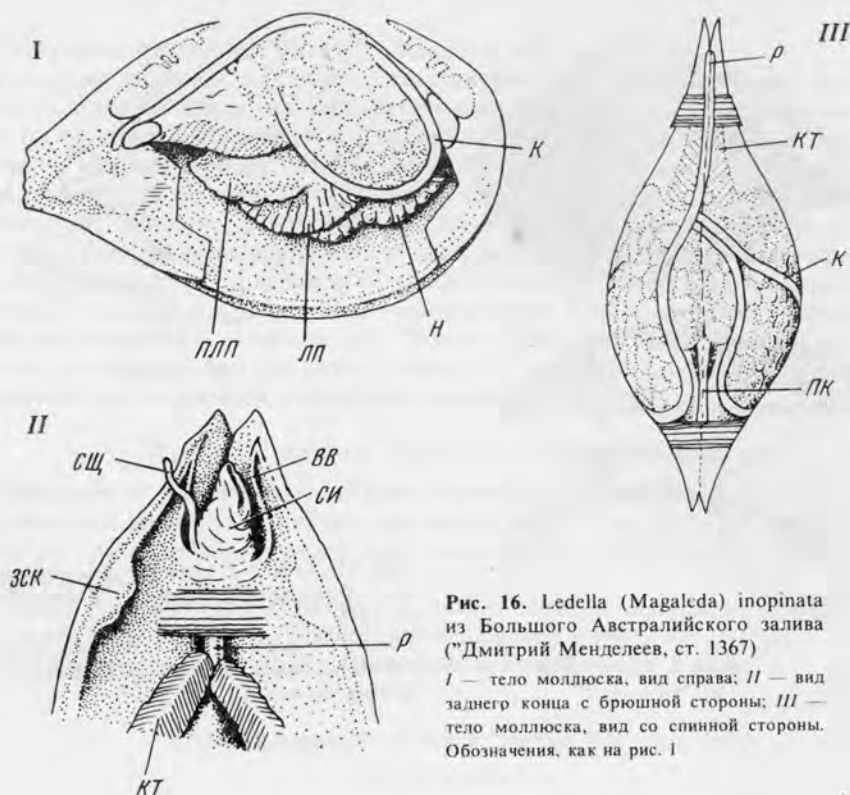


Рис. 16. *Ledella (Magaleda) inopinata* из Большого Австралийского залива ("Дмитрий Менделеев, ст. 1367)

I — тело моллюска, вид справа; II — вид заднего конца с брюшной стороны; III — тело моллюска, вид со спинной стороны. Обозначения, как на рис. I

ными папиллами. Лабиальные пальпы хорошо развиты, с мощными придатками ланцетовидной формы, кромки придатков несколько утолщены; площадь придатков примерно равна площади лабиальных пальп. Кишка справа и слева от желудка образует по одной широкой округлой петле; ректум не заходит на вентральную поверхность заднего аддуктора. Печень крупноячеистая, гонада у изученных особей не развита. Внутренняя складка мантийного края высокая, тонкая, задний сенсорный клапан небольшой, но четко выражен; передний клапан отсутствует. Сифон с многочисленными кольцевыми бороздками, сифональные карманы небольшие, тонкостенные. Щупальце справа от основания сифона.

Распространение. Тасманово море, Большой Австралийский залив и море Скотия.

Подрод *Prashadia* Filatova et Schileyko, subgen, nov.

Поверхность раковины с резкими правильными концентрическими ребрами, радиальная скульптура отсутствует. Рострум острый. Дорзальная поверхность раковины незначительно расширена; лунка и щиток небольшие, но ясно выражены. Кишка образует по одной петле справа и слева от желудка.

Монотипический подрод.

Типовой вид — *Nuculana procumbens* Prashad, 1932.

Распространение. Зондский архипелаг и Бенгальский залив.

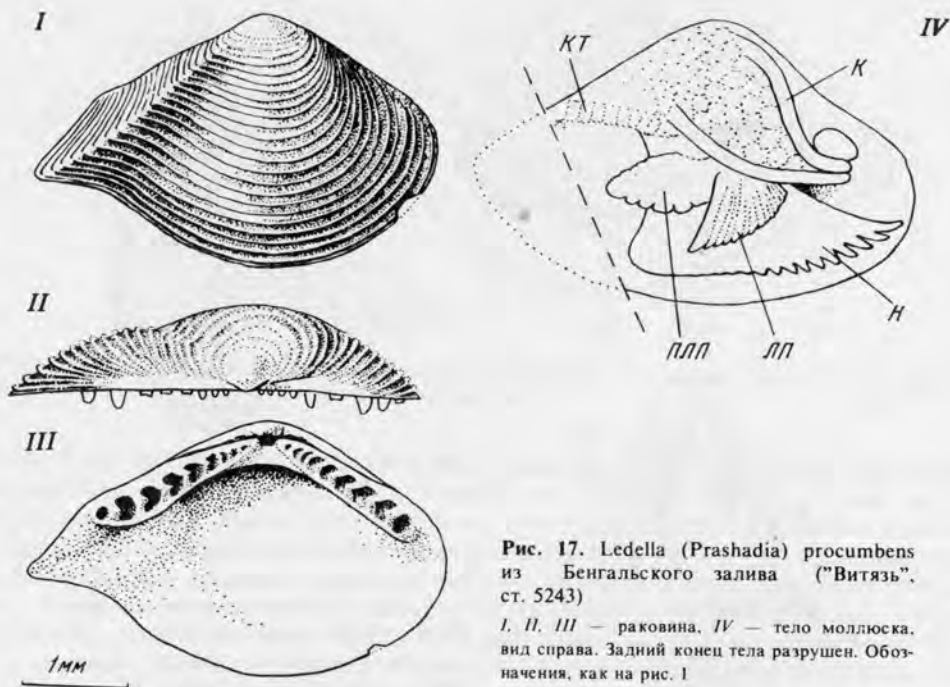


Рис. 17. *Ledella (Prashadia) procumbens* из Бенгальского залива ("Витязь", ст. 5243)

I, II, III — раковина, IV — тело моллюска, вид справа. Задний конец тела разрушен. Обозначения, как на рис. I

Ledella (Prashadia) procumbens (Prashad, 1932)

Рис. 17; табл. II, 5

Prashad, 1932: 20, pl. I, fig. 21, 22 [*Nuculana (Nuculana)*].

Типовое местонахождение. "Siboga", ст. 211, 5°40,7' ю.ш., 120°45,5' в.д. (Зондский архипелаг, у о-ва Сулавеси).

Материал. "Витязь", ст. 5243, глубина 1820 м, 26.IX 1962 г., 12°19,3' с.ш., 80°34,8' в.д. (Бенгальский залив), 1 экз.

Раковина овальнотреугольная, очень толстостенная, опалово-матовая, по периферии просвечивающая. Заднеспинной и переднеспинной края ровные, наклонные, передний край мягко закруглен, переходит в широко и равномерно выгнутый брюшной край. Субростральная бухта широкая, но неглубокая. Рострум острый, почти прямой, заметно наклонен; ростральный киль резкий, идет от макушек до конца рострума. Заднеспинной край раковины, начиная от конца рострума, состоит из двух почти прямых отрезков, сходящихся под тупым углом. Окраска бледно-соломенная, у макушек чуть светлее. Скульптура в виде очень резких концентрических ребер, расстояние между которыми примерно вдвое превышает ширину ребра. Лунка и щиток несколько вдавлены, их границы выражены близ макушек, но вскоре сходят на нет. Резилифер широкий, в примакушечной части его видна округлая ямка, в которой собственно и помещается резилиум; наружная часть амфидетного лигамента развита очень слабо. Отпечатки аддукторов округлые, примерно равной величины. Замковая площадка очень мощная, в переднем и заднем ряду по 8 зубов. Размеры исследованного экземпляра: длина раковины — 3,8, высота — 2,5, толщина — 1,8 мм; в первоописании соответственно 5,8, 3,9 и 6 мм (последняя цифра ошибочна, так как получается, что толщина превосходит длину), в переднем ряду 12, в заднем 10 зубов. Большое число зубов у оригинального экземпляра связано с тем, что он значительно крупнее.

Внутреннее строение. "Витязь", ст. 5243, 1 экз.

Ктенидии нормально развиты, составлены небольшим числом утолщенных листков, ктенидиальная ось приблизительно совпадает с осью тела. Нога сильно развита, подошва удлинённая, в передней половине ее края глубоко рассечены, задняя часть подошвы имеет гладкие края. Лабиальные пальпы маленькие, округло-треугольные, с крупными сортирующими складками. Придатки пальп коротколанцетовидные, большие, их кромки смяты в бугорки и складки. Исследованный экземпляр был неполовозрелым, гонада не развита. Петли задней кишки на правой и левой поверхностях висцерального мешка выглядят одинаково и состоят из двух отрезков, соединяющихся в толще тканей печени. Кишечная петля огибает крупноячеистую пищеварительную железу. Задняя часть тела была повреждена, поэтому удалось лишь установить наличие трубчатого сифона, но реконструировать строение дериватов внутренней мантийной складки не удалось.

Подрод *Amphilata* Filatova et Schileyko, subgen. nov.

Поверхность раковины с четкими тонкими нитевидными концентрическими ребрышками; радиальная скульптура отсутствует. Рострум притуплен. Передний и задний участки дорзального края очень сильно расширены; лунка и щиток хорошо развиты.

Кишка располагается справа от желудка, образует несколько петель.

Типовой вид — *Ledella kermadecensis* Knudsen, 1970.

Распространение. Западная Атлантика и Тихий океан. 2 вида.

Ledella (*Amphilata*) *kermadecensis* Knudsen, 1970

Рис. 18, I; табл. II, 6

Knudsen, 1970: 33, text-fig. 15, 16, pl. 3, fig. 3.

Типовое местонахождение. "Галатея", ст. 665, глубина 2470 м, 36°38' ю.ш., 178°21' в.д. (желоб Кермадек).

Материал. "Витязь", ст. 5944—1, глубина 1800 м, 14°21' ю.ш., 170°38' з.д. (островной склон Самоа), 2 парные створки.

Раковина очень массивная, толстостенная, сильно вздутая, грушевидная. Передний и задний участки спинного края почти прямые, сходятся под тупым углом. Передний и вентральный края раковины равномерно выгнуты, образуют плавную округлую крутую дугу. Заднебрюшная часть рострума прямая, переходит в заднеспинной край раковины под тупым углом. Ростральный киль четкий, хорошо выражен от макушек до конца рострума. Щиток чрезвычайно сильно расширен; по существу, вся задняя часть спинной поверхности раковины представлена щитком; лунка развита несколько слабее. Скульптура в виде тонких, но резких нитевидных концентрических ребер, промежутки между которыми в 1,5—2 раза шире ребра. Лигамент у исследованных створок утрачен, резилифер глубокий, треугольный, не выходит за пределы вентрального края замковой площадки. В переднем ряду 11—12, в заднем 13—14 зубов.

От единственного типового экземпляра исследованные нами створки отличаются несколько более вздутой формой, большим числом зубов (у голотипа в переднем ряду 9, в заднем 8 зубов) и меньшими размерами:

	Длина	Ширина	Толщина раковины, мм
экз. 1	4,8	3,6	1,8
экз. 2	4,6	3,5	1,8
Голотип	5,4	3,6	1,6

Внутреннее строение нами не исследовано; согласно первоописанию имеется единственный сифон в виде небольшой толстостенной трубки; сифональное щупаль-

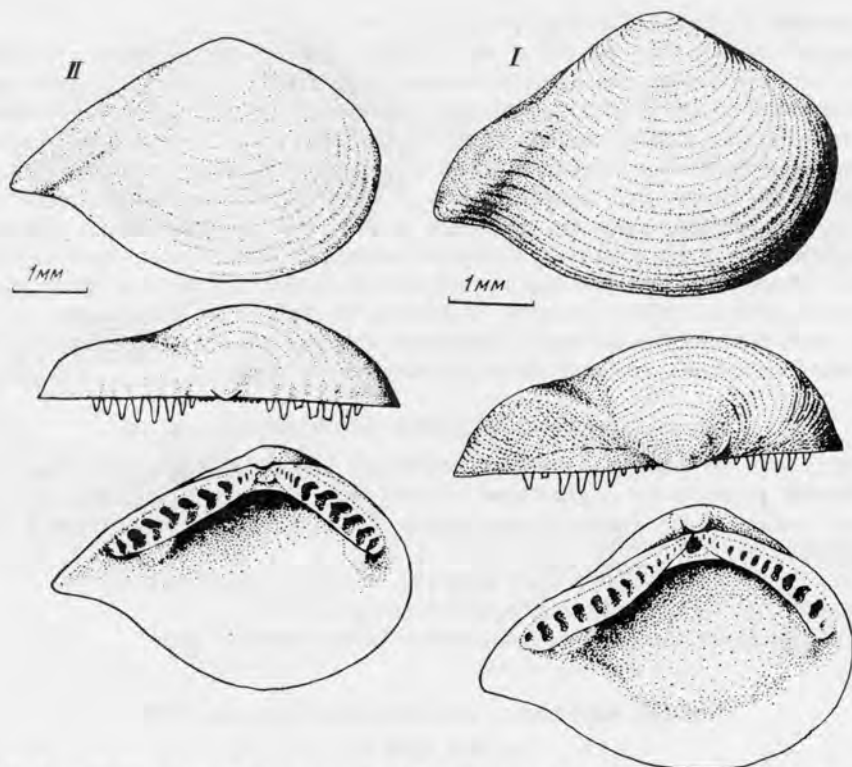


Рис. 18. *Ledella* (*Amphilata*) *kermadecensis* (I) с островного склона Самоа ("Витязь", ст. 5944-1) и *L. (A.) solidula* (II) из Карибского моря ("Академик Мстислав Келдыш", ст. 44)

не отсутствует; на правой стороне висцерального мешка заметны 5 петель кишечника.

Распространение. Вид описан Кнудсеном [1970] из желоба Кермадек (глубина 2470 м), теперь обнаружен на островном склоне Самоа (Тихий океан) на меньшей глубине (1800 м).

Ledella (*Amphilata*) *solidula* (Smith, 1885)

Рис. 18, II; табл. II, 7

Smith, 1885: 233, pl. 19, fig. 6 (*Leda*).

Материал. "Витязь", ст. 5944, глубина 1800 м, 8.II 1968 г., 14°21' ю.ш., 170°38' з.д. (островной склон Самоа), 1 экз. и левая створка; "Академик Мстислав Келдыш", ст. 44, глубина 1400 м, 15.IV 1981 г., 21°02' с.ш., 79°34' з.д. (Карибское море), пара створок; "Ихтиандр", глубина 560—390 м, 12.X 1980 г., 23°25' ю.ш., 83°19' з.д. (восточная часть Тихого океана, поднятие Наска), правая створка.

Раковина короткоовальная, слегка неравносторонняя, толстостенная, сильно вздутая. Макушки массивные, ортогирные. Края раковины от макушек до субростральной бухты нигде не образуют углов (если не считать роострума); точка на брюшном крае, максимально отстоящая от макушки, приходится на вертикаль, опущенную с макушки. Субростральная бухта хорошо выражена, роострум острый, довольно длинный, узкий, его конец ориентирован назад и вниз, роостральный киль четкий, слегка размытый (округлый). Окраска белая, с легким желтоватым оттенком. Скульптура составлена слегка сглаженными концентрическими ребрышками, выраженными по всей поверхности раковины, кроме примакушечной части.

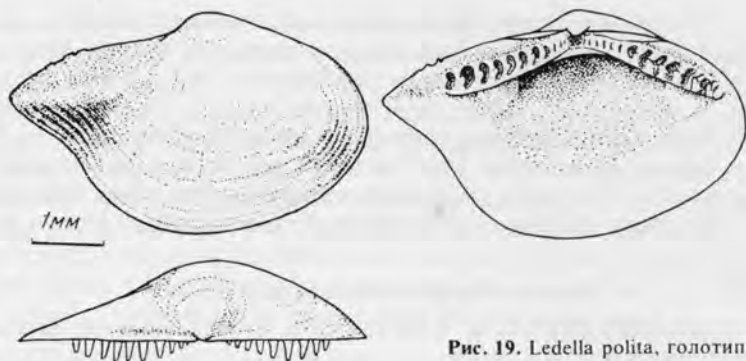


Рис. 19. *Ledella polita*, голотип

Расстояние между ребрышками примерно равно ширине ребра. В субростральном желобке при увеличении более 50 раз заметны исчезающе слабые радиальные бороздки. Лунка и щиток неясно отчленены от расширенной спинной части раковины. Резилифер небольшой, округлый, следов наружной части лигамента не обнаружено. В переднем ряду 10, в заднем 10—11 зубов. Максимальные размеры:

	Длина	Высота	Толщина раковины, мм
"Витязь"	5,3	3,6	2,8
"Академик Метислав Келдыш"	4,6	3,2	2,8
"Ихтиандр"	4,0	3,0	2,4
В первоописани	4,5	3,0	2,5

Внутреннее строение не изучено.

Распространение. Вид описан из бразильских вод (район Пернамбуку); вторая находка в Атлантическом океане — Карибское море, у южного берега Кубы. В Тихом океане сделаны две находки: поднятие Наска и район Самоа.

? *Ledella polita* Filatova et Schileyko, sp. nov.

Рис. 19; табл. II, 8

Типовое местонахождение. "Витязь", ст. 5944, глубина 1800 м, 8.II 1968 г., 14°21' ю.ш., 170°38,2' з.д. (островной склон Самоа), 2 целых раковины и 2 левых створки.

Раковина овальная, довольно толстостенная, слабо просвечивающая, умеренно вздутая, сильно блестящая. Макушки выступающие, почти ортогирные. Передне-спинной край почти прямой, передний плавно закруглен и чуть оттянут, брюшной широко вытянут, причем передняя часть его несколько уплощена. Точка, максимально отстоящая по вертикали от макушек, несколько сдвинута назад от середины брюшного края. Рострум прямой (не наклонен вниз), довольно длинный и широкий; в отличие от прочих видов рода *Ledella* он направлен почти горизонтально, на конце приострен. Заднеспинной край слабо выгнут, роstralный киль сглаженный, почти прямой, до макушек не доходит. Окраска белая. Поверхность раковины на первый взгляд совершенно гладкая, но при увеличении 20—30 раз на периферии створок заметны тончайшие нитевидные концентрические ребрышки, расстояние между которыми в 3—4 раза превышает ширину ребрышка. В субростральном желобке местами заметны тончайшие элементы радиальной струйчатости; кроме того, встречаются отдельные короткие радиальные штрихи. Лунка и щиток очень узкие, слегка вдавлены. Лигамент не сохранился; однако, судя по наличию узких бороздок, выходящих из-под макушек, имеется амфидетная наружная часть лигамента. Резилифер не выходит за пределы замковой площадки, слегка углублен под макушки,

квадратный. Отпечатки аддукторов довольно большие, треугольно-овальные, почти равной величины. В переднем ряду 11, в заднем 10 зубцов. Размеры самого большого экземпляра (голотип): длина раковины — 4,7, высота — 3,1, толщина — 2,8 мм.

Раковина этого вида настолько своеобразна, что трудно указать на сходство ее с раковиной какого-то другого вида; прямой, почти горизонтальный роstrум, чрезвычайно слабое развитие скульптуры и оттянутая вниз задняя часть брюшного края — эти особенности резко отличают данный вид от прочих представителей рода.

Замечания об объеме рода *Ledella*

Судя по признакам раковины, в состав рода *Ledella*, помимо рассмотренных, входят следующие ныне живущие виды: *L. bushae* Warén, 1978 (типовой вид, Северная Атлантика); *L. sublaevis* Verrill et Bush, 1879 (Северо-Западная Атлантика); *L. confinis* [Smith, 1885] (Северо-Восточная Атлантика); *L. semen* [Smith, 1885] (Атлантика, побережье Бразилии); *L. pustulosa* [Jeffreys, 1876] (Северо-Восточная Атлантика); *L. aequatorialis* Thiele, 1931, (северо-восточная часть Индийского океана); *L. miliacea* (Hedley, 1902) (австралийские воды); *L. galathea* Knudsen, 1970 (Гвинейский залив). Что касается последнего вида, то в первоописании приведены некоторые сведения по строению мягкого тела: "Сифон представляет собой довольно толстостенную трубку... открытую вентрально... Шупальце отсутствует, но мантийный край тонко зазубрен на участке дистальнее сифона. Задняя мантийная складка имеется. На правой стороне тела заметен один оборот кишечника" [Knudsen, 1970, p. 32]. Вероятно, здесь имеется неточность: Кнудсен принял продольный желобок, который нередко бывает на вентральной поверхности сифональной трубки, за сквозную щель.

Вероятно, к роду *Ledella* относится также вид, описанный как *Spinula tasmanica* Knudsen, 1970 (по одному экземпляру); сам Кнудсен указывает, что замковая площадка мощная, что характерно для рода *Ledella*; кроме того, размеры (длина раковины 5,6 мм) также свидетельствуют против включения вида в род *Spinula*: столь малые размеры более характерны для видов рода *Ledella*; вместе с тем роstrум у этого вида ориентирован горизонтально, а не наклонен вниз, как у *Ledella*.

Помимо названий, приведенных в синонимике, имеются 4 вида, описанные под родовым названием *Ledella* или перенесенные в этот род позже, которые вызывают сомнение в отношении их принадлежности к обсуждаемому роду.

1. *Ledella tamara* Gorbunov, 1946 [Горбунов, 1946, с. 314, табл. 3, фиг. 4]; см. также [Wagner, 1962, p. 4] и [Clarke, 1963, p. 100, pl. 11, fig. 10, 11]. Общий контур раковины не характерен для рода *Ledella*: раковина "L." *tamara* имеет в общем клиновидную форму и роstrум как таковой почти не выражен; скорее можно говорить об удлиненном заднем конце раковины. Вместе с тем имеются виды рода *Yoldiella* с оттянутым задним концом или даже роstrумом, форма которого, однако, совершенно иная, чем у видов рода *Ledella*. В любом случае, если полагать наличие роstrума у "L." *tamara*, то он имеет совсем другую форму, чем у настоящих *Ledella*. Что касается толстостенности раковины и мощного развития замкового края, то эти особенности могут быть связанными с малыми размерами (длина раковины 3,3 при высоте 2,4 мм). Настораживает также распространение вида — арктический сектор Канады (см. [Clarke, 1963]); типовое местонахождение 82°51' с.ш., 137°23' в.д. Типовые экземпляры не сохранились.

2. *Ledella finlayi* Powell, 1935, p. 254, pl. 27, fig. 5, 6. Роstrум расположен очень высоко, конец его не наклонен вниз и сам роstrум чрезвычайно слабый; замковая площадка развита относительно слабо.

3. Вид, описанный как *Sarepta ? squamaeformis* Okutani, 1966, был переведен в род *Ledella* Хабе [Habe, 1977, p. 23]. Однако, судя по оригинальному описанию и рисунку [Okutani, 1966, p. 6, text-fig. 4], вид никак не может быть отнесен к роду *Le-*

della, с которым его сближает лишь оттянутый в тупоконечный роострум задний конец, что само по себе не служит однозначным критерием для отнесения вида к данному роду.

4. Вызывает сомнение правомерность отнесения к обсуждаемому роду *L. parva* Verrill et Bush, 1897 (цит. по [Verrill, Bush, 1898, p. 857, pl. 81, fig. 1]). Дело в том, что ни один другой вид данного рода не имеет столь резко выраженной опистогирной макушки; кроме того, замковая площадка у всех *Ledella* более или менее равномерно выгнута. У *L. parva* выгнута лишь передняя часть замкового края, тогда как задняя часть, напротив, вогнута, чего никогда не наблюдается у настоящих *Ledella*.

Таким образом, к настоящему времени известно, по-видимому, 20 видов рода (считая и "*Spinula*" *tasmanica*), 11 из которых исследованы нами.

ПОДСЕМЕЙСТВО PARAYOLDIELLINAE FILATOVA ET SCHILEYKO,
SUBFAM. NOV.

Задний конец раковины широкий, закругленный, слабо обособленный, суброостральная бухта выражена слабо.

Стенки сифона двойные, т.е. заключают кольцевую полость.

1 род *Parayoldiella*.

Род *Parayoldiella* Filatova, 1971

Филатова, 1971: 49 [*Yoldiella* (*Parayoldiella*)].

Раковина уплощенная, овальная или удлинненно-овальная, хрупкая, небольшая, спинной край почти прямой. Суброостральная бухта заметна, как правило, слабо, так как задний конец раковины широкий, притупленно-округлый; замковая пластинка узкая, тонкая. Внутренняя часть лигамента развита хорошо, амфидетная наружная выражена слабо. Поверхность раковины слабо блестящая; скульптура в виде тонких, неправильных, сильно сглаженных ребрышек или морщинок; обычно присутствует также тонкая радиальная струйчатость.

Типовой вид — *Yoldiella* (*Parayoldiella*) *ultraabyssalis* Filatova, 1971 по первоначальному обозначению.

8 видов, распространенных в ультраабиссали глубоководных желобов северо-западной части Тихого океана.

***Parayoldiella ultraabyssalis* (Filatova, 1971)**

Рис. 20; табл. II, 9

Филатова, 1971: 49, табл. I, А, Б [*Yoldiella* (*Parayoldiella*)].

Характеристика раковины подробно дана в первоописании, поэтому коснемся только особенностей строения тела.

Материал. "Витязь", ст. 5628, глубина 9520—9530 м, 30.VIII 1966 г., 43°54' с.ш., 149°57' в.д., 6 экз. (паратипы).

Ктенидии развиты хорошо, их продольная ось параллельна оси тела; филанты в относительно небольшом числе, утолщенные, сидят на оси не густо. Нога короткая, толстая, задняя часть кромки подошвы гладкая, по мере приближения к переднему краю появляются и все более усиливаются бороздки, рассекающие края подошвы, так что передняя часть несет крупные папиллы. Лабильные пальпы хорошо развиты, расположены на уровне передней части ноги, с резкими сортирующими складками. Придатки пальп тонкие, червеобразные, в той или иной мере скручены (на рис. 20 они расправлены). Пищевод длинный, от ротового отверстия направляется вначале вперед, над передним аддуктором образует резкое колено и направляется в желудок. Задняя кишка образует петлю на правой стороне висцерального мешка. Гонада в виде светлых долек заметна только возле передней части кишечной петли. Мантийные карманы развиты хорошо. Сенсорные клапаны разви-

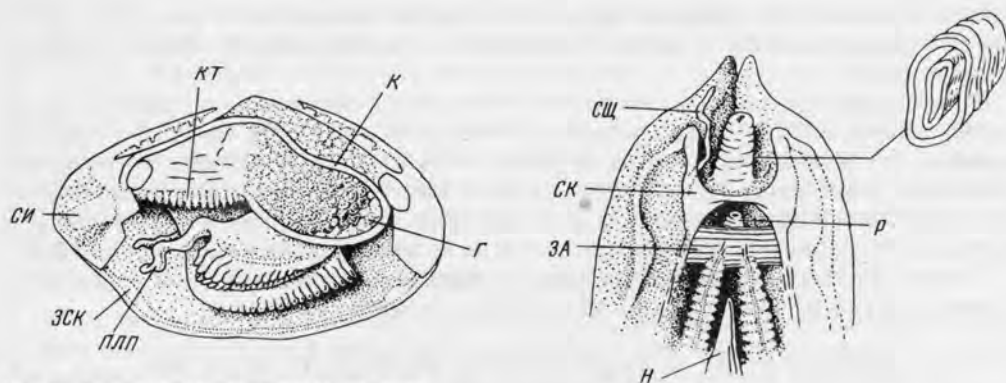


Рис. 20. *Parayoldiella ultraabyssalis*, паратип

Слева — тело моллюска, вид справа; справа — вид заднего конца тела с брюшной стороны. Обозначения, как на рис. 1

ты довольно слабо, задний крупнее переднего. Сифон цилиндрический, поверхность его несет многочисленные кольцевые складки. Между наружной и внутренней стенками сифона заключена сплошная кольцевая полость, заходящая также в стенки сифональных карманов. Щупальце слева от сифона, отходит не от его основания, а ниже, от внутренней поверхности кармана.

Род *Intercalaria* Filatova et Schileyko, gen. nov.

Раковина выпуклая, почти шаровидная, равносторонняя, довольно плотная, задний конец ее не оттянут, широко закруглен. Радиальная вдавленность в заднебрюшной части развита чрезвычайно слабо. Макушки широкие, вздутые.

Монотипический род.

Типовой вид — *Intercalaria mediana* Filatova et Schileyko, sp. nov.

Intercalaria mediana Filatova et Schileyko, sp. nov.

Рис. 21; табл. II, 10

Материал. "Витязь", ст. 7500, глубина 7370—7350 м, 21—22.VI 1976 г., 37°38,9' с.ш., 143°58,3' в.д. (Японский желоб, типовое местонахождение), 189 экз.; ст. 6151, глубина 7370 м, 28.VI 1969 г., 37°41,5' с.ш., 143°54,3' в.д. (там же), 186 экз.; ст. 5611, глубина 7550—7600 м, 25.VII 1966 г., 45°48' с.ш., 153°21' в.д. (Курило-Камчатский желоб), 227 экз. Вид распространен в верхней ультраабиссали Курило-Камчатского и Японского желобов, где образует массовые поселения.

Раковина тонкостенная, но довольно плотная, овальная, вздутая, почти шарообразная, равносторонняя: задняя часть чуть длиннее передней. Макушки массивные, выпуклые. Спинной край почти прямой, очень плавно переходит в широко закругленный передний край; брюшной край равномерно выгнут и отделен от заднего края очень мелкой слабо выраженной широкой вдавленностью (бухтой). Задний край, как и передний, широко закруглен и очень плавно переходит в заднеспинной. Периостракум тонкий, зеленовато-желтый, с легким коричневым оттенком. Концентрическая скульптура в виде неправильно расположенных сильно сглаженных морщинок; имеется также легкая радиальная струйчатость. Лунка и щиток не выражены. Наружная часть лигамента слабая, амфидетная. Резилиум удлиненно-овальный, резилифер слегка погружен под макушки. Зубы тонкие, слегка изогнутые, передних 11—12, задних тоже 11—12, причем задние сидят теснее, чем передние. Отпечатки аддукторов и мантийный синус плохо заметны. Размеры голотипа: длина раковины — 5,5, высота — 4,5, толщина — 3,4 мм.

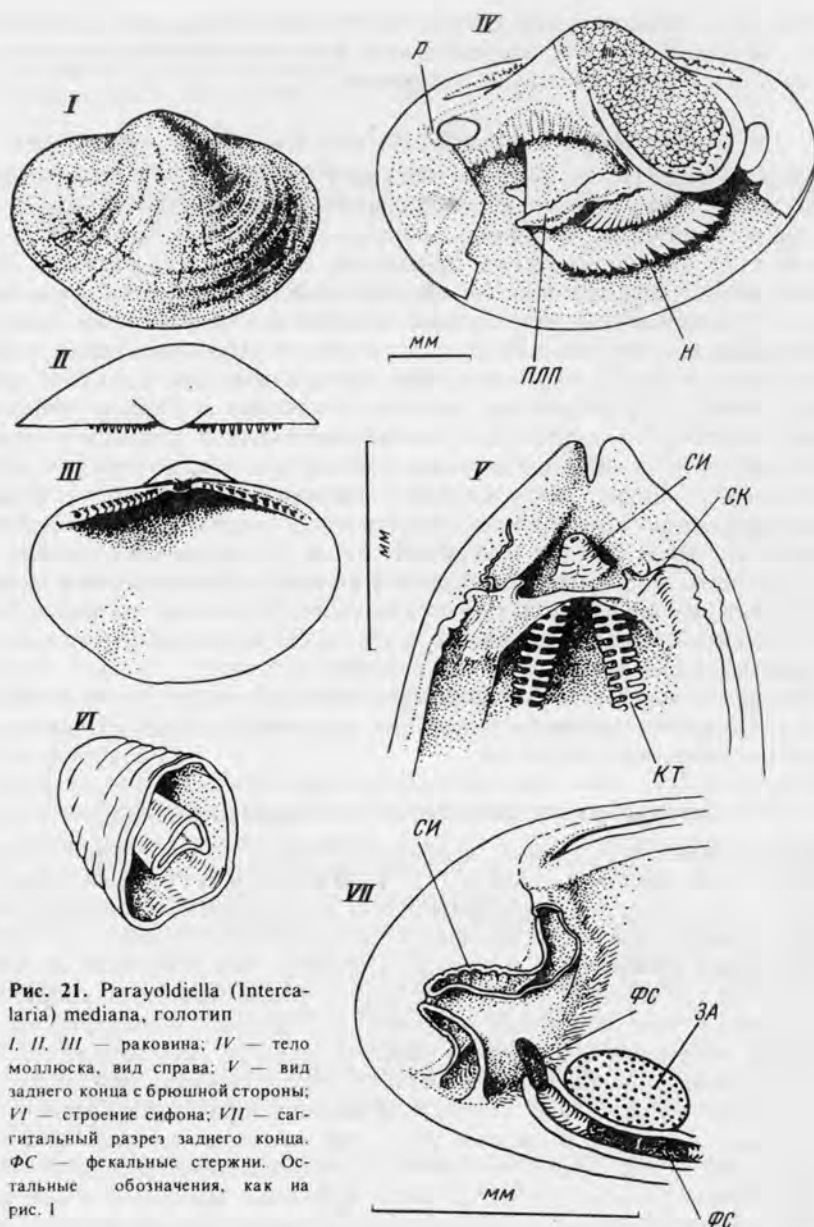


Рис. 21. *Parayoldiella* (*Intercalearia*) *mediana*, голотип

I, II, III — раковина; IV — тело моллюска, вид справа; V — вид заднего конца с брюшной стороны; VI — строение сифона; VII — сагиттальный разрез заднего конца. ФС — фекальные стержни. Остальные обозначения, как на рис. 1

Внутреннее строение. Материал: "Витязь", ст. 7500, 7 экз.; ст. 5611, 2 экз.

Ктении нормально развиты, их продольная ось параллельна оси тела, причем у некоторых особей их срединная часть поднята к спинной стороне. Нога способна сильно втягиваться, края подошвы несут хорошо развитые папиллы, выраженные почти по всему краю подошвы. Лабиальные пальпы невелики, с тонкими длинными придатками. Петля, образуемая кишкой на правой стороне тела, окаймляет висцеральный мешок снизу и спереди. Пищевод, как и у предыдущего вида, образует резкий изгиб. Мантийные карманы неглубокие, но ясно выраженные; на их задней кромке имеется пара небольших складок. Сифон короткий, тонкостенный. Полость, заключенная между стенками сифона, заходит в стенки мантийных

карманов. Передний сенсорный клапан практически не выражен, задний клапан небольшой. Щупальце тонкое, червеобразное, расположено слева или справа от сифона, отходит от дна сифонального кармана.

О ТАКСОНОМИЧЕСКОМ ПОЛОЖЕНИИ СЕМЕЙСТВА LEDELLIDAE

Аллин и Сандерс [Allen, Sanders, 1982] всех Protobranchia с шевронообразными зубами и оттянутым задним концом объединяют в семейство Nuculanidae, разделяя его на три подсемейства: Nuculaninae, Ledellinae и Spinulinae; диагнозы подсемейств базируются на конхологических признаках, касающихся формы и положения роострума. Более детально сопоставляются Ledellinae и Spinulinae, причем из шести признаков, различающих, по мнению Аллина и Сандерса, эти таксоны, пять взаимоперекрываются (положение роострума, топография лигамента, длина задней кишки, форма и скульптура раковины, число сортирующих складок на лабиальных пальцах). Что касается шестого признака, то Аллин и Сандерс считают, что у Ledellinae передний и задний аддукторы одинакового или почти одинакового размера, а у Spinulinae задний аддуктор почти втрое меньше переднего. По нашим наблюдениям, различия между Ledella и Bathyspinula связаны с различиями в строении лигамента: у Ledella преимущественное развитие имеет внутренняя часть лигамента, а у Bathyspinula — наружная; но провести четкую границу по этому признаку трудно. Подобным же образом у видов Ledella передний и задний аддукторы большей частью почти равного размера, но у *L. crassa*, например, задний аддуктор почти вдвое меньше переднего, а у *B. calcar* задний аддуктор лишь незначительно меньше переднего.

Что касается Nuculana и близких форм, то наличие пары незамкнутых сифонов резко изолирует эту группу от Ledellidae, имеющих трубчатый выводной сифон и полностью лишенных вводного.

ВОПРОСЫ ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ МОРФОЛОГИИ LEDELLIDAE

Система значительной части надотряда Protobranchia, именно надсемейства Nuculanacea sensu Sanders et Allen, 1973 (или подотряда Nuculina sensu Скарлато и Старобогатов, 1979), принимаемая в целом всеми современными авторами, основывается главным образом на признаках раковины — в первую очередь на особенностях строения лигамента и замкового аппарата. Так, основные различия между центральными семействами Mallettiidae auct. и Nuculanidae auct. сводятся к тому, что у первых развит наружный лигамент а у вторых — внутренний; развитие внутреннего лигамента (резилиума) обеспечивается и сопровождается формированием резилифера — специализированного участка известковой части раковины под макушками. Существенно, что первым шагом к образованию резилиума служит возникновение ямки на замковом крае, где размещается весь резилиум либо центральная часть его нижней поверхности. Исследование представителей различных родов обоих семейств, а также видов Ledellidae заставляет очень осторожно подходить к использованию указанных признаков в разработке системы надотряда. Дело в том, что между внутренним и наружным лигаментом (во всяком случае, в пределах Protobranchia) не существует принципиальной разницы и проникновение конхиолинового материала, формирующего лигамент, внутрь раковины происходило неоднократно (см. также [Owen et al., 1953]).

Среди обширного комплекса родов, составляющих семейства Mallettiidae и Nuculanidae в обычно принимаемом объеме, при всей однотипности внутренней организации наблюдается несколько резко различающихся вариантов строения сифонного аппарата, причем вариант, характеризующийся наличием лишь одного полностью замкнутого сифона представлен только видами, составляющими рассматриваемое семейство.

Рис. 22. Степень защиты вытянутого сифона у *Ledellinae* (раковина обозначена сплошной линией) и у *Parayoldiellinae* (пунктирная линия)

Часть сифона в нижнем положении, защищенная у *Parayoldiellinae* раковиной, заштрихована. Более подробные объяснения в тексте



Возвратимся к вопросу о строении замка и лигамента в применении к конкретному случаю — в плане сравнения родов внутри *Ledellidae*. Как известно, род *Bathyspinula*, обладая наружным лигаментом, надо бы помещать в сем. *Mallettiidae* [Филатова, 1976]. У *Ledella* "хондрофор обычно маленький, но отчетливый" [Verrill, Bush, 1898, p. 855] и, следовательно, род должен быть отнесен к *Nuculanidae*. То же относится и к родам *Ledellina* и *Parayoldiella*. Однако если взглянуть с вентральной стороны на сомкнутый замок любого вида *Bathyspinula*, то легко заметить, что в центре замка имеется отчетливое темное пятно (внутренняя часть лигамента), расположенное в небольшом углублении замкового края — лигаментной ямке. У видов родов *Ledella* и *Ledellina* картина в общем та же, лишь наружная часть лигамента развита слабее, а внутренняя, напротив, относительно более мощная. Показателен в этом отношении рисунок раковины *Ledella kermadecensis* в работе Кнудсена [Knudsen, 1970, p. 34, fig. 16A], где изображена правая створка с внутренней стороны: отчетливо видны участки ослабленного наружного лигамента и центральный участок, занятый внутренним лигаментом, еще не полностью погруженным в пространство между створками. Сходные картины мы не раз наблюдали у других видов.

Таким образом, обсуждаемые роды, поскольку речь идет о строении лигамента, различаются более количественно, нежели качественно: если у *Bathyspinula* можно говорить о преимущественном развитии наружной части лигамента, то у трех других родов, напротив, превалирует внутренняя часть. Добавим, что в любом случае наружная часть лигамента носит амфидетный характер.

Рассмотрим теперь подробнее комплекс признаков, связанных со строением заднего конца тела животных. Как отмечалось, у всех таксонов, включаемых в *Ledellidae*, имеется единственный (выводной) сифон в виде замкнутой трубки, способной к значительному растяжению. Вводной ток поступает в мантийную полость через отверстие, ограниченное с боков листками мантии, сверху — сифоном, снизу — участками внутренней складки мантийного края [Yonge, 1957], эти участки лепестковидно расширены, несколько утолщены и обозначаются здесь как задний сенсорный клапан.

С наличием выводного сифона связано возникновение роострума как средства защиты сифона, т.е. сифон и роострум — взаимокоррелированные признаки, и по длине роострума можно до известной степени судить о том, насколько сифон способен вытягиваться. Так, сифональная трубка лучше всего развита у видов рода *Bathyspinula*, и роострум здесь развит также наиболее хорошо. Однако формирование роострума сильно ограничивает подвижность сифона "в безопасных пределах", так как защитная роль роострума успешно реализуется лишь в том случае, если направление, в котором выдвигается сифон, совпадает с осью роострума. Если же вытянутый сифон отклоняется от этой оси, то известная часть его оказывается незащищенной.

Думается, что сильное расширение роострума, наблюдающееся у *Parayoldiella*, есть способ преодоления этого "узкого места": при резко расширенной раковине сильно возрастает подвижность сифона при сохранении защитной функции роострума (рис. 22).

Из сказанного следует, что положение животных в грунте в некоторой мере связано, вероятно, со степенью обособленности рострума. Так, виды *Bathyspirula*, имеющие хорошо развитый и обособленный рострум, должны, по-видимому, более единообразно ориентироваться в грунте. Поскольку вводное отверстие заключено между задним сенсорным клапаном и вентральной поверхностью сифона, то задняя кромка раковины под рострумом и есть тот предельный уровень, до которого животные могут зарываться.

Что касается *Parayoldiella*, то сифон у них имеет значительно большую подвижность, и, следовательно, отпадает необходимость строгой пространственной ориентации животного.

Характер подвижности сифона и механизм его ориентации у *Ledellinae* и *Parayoldiellina* также неодинаковы. Растяжение сифона в обоих случаях осуществляется за счет гидравлического механизма; но в состав паренхиматозной ткани, заполняющей у первых стенки сифона, входят мускульные элементы, способные обеспечить изгибание сифональной трубки. У вторых, напротив, ригидность сифона более совершенна, поскольку пространство между очень тонкими стенками сифона целиком заполняется гемолимфой и подвижность сифона, во-первых, более ограничена и, во-вторых, обеспечивается только мускульными элементами, входящими в состав сифональных карманов. Если подвижность сифона *Ledellinae* можно сравнить с подвижностью резиновой трубки, то сифон *Parayoldiellinae* может поворачиваться, но не изгибаться. Заметим, кстати, что длина сифона в первом случае значительно больше, чем во втором.

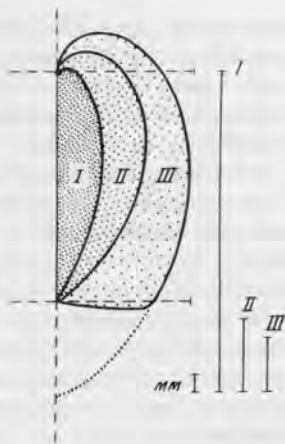
Таким образом, четко выраженный рострум — как раз тот ответ на возможности сифона к отклонениям от цилиндрической формы, какой необходим и достаточен для эффективной защиты органа; широко закругленный "рострум" *Parayoldiella* — реакция на возникновение сплошной полости, обеспечивающей ригидность сифона и становление мышечного механизма сифональных карманов.

Такой способ организации заднего конца тела, какой наблюдается у *Ledellidae*, есть в определенном смысле наиболее совершенный и вместе с тем наиболее специализированный способ устройства сифонного аппарата. Тенденция к формированию двух сифонов (вводного и выводного) и их последующему замыканию, естественно ожидаемые процессы (см. [Yonge, 1939]), и предположение о том, что такое замыкание происходило в ходе эволюции *Protobranchia* не раз, вполне допустимо; вместе с тем формирование выводного сифона в виде цельной трубки при полном отсутствии вводного сифона — ситуация настолько своеобразная, что предположение о независимом возникновении подобного варианта представляется крайне маловероятным. У прочих групп подотряда *Nuculina* наблюдается взаимозависимая эволюция обоих сифонов, основные этапы которой можно проследить в цепи рецентных форм; высшая же ступень эволюции, достигнутая одним сифоном, в сочетании с полным отсутствием другого — явление уникальное.

Заканчивая обсуждение сифонного аппарата *Ledellidae*, хочется высказать предположение о функции сифона у членов этого семейства. Сифон у двустворчатых моллюсков обычно понимается как отверстие, желобок или трубка, сквозь которые осуществляется водообмен; попутно через выводной сифон выносятся фекалии. Мы имеем основание предполагать, что в данном случае сифональная трубка в водообмене не участвует или участвует незначительно. В пользу такого предположения свидетельствует очень узкий канал и отсутствие внутри него ресничного вооружения; основная функция сифона — выведение фекалий, которое осуществляется, вероятно, перистальтикой сифональных стенок. Иными словами, с функциональной точки зрения сифон в данном случае — надстройка, или продолжение ректума; картина, изображенная на рис. 21, VII, иллюстрирует это положение.

В таком случае возникает вопрос — каким образом осуществляется водообмен в мантийной полости. Ответ на этот вопрос дает опять-таки строение сифона и строение пищевода. В этой связи важно обратить внимание на то, что сифон, сильно раз-

Рис. 23. Сравнение поперечных сечений (на уровне макушек) створок раковины *Bathyspinula oceanica* (I), *Ledella ultima* (II) и *L. crassa* (III), приведенных к одному размеру. Вертикальные линии справа показывают истинные соотношения высоты раковины. Объяснения в тексте



дуваясь при поступлении гемолимфы в его стенки, способен, вероятно, играть роль сфинктера и задерживать в прямой кишке фекальные стержни; резкий изгиб пищевода обеспечивает временное прекращение подачи пищевого материала в желудок; этот материал накапливается в дистальном участке пищевода — между ртом и изгибом. Сокращаясь, передний аддуктор пережимает пищевод в месте его изгиба. Наличие двух "накопительных камер" в начале и конце пищеварительного тракта заставляет полагать, что у моллюсков период активности сменяется периодом покоя, когда створки закрыты. В неактивном состоянии в дистальную часть пищевода собираются те пищевые частицы, которые в последнюю очередь попали в мантийную полость, и они остаются там вплоть до следующего периода активности. При раскрытии створок вода выводится из мантийной полости тем же путем, т.е. через щель, заключенную между задним сенсорным клапаном и сифоном.

Далее, интересно рассмотреть размерные группы, существующие в пределах семейства. Виды рода *Bathyspinula* имеют длину раковины, достигающую 20 мм, и лишь в редких случаях (*B. latirostris*) эта величина составляет 5 мм. Виды родов *Ledellina* и *Parayoldiella* имеют длину раковины 3—10, обычно 5—7 мм, а самые мелкие *Ledellidae* — виды рода *Ledella* — обычно не превышают в длину 3—4 мм. Если параллельно с этим обратить внимание на относительную толщину раковины, то наиболее плоскими окажутся виды рода *Bathyspinula*, а самыми выпуклыми, порой почти шаровидными — *Ledella*. Увеличение относительной выпуклости с уменьшением линейных размеров в пределах таксона ранга рода и семейства составляют тенденцию, общую, по меньшей мере, среди *Protobranchia*. Естественно, эта закономерность касается не вообще уменьшения размеров в любых масштабах, а только тех форм, которые переступили некий размерный порог; эмпирически этот порог можно грубо оценить в 4—5 мм. Большинство форм, раковины которых меньше этой величины, имеют относительно более вздутую раковину по сравнению с родственными формами большего размера. Наиболее мелкие представители *Protobranchia* с длиной раковины 1—3 мм всегда имеют почти шаровидную раковину [Sanders, Allen, 1973].

Сильная выпуклость раковины мелких форм — результат разрешения проблемы размещения всех органов, свойственных более крупным животным, в малом объеме; наиболее актуальна проблема размещения зрелых гонад. Яркая иллюстрация этого положения — *Ledella crassa*. В раннем постэмбриогенезе поперечное сечение раковины этого вида нарастает по логарифмической спирали; в некоторый момент правильность кривизны спирали нарушается за счет того, что брюшные кромки створок начинают расти в плоскости, почти перпендикулярной сагиттальной плоскости животного (рис. 23). В результате длина и высота раковины не меняется, а объем, заключенный внутри створок значительно увеличивается. По-видимому, такая аллоустрофия связана с наступлением половой зрелости и резким увеличением объема гонад, ибо все прочие органы имелись и нормально функционировали и до изменения характера роста раковины: единственный аппарат, способный резко увеличить свой объем на какой-то стадии постэмбриогенеза, — это половые железы. Такая же в принципе картина наблюдается у *L. solidula* и *L. kermadecensis*, с той, однако, разницей, что здесь разрастается не брюшной, а спинной край

раковины: резко расширенный щиток есть результат этого процесса. Кроме того, в данном случае увеличение объема раковины — процесс постепенный, а не внезапный, как у *L. crassa*. Возможно также, что у двух последних видов расширенный спинной край раковины обеспечивает попутно и большую свободу движения ктенидиев.

В заключение кратко коснемся еще одного вопроса. В пределах рода *Ledella* имеется 4 подрода, различающихся строением раковины и топографическими особенностями задней кишки. В составе номинативного подрода существует две группы видов; представители одной группы имеют однооборотную заднюю кишку, у членов второй группы кишка образует 4 или более оборотов.

В роде *Bathyspinula* наблюдается аналогичная картина: у одного вида (*B. calcar*) кишечник образует один оборот, у прочих видов — не менее семи оборотов. Соответственно здесь выделяются два подрода, причем надо подчеркнуть, что виды этих подродов различаются не только длиной кишечника, но и конхологическими признаками. Что касается *Ledella* s. str., то, помимо длины задней кишки, мы не можем указать признаки, которыми различались бы две группы видов, поэтому придавать им таксономический статус не представляется целесообразным.

Такая параллельная изменчивость признаков обычно наблюдается у родственных таксонов, и данный случай, по-видимому, надо толковать в свете воззрений о гомологических рядах [Вавилов, 1935]. Существенно, что виды с однооборотным и многооборотным кишечником иногда встречаются совместно.

ОСОБЕННОСТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ LEDELLIDAE

Основное внимание здесь уделяется распространению родов *Ledella* и *Ledellina*, поскольку распространение видов *Bathyspinula* подробно рассмотрено ранее [Филатова, 1976], а роду *Parayoldiella* будет посвящена одна из последующих статей. Напомним, что виды рода *Bathyspinula* широко распространены во всем Мировом океане, кроме Северного полярного бассейна и Антарктики; чаще всего встреча-

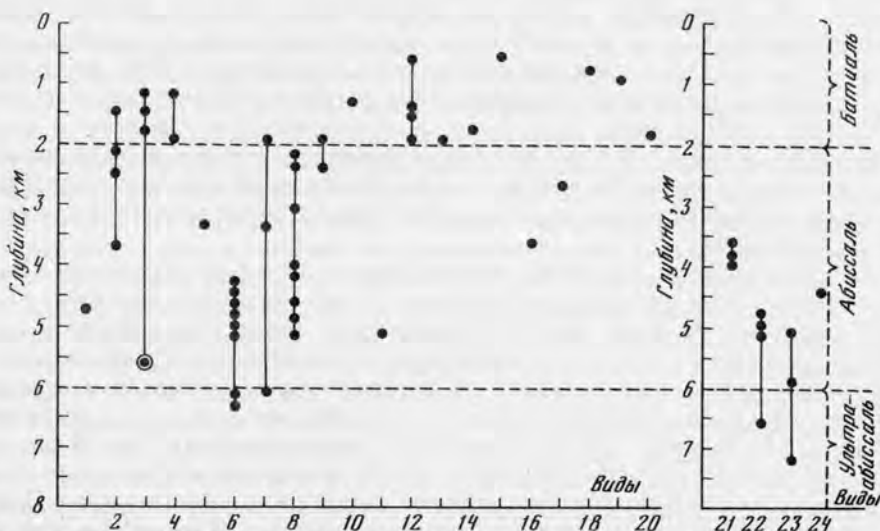


Рис. 24. Распределение по глубинам видов *Ledella* (левый график) и *Ledellina* (правый график).
 Левый график: 1 — *Ledella bushae*; 2 — *sublaevis*; 3 — *L. ecaudata*; 4 — *L. procumbens*; 5 — *L. sandersi*; 6 — *L. crassa*; 7 — *L. inopinata*; 8 — *L. ultima*; 9 — *L. kermadecensis*; 10 — *L. austrocubana*; 11 — *L. galathea*; 12 — *L. solidula*; 13 — *L. jucatanica*; 14 — *L. confinis*; 15 — *L. semen*; 16 — *L. tasmanica*; 17 — *L. pustulosa*; 18 — *L. aequatorialis*; 19 — *L. miliacea*; 20 — *L. polita*. Правый график: 21 — *Ledellina formabile*; 22 — *L. convexirostra*; 23 — *L. olivacea*; 24 — *L. anteropiana*.

ются на глубинах ложа океана 4—5 км, минимальная глубина 2312 м (*B. filatovae*), максимальная — 9335 м (*B. vitjasi*); обитают как на ложе океана, так и в желобах. Распространение *Parayoldiella* ограничено ультраабиссалью системы глубоководных желобов западной части Тихого океана — от Марианского и Филиппинского и др. на юге до Курило-Камчатского на севере; глубины, на которых встречены представители рода, — от 6475 до 9530 м, т.е. это единственный эндемичный ультраабиссальный род в семействе *Ledellidae*.

Для удобства изложения распространение родов *Ledella* и *Ledellina* рассмотрим отдельно — по вертикали и горизонтали.

Вертикальное распространение. Графики (рис. 24) отражают некоторые закономерности, свойственные видам рассматриваемых родов. Прежде всего заметна четкая приуроченность обоих таксонов по отношению к абиссальным глубинам и их расхождение по глубине обитания: *Ledella* в основном приурочены к нижней батиали и абиссали, *Ledellina* — к средней и нижней абиссали и ультраабиссали.

Около трети известных видов *Ledella* (7) встречаются, начиная с глубин нижней батиали. Таковы *L. solidula*, *L. austrocubana*, *L. inopinata* и др. Особо следует отметить встречаемость в нижней батиали *L. escaudata*, что связано с наличием холодных антарктических вод; вид поднимается до глубин 2—1,5 тыс. м, что, видимо, связано с его холодноводностью и, вероятно, антарктическим происхождением.

Виды рода *Ledellina* придерживаются больших глубин, чем виды рода *Ledella*, встречаясь в средней и нижней абиссали и даже в верхней ультраабиссали; выше 3500 м они не обнаружены. Существенно, что найдены они как во впадинах ложа океана, так и в глубоководных желобах (*L. olivacea* в Атакамском и Перуано-Чилийском, *L. convexirostra* в Курило-Камчатском).

Географическое распространение (см. рис. 25). Биogeография видов рода *Ledella* в Мировом океане в отличие от видов *Ledellina* носит чисто океанический характер: они не встречаются в морях, даже в таких, как Берингово и Охотское, имеющих соединение с Тихим океаном через глубоководные проливы Алеутской и Курильской островных гряд.

Другая особенность распространения рассматриваемого семейства — отсутствие его представителей в Арктическом бассейне и его окраинных глубинных районах. Единственное указание Горбунова [1946] на наличие здесь *Ledella tamara* Горбупов относится к виду из другого семейства. Отсутствие *Ledellidae* в Полярном бассейне можно, вероятно, связать с существованием ряда мелководных районов типа Берингова пролива и порогов на границе с Северной Атлантикой.

Вместе с тем общее распространение рода *Ledella* указывает на то, что род тяготеет к Южному полушарию, встречаясь и в ряде районов Субантарктики. Об этом же говорит и наибольшее число видов *Ledella*, найденных в абиссали океана южнее северного тропика (особенно в Атлантике), а также распространение антарктического вида *L. escaudata*, найденного впервые в Тихом океане у берегов Антарктиды, а позже в море Скотия. Не менее показательно распространение *L. (Magaleda) inopinata* к юго-востоку от Австралии, в Австралийском заливе и в море Скотия.

Выше отмечалось отсутствие *Ledella* в северо-западной части Тихого океана; в этом океане род вообще представлен всего четырьмя видами (кроме субантарктических *L. inopinata* и *L. escaudata*). Наибольший интерес представляет распространение *L. crassa* и пары близких видов, объединяемых в подрод *Amphilata*: *L. solidula* и *L. kermadecensis*. *L. solidula* найдена у берегов Бразилии, в Карибском море, на южном тропике западнее Южной Америки и на островном склоне Самоа. *L. crassa* имеет более широкий ареал: она широко распространена в Атлантике, встречается в Индийском океане и в восточной части Тихого: от южного тропика до 50° с.ш. Подобные типы распространения наводят на мысль, что эти виды могли проникнуть из Атлантики в Тихий океан, либо обогнув южную оконечность Америки, т.е. из Субантарктики, либо через Панамский перешеек, который в течение длительного времени в кайнозой, опускаясь, обеспечивал прямую связь между обоими оке-

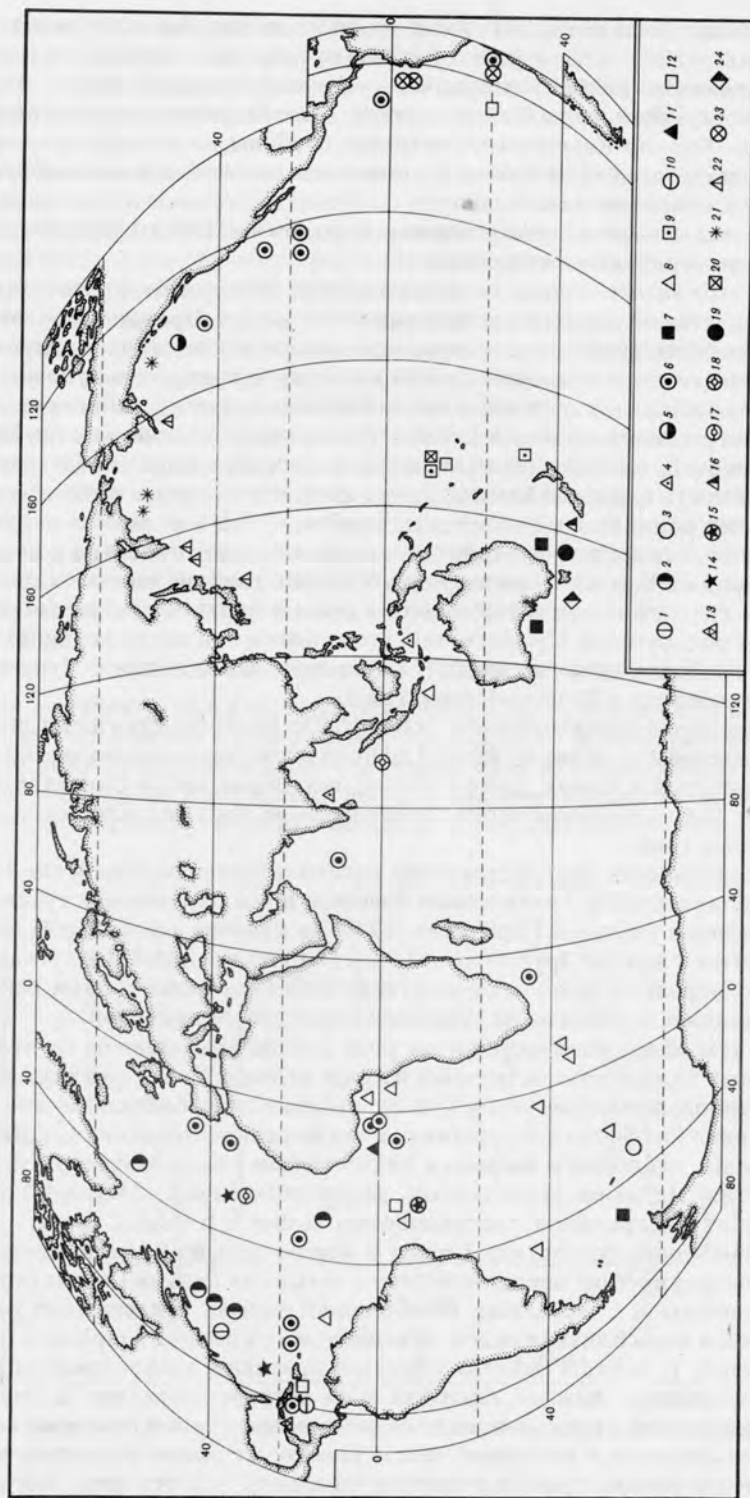


Рис. 25. Распространение видов родов *Ledella* и *Ledellina*
 Цифровые обозначения, как на рис. 24.

анами. В третичное время эта связь не раз прерывалась, но существовала еще в нижнем плиоцене.

Думается, что *L. crassa* распространялась, скорее всего, первым путем, т.е. с антарктическим течением, а *L. solidula* — через Панамский район. Основанием для высказанного предположения служат следующие факты. Тихоокеанские раковины *L. crassa* практически неотличимы от раковин из Атлантики; в Тихом океане близких видов нет; *L. crassa* — вид широко распространенный, процветающий и, скорее всего, эволюционно молодой; в Тихом океане вид встречается у южного тропика, т.е. в сфере влияния антарктического течения.

По *L. solidula* мы располагаем значительно более скромным материалом, но даже по этому материалу можно видеть, что тихоокеанские раковины несколько отличаются от атлантических; в западной части Тихого океана имеется близкий вид — *L. kermadecensis*, более нигде не встречающийся и составляющий вместе с *L. solidula* отдельный подрод *Amphilata*; ареал *L. solidula* значительно уже, чем ареал *L. crassa*; в восточной части Тихого океана вид встречен на малой глубине (560 м), и, следовательно, мог в свое время преодолеть сравнительно мелководный порог на месте нынешнего Панамского перешейка; минимальная глубина нахождения *L. crassa* — более 4000 м.

Сопоставляя все эти факты, можно предположить, что *L. solidula* — более древний вселенец в Тихий океан, проникший в раннем кайнозое через Панамский пролив, тогда как *L. crassa* проникла, вероятно, позже — обогнув с юга Южную Америку.

Ledellina — небольшой (4 вида), чисто тихоокеанский род, причем два вида населяют его северную часть, включая Берингово море (*L. formabile* и *L. convexirostra*), а два других — южную часть: Перуано-Чилийский и Атакамский желоба (*L. olivacea*) и австралийскую Субантарктику (*L. anteroplana*).

ЛИТЕРАТУРА

- Вавилов Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. М.: Л.: Сельхозгиз, 1935, 2-е изд., с. 1—56.
- Горбунов Г.П. Новые и интересные Mollusca и Brachiopoda из Северного Ледовитого океана. — В кн.: Тр. Дрейф. эксп. Главсевморпути на л/п "Седов". 1939—1940. Л.: Главсевморпуть, 1946, с. 308—318.
- Скарлато О.А., Старобогатов Я.И. Основные черты эволюции и система класса Bivalvia. — Тр. ЗИН АН СССР, 1979, т. 80, с. 5—38.
- Филатова З.А. О некоторых новых видах двустворчатых моллюсков северо-западной части Тихого океана. — Тр. ИОАН СССР, 1958, т. 27, с. 208—218.
- Филатова З.А. О некоторых массовых видах двустворчатых моллюсков из ультраабиссали Курило-Камчатского желоба. — Тр. ИОАН СССР, 1971, т. 92, с. 46—60.
- Филатова З.А. Состав рода глубоководных двустворчатых моллюсков *Spinula* (Dall, 1908) (Mallettiidae) и их распространение в Мировом океане. — Тр. ИОАН СССР, 1976, т. 99, с. 219—240.
- Allen J.A. Evolution of the deep sea protobranch bivalves. — Philos. Trans. Roy. Soc. London B, 1978, vol. 284, p. 387—401.
- Allen J.A., Sanders H.L. Studies on deep-sea Protobranchia (Bivalvia); the families Siliculidae and Lametilidae. — Bull. Mus. Comp. Zool., 1973, vol. 145, N 6, p. 263—310.
- Allen J.A., Sanders H.L. Studies on the deep-sea Protobranchia; the subfamily Spinulinae (family Nuculanidae). — Bull. Mus. Comp. Zool., 1982, vol. 150, N 1, p. 1—30.
- Clarke A.H. Abyssal mollusks from the South Atlantic ocean. — Bull. Mus. Comp. Zool., 1961, vol. 125, N 12, p. 345—387.
- Clarke A.H. Annotated list of bibliography of the abyssal marine molluscs of the world. — Bull. Mus. Nat. Canada, 1962, vol. 181, p. 1—114.
- Clarke A.H. Arctic archibenthal and abyssal molluscs. II. Molluscs dredged from drifting station Charlie (Alpha II). — Bull. Mus. Nat. Canada, 1963, vol. 185, p. 90—109.
- Dall W.H. The mollusca and the brachiopoda. Reports on the dredging operations off the west coast of Central America by the US Fish Comission steamer Albatross. — Bull. Mus. Comp. Zool., 1908, vol. 43, p. 205—487.
- Habe T. Systematics of mollusca in Japan. Bivalvia and Scaphopoda (in Japan). 1977. 372 p.
- Hertlein L.G., Strong A.M. Mollusks from the west coast of Mexico and Central America. — Zoologica N.Y., 1940, vol. 25, p. 369—430.

- Iredale T. Results from Roy Bell's molluscan collections. — Proc. Linn. Soc. N.S. Wales, 1924, vol. 49, p. 179—278.
- Iredale T. Mollusca from the continental shelf of Eastern Australia, 2. — Rec. Austral. Mus., 1929, vol. 17, p. 157—189.
- Knudsen J. The systematics and biology of abyssal and hadal Bivalvia. — Galathea Rep., 1970, vol. 11, p. 7—236.
- Okutani T. Archibenthal and abyssal mollusca collected by the R.V. Soyo-Marui from Japanese waters during 1964. — Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab., 1966, N 46, p. 1—32.
- Owen G., Trueman E.R., Yonge C.M. The ligament in the Lamellibranchia. — Nature, 1953, vol. 171, p. 73—78.
- Pelseneer P. Amphineures, Gastropodes et Lamellibranches. Zoologie. Mollusques. — Rés. Voyage S.A. Belgica, 1903, p. 1—85.
- Powell A.W.B. New recent and tertiary Nuculanidae from the New Zealand. — Proc. Malacol. Soc. London, 1935, vol. 21, p. 252—255.
- Prashad B. The Lamellibranchia of the Siboga expedition. Systematic part II. — Siboga Exped., 1932, N 53c, p. 1—353.
- Sanders H.L., Allen J.A. Studies on deep-sea Protobranchia (Bivalvia). Prologue and Pristiglomidae. — Bull. Mus. Comp. Zool., 1973, vol. 145, p. 237—261.
- Sanders H.L., Allen J.A. Studies on deep sea Protobranchia (Bivalvia); the family Tindariidae and the genus Pseudotindaria. — Bull. Mus. Comp. Zool., 1977, vol. 148, N 2, p. 23—59.
- Seguenza C. Nuculidi terziarie rinvenute nelle provincia meridional d'Italia. — Atti Accad. naz. Lincei. Mem. Ser. 3, 1877, N 1, p. 1182—1200.
- Smith E.A. Report on the Lamellibranchiata collected by H.M.S. Challenger during the years 1873—1876. — Rep. Sci. Res., Challenger, Zool., 1885, vol. 13, p. 1—341.
- Thiele J. Handbuch der systematischen Weichtierkunde. Jena, 1935, Bd. II, S. 779—1154.
- Thiele J., Jaeckel S. Muscheln der Deutschen Tiefsee-Expedition. — Wiss. Ergeb. Dt. Tiefsee-Exped. "Valdivia", 1931, Bd. 21, H. 1, S. 159—268.
- Verrill A.E., Bush K.J. Revision of the genera Ledidae and Nuculanidae of the Atlantic coast of the United States. — Amer. J. Sci., 1897, vol. 3, p. 51—63.
- Verrill A.E., Bush K.J. Revision of the deep-water Mollusca of the Atlantic coast of North America, with descriptions of new genera and species. I. Bivalvia. — Proc. US Nat. Mus. 1898, vol. 20, p. 775—901.
- Wagner F. Faunal report, Submarine geology program, Polar continental shelf project, Isachsen, district of Franklin. — Geol. Surv. Canada Pap., 1962, N 61-27, p. 1—10.
- Warén A. The taxonomy of some North Atlantic species referred to Ledella and Yoldiella (Bivalvia). — Sarsia, 1978, vol. 63, N 4, p. 213—219.
- Warén A. Ledella Verrill et Bush, 1897 (Mollusca, Bivalvia) proposed designation of type species. — Bull. Zool. Nomencl., 1981, vol. 38, pt 2, p. 134—137.
- Yonge C.M. The protobranchiate Mollusca: A functional interpretation of their structure and evolution. — Philos. Trans. Roy. Soc. London B, 1939, vol. 230, N 566, p. 79—147.
- Yonge C.M. Mantle fusion in the Lamellibranchia. — Pubbl. Staz. zool. Napoli, 1957, vol. 29, p. 151—171.

SIZE, STRUCTURE AND DISTRIBUTION OF THE DEEP-SEA BIVALVIA OF THE FAMILY LEDELLIDAE (PROTOBRANCHIA)

Z.A. Filatova

, A.A. Schileyko

Summary

Bivalvia molluscs of the family Ledellidae characterized mainly by a single (excretory) siphon, fully closed. The family divides into two subfamilies: Ledellinae, with stout siphon having many lacunes in its walls. There are 3 genera: Bathyspinula (2 subgenera), Ledellina gen. n. and Ledella (4 subgenera). Subfam. Parayoldiellinae subfam. n. has a siphon with double walls; there are 2 genera: Parayoldiella and Intercalaria gen. n. The morphofunctional analyses of main features of Ledellidae was made. The geographical and vertical distribution of Ledellidae in the Ocean were demonstrated.

УДК 594.5

ПЕРЕОПИСАНИЕ *CHIOTEUTHIS JOUBINI* VOSS, 1967 (CERHALOPODA, CHIOTEUTHIDAE)

К.Н. Несис, И.В. Никитина

Л. Жубен [Joubin, 1933] описал под названием *Chiroteuthis lacertosa* Verrill, 1881 кальмара (общая длина 57 см, длина щупалец 38 см), выловленного э/с "Дана" в Экваториальной Атлантике — Северное пассатное течение северо-восточнее Гвианы. Г. Восс [Voss, 1967] заметил, что это описание резко отличается от описания *Ch. lacertosa* (ныне *Ch. veranyi lacertosa*) у Верилля [Verrill, 1881] и самого Жубена [1924] и от строения голотипа *Ch. lacertosa* и, не переисследуя экземпляр Жубена, дал ему новое видовое название *Ch. joubini* n.sp. Недавно М. Кларк [Clarke, 1980] описал из желудков кашалотов, добытых в южной части Индийского океана, почти целого *Ch. joubini* с длиной мантии (ДМ) 12 см, голову меньшего кальмара и еще одного кальмара с ДМ также 12 см, которого он предположительно отнес к особому виду и который, по нашему мнению, также относится к *Ch. joubini*.

В нашем распоряжении находится 11 экз. этого вида. Самый маленький — ДМ в нефиксированном виде 54 мм, в фиксированном 50 мм — выловлен в море Банда южнее экватора в 57-м рейсе "Витязя" (1975 г.). 7 экземпляров — молодь и совершенно незрелые самки (I стадия зрелости), ДМ 55—70 мм, а также обрывки очень молодого кальмара — добыты над горой Экватор в западной части Индийского океана (36-й рейс нис "Академик Курчатов" и 2-й рейс нис "Рифт", 1983 г.). Чуть более крупный, тоже неполовозрелый кальмар, ДМ 82 мм, пойман в Атлантике на северной окраине Саргассова моря в 4-м рейсе нис "Петр Лебедев" (1964 г.). Молодой самец, ДМ 99 мм, выловлен в южной части Индийского океана близ антарктической конвергенции севернее о-ва Кергелен (4-й рейс "Витязя", 1983 г.). Взрослая самка (ДМ 25 см) подобрана мертвой на поверхности океана в Гольфстриме приблизительно посередине между широтами мест поимки экземпляра с ДМ 82 мм и голотипа Жубена (2-й рейс нового "Витязя", 1982 г.). Хотя она повреждена — отсутствуют щупальца и концы некоторых рук, ее изучение вместе с 10 другими нашими экземплярами и кальмарами, описанными Кларком, дает возможность переписать вид и исправить допущенные в первоописании ошибки.

СЕМЕЙСТВО CHIOTEUTHIDAE

Chiroteuthis lacertosa: Joubin, 1933: 26—30, fig. 23—29 (non Verrill, 1881, nec Joubin, 1924).
Chiroteuthis joubini: Voss, 1967: 79; Young, 1972: 71; Hecuc, 1977: 7; 1980: 64; 1982: 243;
Clarke, 1980: 180—184, fig. 146—147.
Chiroteuthis sp. A: Clarke, 1980: 185.

Материал. Молодой экз., ДМ 50 мм, нис "Витязь", рейс 57-й, ст. 7268, 21.III 1975 г., 05°33,5' ю.ш., 131°12' в.д., разноглубинный трал Айзекса—Кидда
10. Зак. 1563

(РТАК), горизонт 100 м, время лова 03.00—04.00; юв. ? ? ДМ 61 и 68 мм, юв. ДМ 55, 64 и 64 мм, головы юв., ДМ ориентировочно 65 и 30 мм, гора Экватор, 01°05' с.ш., 56°30' в.д., объединенный рейс нис "Академик Курчатов" (36-й рейс) и "Рифт" (2-й рейс), ст. 3701, 3708, тралы 4, 27, 16—19.III и 6.V 1983 г., РТАК, горизонт 600—0 м (ночь) и донные тралы 400—700 м (пелагиаль, ночь) и 800—810 м (дно, день); юв. ? ДМ 82 мм, нис "Петр Лебедев", рейс 4-й, ст. 123, 17.IV 1964, 37°51' с.ш., 43°55' з.д., РТАК, горизонт 550 м, время 00.40—01.10; молодой ♂, нис "Витязь" рейс 4-й, ст. 287-8230, 30—31.I 1983 г., 45°09' ю.ш., 69°13' в.д., РТАК, горизонт 100 м, время 23.20—00.20; взрослая ♀, то же судно, рейс 2, ст. 148-8091, 21.V 1982 г., 29°44' с.ш., 76°54' з.д., сачок, поверхность, время 10.00.

Описание. Взрослая самка: ткани студенистой консистенции. Мантия (рис. 1,а) бокаловидная: коническая в передней и цилиндрическая в задней половине, с длинным треугольным выступом спереди на спинной стороне, ее ширина 34% (у молодых 15—20%) ДМ. Кожа гладкая. Плавник почти округлый, сидит на цилиндрической задней части мантии и не доходит до ее конца, его длина 30, ширина 29% (у молодых 36—42 и 35—40%) ДМ. Голова длинная, узкая, не расширенная, ее длина 32, ширина 10% (у молодых 38—55 и 15—19%) ДМ. Глаза крупные, слабо выступающие, почти без синуса. На брюшной стороне глазного яблока 13 округлых фотофоров, расположенных двумя дугами: 6 во внутренней, 7 во внешней дуге; 4 фотофора в середине внешней дуги сближены; фотофоры внешней дуги мельче, чем внутренней, кроме того, в пределах одной дуги они несколько различаются по размерам (рис. 2,а,б). У молодых кальмаров 12—14 глазных фотофоров — 6—7 во внутренней и 5—7 во внешней дуге. Краевые фотофоры крупнее средних и далеко отставлены от них; средние фотофоры внешней дуги тесно сближены (у экз. с ДМ 82 мм три центральные из них соединены полоской золотистой ткани, средние же фотофоры внутренней дуги не соприкасаются и не соединены полоской ткани) (рис. 2,в). Все фотофоры белого или серебристого цвета у свежепойманных кальмаров и золотистого цвета после фиксации (уже на другой день).

Буккальное крепление DDVV. Руки относительно тонкие (кроме 4-й пары), с зачаточными защитными мембранами и слабо развитыми киями на 1—3-й парах. Порядок длины рук у молодых экземпляров 4:3:2:1, их длина в среднем соответственно 199, 98, 72 и 46% ДМ. Присоски на первых трех парах рук крупные — диаметр до 2,7 мм, шаровидные, сближенные, на 4-й паре очень мелкие и далеко расставлены, образуя зигзагообразный ряд. Самые крупные присоски в базальной части рук 3-й пары. Диаметр наибольших присосок у молодки в среднем 2,2% ДМ. Кольца базальных присосок рук с тесно сближенными низкими округленными зубцами на дистальном крае, проксимальный край гладкий. На крупных присосках насчитывается 16—22 (у очень молодых кальмаров 6—10) низких зубцов. В дистальной половине рук 1—3-й пар низкие округленные зубцы присосок (рис. 2,з) сменяются высокими, узкими и острыми (рис. 2,и), их 8—12. Смена присосок с тупыми зубцами присосками с острыми зубцами происходит постепенно приблизительно на границе первой и второй трети рук. Руки 4-й пары почти вдвое длиннее рук 3-й пары и значительно шире их (хотя и не настолько, как у *Ch. veranyi*), с шириной боковой оторочки с наружной стороны. Вдоль основания оторочки параллельно присоскам протягивается ряд мелких погруженных в кожу фотофоров. Они расположены вдоль всей руки на равных расстояниях, у экз. с ДМ 82 мм их около 40. Присоски этой пары рук с высокими, но округлыми зубцами по всей длине руки (у молодых кальмаров дистальные присоски тоже с острыми, но не узкими, а треугольными зубцами).

Шупальца взрослого кальмара обрваны. У молодых стебли чрезвычайно длинные — в 4—12 (в среднем в 7) раз длиннее мантии, тонкие, цилиндрические,

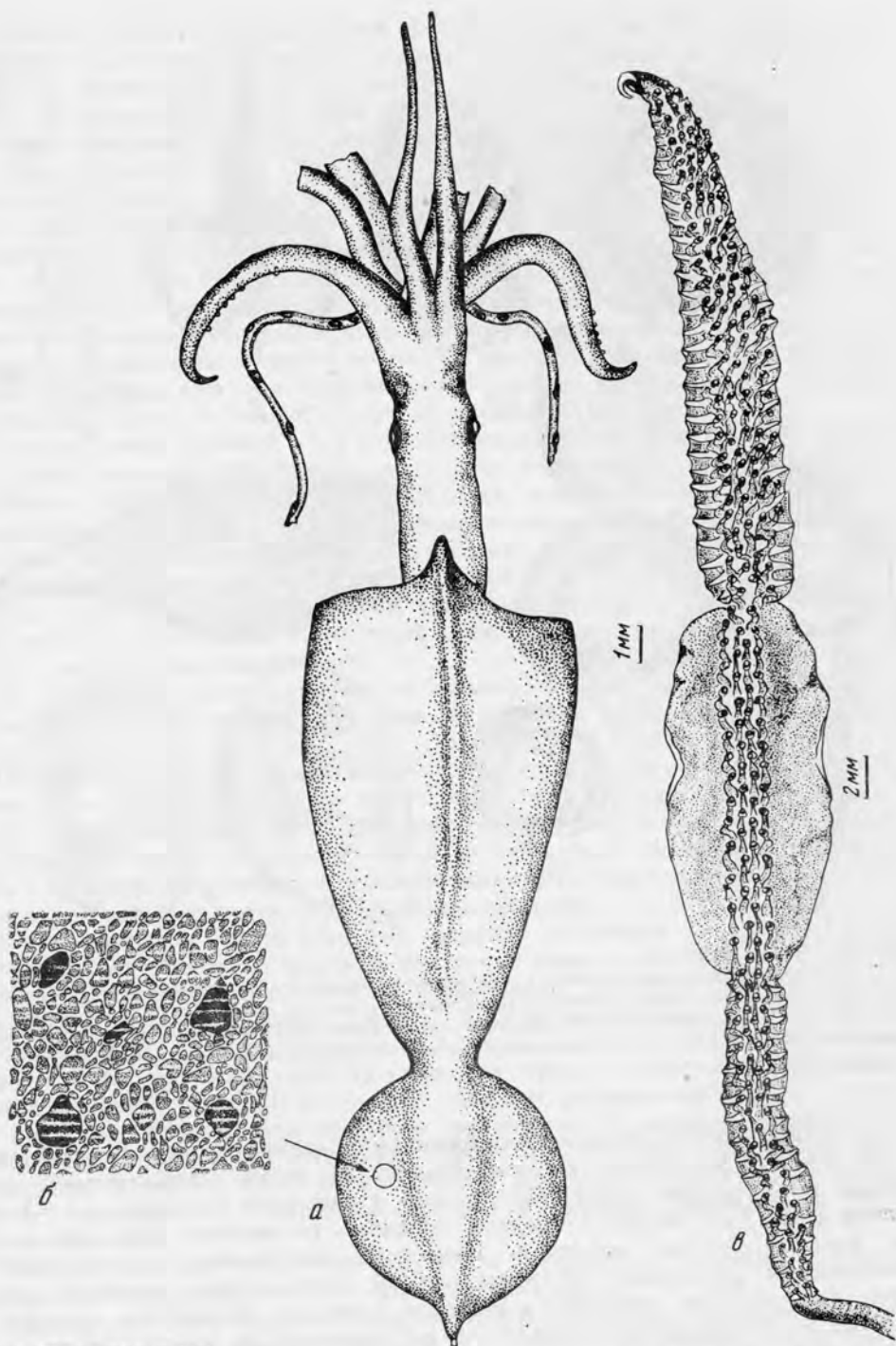


Рис. 1. *Chiroteuthis joubini*

a — общий вид взрослой самки; *б* — расположение хроматофоров на плавнике; *в* — булава молодой самки

расположен большой бульбовидный фотофор, переходящий в тонкий узкий "палец". На наружной стороне булавы над фотофором имеется овальное "окошко", окруженное светлой полоской кожи, сквозь него видна железистая ткань фотофора (рис. 2,е). Присоски на булавe начинаются там же, где защитные мембраны, и сначала располагаются в 2 ряда, но вскоре перестраиваются в 4 косых ряда. У экз. с ДМ 82 мм около 220 присосок. Ножки присосок одинаковой длины и не срастаются друг с другом у основания, они длинные, ширококонические в базальной части, с промежуточным темноокрашенным пленчатым расширением, окружающим тонкий стебелек, на котором и сидит сама присоска (рис. 2,ж). Кольца присосок булавы с 6 острыми коническими зубцами, которые плавно увеличиваются к середине дистального края, так что одного центрального зубца, выделяющегося своими размерами, нет. На дистальном конце булавы присоски внезапно исчезают у основания терминального фотофора, самые дистальные присоски лишь немногим меньше расположенных в середине булавы (рис. 1,в); на "пальчике" следов присосок нет.

Воронка очень длинная — у взрослой самки почти четверть ДМ, заходит за уровень переднего края глаза (у молоди относительно гораздо короче — в среднем 10% ДМ). Вороночный клапан хорошо развит. Обонятельные папиллы (рис. 2,д) тонкие, головчатые, расположены на нижнебоковой поверхности головы у места прикрепления воронки к голове. Вороночный хрящ (рис. 2,к—л) уховидный, с узким изогнутым и несколько отогнутым наружу трагусом и широким антитрагусом. Мантийный хрящ носовидный, с глубокими ямками для трагуса и антитрагуса. Затылочный хрящ с почти параллельными боковыми краями, спереди тупо заостренный.

По бокам от прямой кишки на некотором расстоянии от ее конца на чернильном мешке расположена пара крупных (8 мм) пузыревидных фотофоров (рис. 2,г).

Окраска молодых кальмаров светло-коричневая, взрослого — темно-коричнево-фиолетовая. Характерная особенность окраски — мелкие глазчатые пятна, разбросанные по всему телу: крупный темный хроматофор окружен узким светлым колечком и широким кольцом из мелких темных хроматофоров (рис. 1,б). Брюшная сторона тела лишь немного светлее спинной. Прозрачного окошка на мантии над ректальными фотофорами нет.

Клюв взрослой самки (рис. 3): верхняя мандибула с длинным слабо-изогнутым роострумом, капюшон сверху также очень слабо изогнут; челюстной угол тупой, режущий край крыльев с выступом; глоточная пластина высокая и широкая, с почти прямым гребнем. Нижняя мандибула: роострум тонкий, короткий, слегка изогнут, его длина 3,2 мм; челюстной угол тупой, плавно закругленный, режущий край крыльев без хряща и без выступа; боковая стенка глоточной пластины с широким, высоким, уплощенным гребнем, идущим от роострума к нижнезаднему краю мандибулы и расширяющимся назад; капюшон приблизительно $\frac{3}{4}$ длины гребня и в 1,75 раза длиннее роострума, в середине верхнего края сильно утончен и слегка изогнут вверх; гребень немного меньше $\frac{2}{3}$ основания мандибулы; крылья расширяются книзу, не потемневшие.

Гладиус обломан сзади, как обычно у хиротейтид, П-образного сечения, просвечивает на спинной стороне мантии по всей длине.

Взрослая самка находилась предположительно на III или IV стадии зрелости, но ее внутренности сильно разложились, яичник практически неразличим; длина нидаментальных желез около 4 см. Судя по непотемневшим крыльям клюва, она еще далеко не достигла дефинитивных размеров. Самки с ДМ 61—82 мм находились на I стадии зрелости, длина их нидаментальных желез 1,2—2,5 мм (1,7—3,0% ДМ). Пенис молодого самца — тонкая упругая нить длиной около 5 мм.

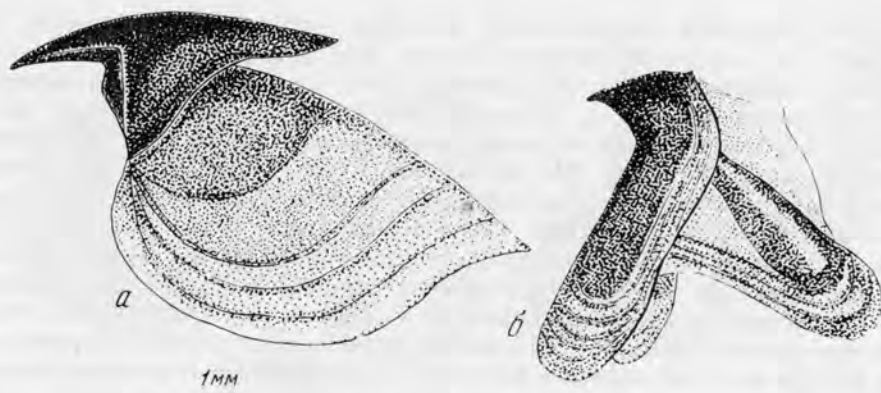


Рис. 3. Клюв взрослой самки *Ch. joubini*
 а — верхняя, б — нижняя мандибула

По мере роста кальмара относительный размер головы, плавника и наибольших присосок рук уменьшается, относительный размер воронки, длина рук, булав и ширина мантии увеличиваются.

Обсуждение. Пять признаков отличают наших кальмаров от первоописания Жубена [1933].

1. Жубен указывает, что ректальный фотофор непарный, у всех наших экземпляров он парный. Непарный фотофор не известен ни у каких других видов рода *Chiroteuthis*. Судя по положению кишечника на рисунке Жубена, возможно, что Жубен не заметил второго фотофора, так как они налегали один на другой.

2. У экземпляра Жубена 10 глазных фотофоров, по 5 в каждом ряду. Из экземпляров Кларка [1980] у двух также по 10 фотофоров, у третьего, обозначенного как *Chiroteuthis* sp. А, — 13. У наших кальмаров 12—14 фотофоров, причем различие размеров фотофоров в пределах одной дуги соответствует описанному Жубеном. Возможно, часть фотофоров у экземпляров Жубена и Кларка не сохранилась (они легко повреждаются), но более вероятно, что число фотофоров подвержено индивидуальной изменчивости: у *Ch. picteti* (= *Ch. imperator*) из залива Суруга (Хонсю, Япония) оно может колебаться вдвое: от 4 до 8 во внешней и от 6 до 11 в средней и внутренней дуге [Kubota et al., 1981].

3. У экземпляра Жубена есть прозрачное окошко на брюшной стороне мантии над ректальным фотофором. Его нет у наших экземпляров и экземпляров Кларка. Ректальные фотофоры имеются у многих видов кальмаров, но прозрачных окошек над ними нет ни у кого, так как при жизни мантия кальмаров прозрачна.

4. Ножки присосок булав у экземпляра Жубена лишены промежуточного расширения, впрочем, оно образовано тонкой пленкой, которая легко разрушается.

5. Кольца присосок булав у этого экземпляра вооружены пятью зубцами, из которых средний много длиннее боковых. У наших кальмаров они несут 6 зубцов, из них два средних равны и превосходят боковые. У кальмаров Кларка щупальца не сохранились. Один из его экземпляров отличается от наших еще тем, что у него кольца присосок рук несут 24—28 зубцов по всему периметру, тогда как у наших — лишь 16—22 зубца на дистальных 2/3 кольца.

Размеры наших экземпляров (мм) таковы:

Район	ЗАО	ЮЮО	САО	ЗИО	ЗИО	ЗИО	ЗИО	ЗИО	МБ
Пол	♀ ad.	♂	♀ I	♀ I	juv.	juv.	o	juv.	огм.
Длина мантии	252	99	82	68	64	64	61	55	50
Ширина мантии	85	19	15	10,5	12	12	11,5	8	6,5
Длина головы	80	38	35	33	30	35	29	25	23
Ширина головы	25	18	20	10	9,5	10	11	9,5	8,5
Длина плавника	76	40	38	25	27	26	22	22	22
Ширина плавника	73	39	39	24	24	24	23	21	18,5
Длина воронки	58	8,7	10	6,5	7,5	7,5	7	6	6
Длина рук:									
I пара	95	68	58	25	23	30	30	23	13
II пара	102+	100	90	45	37	45	35+	35	22
III пара	—	125	105	60	55	60	65	47	33
IV пара	—	245	185	110	110	155	115	100	80
Длина шупалец	—	1220	550	290	350	—	480	345	125
Длина булав	—	72	45	29	30	—	34	24	19
Диаметр наибольших присосок:									
II рука	2,7	1,35	1,7	0,95	1,5	1,75	1,3	1,1	0,75
III рука	—	1,5	2,0	1,0	1,6	1,8	1,5	1,2	0,9

Сокращения. ЗАО, САО — западная и северная части Атлантического океана, ЗЮО, ЮЮО — западная и южная части Индийского океана, МБ — море Банда.

Наши кальмары сходны с экземплярами Жубена и Кларка по общему облику и расположению глазных фотофоров двумя дугами, а с голотипом — по наличию на булаве промежуточного плавниковидного расширения защитной мембраны. Эти два признака не встречаются ни у каких других хиротейтид. Сходны также форма мантии, плавника, строение рук 4-й пары, присосок рук и пр. Впечатляет и большое сходство наших экземпляров из столь удаленных районов, как Северная Атлантика, запад и юг Индийского океана и море Банда. Поэтому мы считаем наши экземпляры конспецифичными с голотипом *Ch. joubini* и с экземплярами Кларка.

Распространение и размеры. Наши атлантические экземпляры и голотип добыты на южной, западной и северной периферии северного антициклонического круговорота Атлантики, 8—38° с.ш. Вид с таким распространением может быть тропическим, экваториальным или экваториально-западно-центральный, менее вероятно — северо-центральный. В Индийском океане вид найден в экваториальных водах, море Банда, в переходной полосе между южно-центральной и южной субтропической широтными зонами у Юго-Восточной Африки и Юго-Западной Австралии (30—35° ю.ш.) и в нотальной зоне (45° ю.ш.) — в местах, где теплые воды проникают далеко на юг. В Тихом океане этот вид пока не обнаружен, но вероятно его обнаружение в западной части океана. Кальмары пойманы на поверхности в ночных ловах незамыкающимися сетями на горизонтах 100, 500 и 550 м и в слоях 400—700 и 600—0 м, в дневном лове у дна на 800—810 м и извлечены из желудков кашалотов, питающихся преимущественно в мезопелагиали над материковым склоном и абиссальными глубинами [Clarke, 1980]. Наиболее вероятно, что *Ch. joubini* — тропическо-субтропический мезопелагический океанический вид, далеко проникающий в нотальную зону.

Размер клювов *Ch. joubini* из желудков кашалотов достигает 7,2 мм, мода 5,5—6 мм [Clarke, 1980]. Размер клюва нашей взрослой самки лишь 3,2 мм,

и если судить по ней, то средняя ДМ *Ch. joubini* в пище кашалотов составляет около 45 см, а максимальная превышает полметра. Соотношение размеров клюва и мантии у *Ch. joubini* сильно отличается от такового у североатлантических *Ch. veranyi*: по составленной для последних гистограмме [Clarke, 1980, рис. 153] при длине роострума нижней мандибулы 3,2 мм ДМ должна быть не 25 см, как у нашей самки, а 8—9 см. Средняя ДМ *Ch. veranyi* из Северной Атлантики 5—10 см, из юго-западной части Индийского океана — 15—20 см [Clarke, 1980], *Ch. picteti* из Южной Японии — от 7 до 13—17 см [Kubota et al., 1981]. Очевидно, *Ch. joubini* — один из самых крупных видов сем. *Chiroteuthidae*.

Положение в роде *Chiroteuthis*. Род *Chiroteuthis* включает 5 видов и 2 подвиды [Young, 1972; Несус, 1980, 1982]. Они могут быть разделены на четыре группы.

1. Нет ректального фотофора. Глазные фотофоры двумя параллельными полосками. Булава с нерасширенной защитной мембраной; ножки присосок булав с крыловидной оторочкой, их кольца с крупным центральным зубцом. *Ch. capensis* Voss, 1967 (= ? *Bigelowia atlantica* Macdonald et Clench, 1934).

2. Ректальный фотофор парный. Глазные фотофоры тремя дугами, обычно 23—24, неравных размеров и на неравных расстояниях друг от друга. Булава с расширенной защитной мембраной, не подразделенной на проксимальную и дистальную часть, трабекулы не ветвятся; ножки присосок булав с крыловидной оторочкой, их кольца с крупным центральным зубцом.

Ch. picteti Joubin, 1894 (= *Ch. macrosoma* Goodrich, 1896, *Ch. imperator* Chun, 1908).

3. Ректальный фотофор парный. Глазные фотофоры: 2 параллельные полоски и 3 отдельных фотофора разных размеров между ними. Булава с расширенной защитной мембраной, подразделенной на проксимальную, в которой трабекулы ветвятся, и дистальную часть; ножки присосок булав с крупным промежуточным чашевидным темноокрашенным расширением, их кольца с крупным центральным зубцом. Руки 4-й пары значительно шире, чем у видов первой и второй групп.

Ch. veranyi Férussac, 1835 (включая *Ch. veranyi lacertosa* Verrill, 1881 и *Chiroteuthis* sp. С Clarke, 1980), *Ch. calyx* Young, 1972.

Можно дать следующий диагноз вида *Ch. joubini* (четвертая группа): *Chiroteuthis* с парным ректальным фотофором, глазные фотофоры двумя дугами, разных размеров и на разных расстояниях друг от друга; защитная мембрана булав подразделена на проксимальную, среднюю и дистальную части, в первой и последней трабекулы не ветвятся, в средней они не заметны, и эта часть булав напоминает плавник; ножки присосок с маленьким промежуточным чашевидным расширением, их кольца без крупного центрального зубца. К этому диагнозу можно добавить, что руки 4-й пары расширены не так сильно, как у видов 3 группы, фотофоры на руках этой пары мелкие, бугорки (фотофоры?) на стебле щупальца заходят только на самый проксимальный участок булав (до конца булав у видов второй и третьей групп) и форма трагуса вороночного хряща очень характерна (по этому признаку можно идентифицировать даже особей с оборванными щупальцами и поврежденными глазными фотофорами).

Видно, что *Ch. joubini* занимает промежуточное положение между видами второй и третьей групп, приближаясь по одним признакам к *Ch. picteti*, по другим — к *Ch. veranyi* и *Ch. calyx* и отличаясь от всех прочих видов строением булав и фотофоров. Можно предположить, что *Ch. capensis* рано отделился от общей линии развития рода и эта линия шла от стадии, соответствующей *Ch. picteti*, через стадию *Ch. joubini* к стадии *Ch. veranyi* и *Ch. calyx*. Географическое и батиметрическое распространение

Ch. joubini соответствует этому предположению. *Ch. picteti* распространен в тропической Индо-Вестпацифике, в батиали и мезопелагиали, но почти исключительно над склонами. *Ch. veranyi* и его северотихоокеанский викариат *Ch. calyx* распространены в трех океанах преимущественно антитропически — в субтропиках умеренной зоне, а в тропики заходят лишь в восточных частях Атлантического и Тихого океанов; обитают также главным образом в батиали и надсклоновой мезопелагиали, но встречаются и вдали от склонов. Ареал *Ch. joubini* в значительной степени совпадает с ареалом *Ch. picteti*, но этот вид встречается и в Атлантике, и за пределами тропиков, и не привязан к склону столь сильно, как *Ch. picteti*, приближаясь тем самым к *Ch. veranyi*. Ареал *Ch. joubini* частично совпадает с ареалом *Ch. veranyi*, в южной части Индийского океана оба вида были встречены в одной пробе, но в основе своей это тропический вид.

ЛИТЕРАТУРА

- Hesic K.H. Географические группировки головоногих моллюсков пелагиали тропической Западной Пацифики. — Тр. ИОАН СССР, 1977, т. 107, с. 7—14.
- Hesic K.H. Систематическое положение *Chiroteuthis famelica* Berry (Cephalopoda, Oegopsida). — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1980, т. 85, вып. 4, с. 59—66.
- Hesic K.H. Краткий определитель головоногих моллюсков Мирового океана. М.: Легк. и пищ. пром-сть, 1982. 360 с.
- Clarke M.R. Cephalopoda in the diet of sperm whales of the southern hemisphere and their bearing on sperm whale biology. — Discovery Rep., 1980, vol. 37, p. 324.
- Joubin L. Contribution à l'étude des Céphalopodes de l'Atlantique nord. 4 : Res. Camp. Sci. Monaco, 1924, t. 67, p. 113.
- Joubin L. Notes préliminaires sur les Céphalopodes des croisières du "Dana" (1921—1922). 4. — Ann. Inst. Océanogr. Monaco. N.S., 1933, t. 13, N1, p. 49.
- Kubota T., Koshiga M., Lkutani T. Some biological data on *Chiroteuthis imperator* from Suruga Bay, Japan (Cephalopoda: Chiroteuthidae). — Venus, 1981, vol. 40, N3, p. 150—159.
- Verrill A.E. Report on the cephalopods of the northeastern coast of America. — Rep. US Comm. Fish., 1881, vol. 7, p. 211—455.
- Voss G.L. Some bathypelagic cephalopods from South Africa waters. — Ann. S. Afr. Mus., 1967, vol. 50, N5, p. 61—88.
- Young R.E. The systematics and areal distribution of pelagic cephalopods from the seas of Southern California. — Smithsonian Contribs Zool., 1972, N97, p. 159.

REDESCRIPTION OF *CHIOTEUTHIS JOUBINI* VOSS, 1967 (CEPHALOPODA, CHIOTEUTHIDAE)

K.N. Nesis, I.V. Nikitina

Summary

The squid *Chiroteuthis joubini* Voss (= *Ch. lacertosa* Joubin, non Verrill) is redescribed based on 11 new specimens incl. one adult female, mantle length 25 cm. New diagnosis of *Ch. joubini*: a *Chiroteuthis* with 2 intestinal photophores; 12–14 eye photophores in 2 arcs, of non-equal sizes and at non-equal distances; club protective membranes are subdivided into proximal, central and distal part, central one is fin-like, trabecules are non-evident, in two other trabecules are non splitted; stalks of club suckers with intermediate cup-like dark skirts, their rings with 6 teeth without a big central one. Probably a tropical mesopelagic oceanic species, recorded in the N Atlantic, 8 to 38°N, in the W and S Indian Ocean, 1°N to 45°S, and in the Banda Sea. Mantle length probably up to more than 50 cm. By the characters and distribution occupies an intermediate position between less advanced less advanced *Ch. picteti* (= *macrosoma*, *imperator*) and more advanced *Ch. veranyi* and *Ch. calyx*.

УДК 577.4:595.371

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ КЛАССИФИКАЦИЯ ГЛУБОКОВОДНЫХ АМФИПОД

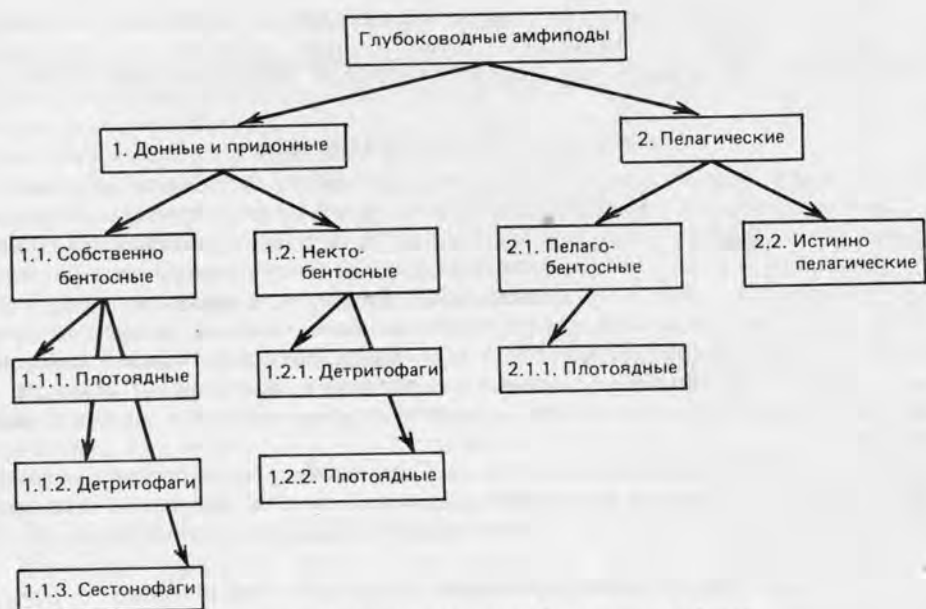
О.Е. Каменская

Одной из актуальных проблем экологии является разработка экологической классификации организмов — выделение экологических группировок и установление их иерархии.

Экологические группировки объединяют организмы, обладающие специфическими приспособлениями для обитания в определенной среде, возникшими независимо у представителей разных систематических групп. Вид экологических группировок и их соотношение можно использовать для характеристики среды обитания животных.

Уже разработана экологическая классификация некоторых групп морских беспозвоночных: головоногих моллюсков [Несис, 1973], креветок [Буруковский, 1981], полихет [Свешников, 1982а,б].

До последнего времени глубоководные амфиподы были объектом в основном только таксономической классификации, так как сведения об их экологии чрезвычайно скудны. Первая попытка создать экологическую классификацию бокоплавов была предпринята Дж. Барнардом после обработки материалов, собранных экспедицией на "Виме" [Bagnard, 1962]. Классификация проводилась по ряду признаков, таких, как приуроченность к определенной вертикальной зоне океана (литорали, батии, абиссали), наличию у рачков жировых включений и глаз, учитывался также способ питания. Все амфиподы были им разделены на шесть групп: 1) литоральные бентосные амфиподы, имеющие в 95% глаза и не имеющие жировых включений; трупоеды, фильтраторы и детритофаги; 2) батийные бентосные амфиподы — ткани тела без жировых включений, у части видов глаза есть, у части — нет; трупоеды, детритофаги, фильтраторы; 3) абиссобентосные виды, не имеющие глаз и жировых включений; детритофаги и глубоководные фильтраторы; 4) эпипелагические амфиподы — тело с жировыми включениями, глаза хорошо развиты; плотоядные, но, вероятно, могут питаться диатомовыми; 5) мезопелагические амфиподы с большим диапазоном вертикальных миграций, куда включены также эпибентосные виды, которые по морфологическим признакам и способности к плаванию могут быть отнесены к планктонным амфиподам, но могут питаться на дне; тело с жировыми включениями; глаза развиты слабо; часть видов плотоядные, некоторые питаются детритом на дне, другие — в верхних слоях, вероятно, кормятся диатомовыми; 6) абиссопелагические амфиподы; сведений о жировых включениях в ткани тела этих бокоплавов нет, о питании известно очень мало: в кишечнике некоторых экземпляров найдены частички детрита (вероятно, со дна) и радиолярии, но Барнардом делается предположение, что основная часть амфипод этой группировки представлена плотоядными видами.



Экологическая классификация глубоководных амфипод

Обработанный материал из сборов нис "Витязь" и "Дмитрий Менделеев" (78 видов, обитающих в Тихом океане на глубинах более 1000 м) позволил нам разработать иную экологическую классификацию бокоплавов (см. рисунок). В отличие от классификации Барнарда нами не проводится изначальное разделение бокоплавов на батимальные, абиссальные и ультраабиссальные. Мы выделяем экологические группировки, учитывая образ жизни рачков, местообитание, способность к активному плаванию, род пищи и способ ее захвата, а затем выясняем, сочетание каких экологических группировок присуще той или иной вертикальной зоне океана. Кроме того, мы считаем, что в экологической классификации глубоководных амфипод такие признаки, как наличие или отсутствие жировых включений и глаз не могут иметь первостепенного значения: жировые включения обнаружены нами как у бентосных, так и у пелагических форм.

При фиксации в спирту глаза ряда видов бокоплавов становятся незаметными, у других видов, например у *Eurythenes gryllus*, на голове хорошо заметны пигментные пятна, но зрительные элементы настолько редуцированы, что рачки, по-видимому, слепы [Жаркова, 1975]. Хотя у многих животных существует общая тенденция к редукции глаз с увеличением глубины, судить о их наличии или отсутствии можно только на основании гистологических исследований.

Все глубоководные амфиподы были разделены нами на две большие группы: 1) донные и придонные бокоплавы, 2) пелагические бокоплавы.

1. ДОННЫЕ И ПРИДОННЫЕ БОКОПЛАВЫ

В эту группу мы объединяем всех амфипод, значительную часть жизни проводящих в тесном контакте с грунтом, передвигающиеся как в толще осадка, так и по дну и над дном. Во всех случаях рачки питаются на дне или, находясь на дне, улавливают пищу из придонных слоев воды.

По степени привязанности ко дну и способности к активному плаванию донные и придонные бокоплавы в свою очередь делятся на две крупные группировки: на собственно бентосных (1.1) и нектобентосных (1.2) амфипод.

1.1. Собственно бентосные амфиподы

Это рачки, определенную часть жизни проводящие в тесном контакте со дном. Они ползают по дну, закапываются в грунт, строят трубчатые домики или роют норки. Как правило, не способны к длительным активным передвижениям или способны к ним в определенный период жизни (всплывание в толщу воды половозрелых самцов фоксоцефалид). Рачки, как правило, небольших размеров, со слабо развитыми плавательными конечностями и мускулатурой: плеоподы обычно служат для создания тока воды, который омывает жаберные листки и приносит пищевые частицы к ротовому аппарату. Питаются из толщи и с поверхности грунта или, находясь на дне, питаются из придонного слоя воды.

Учитывая характер пищи, способ ее добывания и строение ротового аппарата, всех собственных бентосных амфипод мы считаем возможным разделить на плотоядных (1.1.1), детритофагов (1.1.2) и сестонофагов (1.1.3).

1.1.1. Плотоядные собственно бентосные амфиподы

К этой экологической группировке относятся виды родов *Harpinia*, *Harpinopsis* и *Metaphoxus* из семейства *Phoxocephalidae*. Рачки в основном ведут малоподвижный образ жизни, активно передвигаться и подниматься в толщу воды могут только самцы в период размножения. Особи обычно зарываются в грунт; питаются как в толще грунта, так и на поверхности осадка; в пищеварительном тракте всех вскрытых нами экземпляров содержались фрагменты мелких ракообразных. К этой группировке можно отнести рачков рода *Synchelidium* из семейства *Oedicerotidae*, кишечник которых также бывает наполнен фрагментами ракообразных [Грезе, 1973]. Ротовой аппарат видов перечисленных родов, относящихся к различным семействам, имеет одинаковое строение: мандибулы кусающего типа с редуцированной перетирающей поверхностью зубного отростка, ногочелюсти с сильно развитыми щупиками и слабо развитыми внутренними и внешними лопастями [Каменская, 1981]. Наполнение кишечника незначительное, желудок с довольно редуцированным ресничным вооружением.

1.1.2. Собственно бентосные детритофаги

Их всех объединяет то, что основной пищей им служит детрит с поверхности или из толщи осадка. Пищеварительный тракт всегда наполнен на 70—100%. Строение ротового аппарата у всех одного типа — "гаммаридного": мандибулы с хорошо развитыми перетирающими поверхностями зубного отростка, ногочелюсти с сильно развитыми внутренними и внешними лопастями, вооруженными множеством щетинок. Желудок многокамерный с многочисленными ресничными шнурами [Каменская, 1980, 1981]. Эту экологическую группировку составляют три группы амфипод: 1) некоторые бокоплавы из родов *Lembos* (семейство *Aoridae*), *Neochela* (*Corophiidae*) и *Moera* (*Gammaridae*) закапываются в грунт или роют норки, где и питаются; 2) другие рачки в основном из семейства *Oedicerotidae* и *Phoxocephalidae* могут питаться как с поверхности грунта, так и закапываясь на небольшую глубину (роды *Monoculodes*, *Bathymedon*, *Arrhis*, *Aceroides*, *Westwoodilla*, *Paraphoxus*); 3) по-видимому, питаются на поверхности осадка (под *Bathyschraderia* из семейства *Pontogeneiidae*).

1.1.3. Собственно бентосные сестонофаги

Экологическая группировка собственно бентосных амфипод включает бокоплавов, питающихся взвешенным детритом из придонного слоя воды. Над дном амфиподы приподнимаются при помощи: 1) трубчатых домиков: *Ericthonius* (семейство *Ischyroceridae*), *Photis* (*Photidae*), *Ampelisca*, *Naploops*, *Byblis* (*Ampeliscidae*); 2) цепляясь за трубки полихет, створки раковин моллюсков и другие предметы, выступающие над дном: *Dulichia* из семейства *Podoceridae*; 3) опираясь дорзальной стороной тела о субстрат и поднимая конечности вверх (*Atylus* из семейства *Dexaminidae*); 4) приподнимаясь на длинных ходильных ногах (*Melphidippa*, *Melphidippella* (*Melphidippidae*) и, вероятно, *Lepechinella* из семейства *Dexaminidae*. У всех рачков наполнение кишечника обычно более 60—70%. Строение ротового аппарата и желудка, как у предыдущей группировки.

Граница между собственно бентосными сестонофагами и детритофагами нечеткая, так как некоторые сестонофаги при определенных условиях могут переходить к питанию детритом с поверхности грунта (некоторые *Ampeliscidae* и *Ischyroceridae*). Обычно собственно бентосные бокоплавы не достигают крупных размеров, но некоторые из них, роющие норы или склеивающие домики, могут иметь сильно развитую мускулатуру.

Плеоподы слабые и служат для дыхания и питания. Детритофаги, питающиеся с поверхности грунта (*Bathyschraderia*), и сестонофаги, не строящие домиков (*Melphidippa*, *Melphidippella* и *Lepechinella*), т.е. все рачки, связь с дном у которых меньше, как правило, небольших размеров, имеют тонкий хитин, легкое и хрупкое тело, сильные плеоподы, при помощи которых они могут перемещаться вдоль дна. Меньшая связь с поверхностью грунта сближает их со следующей группировкой глубоководных бокоплавов — с нектобентосными амфиподами.

1.2. Нектобентосные бокоплавы

Под этим названием мы объединяем рачков, не строящих домики, не закапывающихся в толщу грунта и имеющих контакт только с его поверхностью. В толщу воды рачки этой группировки поднимаются редко и редко попадают в придонные орудия лова. Питаются только на дне. Амфиподы обычно крупных размеров, в ультраабиссали достигают длины 40—60 мм, с сильно развитой мускулатурой и плавательными конечностями. У представителей некоторых видов отмечены жировые включения.

По способу питания нектобентосные амфиподы делятся нами на две экологические группировки: на детритофагов (1.2.1) и плотоядных (1.2.2).

1.2.1. Нектобентосные детритофаги

Амфиподы, основной пищей которых служит детрит. Питаются с поверхности грунта (*Metaceradocoides* и *Bathyceradocus* из семейства *Gammaridae*; *Epimeria* и *Uschakoviella* из семейства *Paramphithoidae*). Ротовой аппарат "гаммаридного" типа: мандибулы с зубным отростком, ногочелюсти с сильно развитыми лопастями, желудок двухкамерной с густым ресничным вооружением, собранным в тяжи, кишечник трубчатый, с плотными железистыми стенками. Процент наполнения пищеварительного тракта высокий. Рачки имеют сильно развитые конечности и сильную мускулатуру, по-видимому, способны к активному передвижению вдоль дна, иногда всплывают, но в толще воды ловятся довольно редко.

1.2.2. Нектобентосные плотоядные формы

В экологическую группировку нектобентосных плотоядных амфипод входят.

1. Группа плотоядных эузирид (*Rhachotropis* и *Eusirus*), которые живут и питаются на дне, но иногда всплывают и могут попадать в планктонные придонные ловы, например, *Eusirus bathybius*. Ротовой аппарат видоизмененного "гаммаридного" типа: мандибулы с крупными зубными отростками, ногочелюсти с довольно хорошо развитыми внешними и внутренними лопастями, но щупики такие же длинные, как у плотоядных форм. Мандибулы и ногочелюсти эузирид значительно крупнее других ротовых частей и крупнее мандибул и ногочелюстей типичных детритофагов. Желудки представляют собой различные стадии редукции двухкамерного ресничного желудка "гаммаридного" типа — от двухкамерного с редуцированными ресничными шнурами до однокамерного. Наполнение кишечника незначительное.

2. Амфиподы из рода в *Princaxelia*, *Nicippe*, *Pardaliscoides* из семейства *Pardaliscidae* и *Lilljeborgia* из семейства *Lilljeborgiidae*. Ротовой аппарат кусающего "пардалисцидного" типа: мандибулы с широким зазубренным режущим краем и большой подвижной режущей пластинкой, без зубного отростка; ногочелюсти с длинными щупиками и небольшими узкими внешними и внутренними лопастями, максиллы небольших размеров с незначительным вооружением щетинками. Желудок представляет собой мешок без камер и ресничных шнуров; кишечник прозрачный, эластичный, легко растягивается по размеру пищевого комка, наполнение незначительное; по-видимому, гнатоподы принимают большое участие в процессе питания этих амфипод.

3. Группа плотоядных амфипод, ротовой аппарат которых приспособлен к единовременному захвату большого объема пищи: мандибулы кусающего типа, как у пардалисцид, ногочелюсти с гипертрофированными внешними лопастями; желудок мешкообразный, без отчетливого разделения на камеры, ресничные шнуры в значительной степени редуцированы. Эти амфиподы имеют компактное обтекаемое тело, сильно развитые плавательные конечности и мускулатуру. В придонных ловах не отмечены. Питаются только на дне. Сюда относятся бокоплавы рода *Hippomedon* из семейства *Lysianassidae* и *Stegocephalus* из семейства *Stegocephalidae*.

2. ПЕЛАГИЧЕСКИЕ АМФИПОДЫ

В эту группу объединяются бокоплавы, постоянно живущие и питающиеся в пелагиали (истинно-пелагические амфиподы, 2.2) и бокоплавы, обитающие в основном в пелагиали, но питающиеся с одинаковым успехом как в толще воды, так и на дне (пелагобентосные амфиподы, 2.1).

2.1. Пелагобентосные амфиподы

Крупные активно передвигающиеся амфиподы с хорошо развитыми плавательными конечностями и мускулатурой. Представлены только плотоядными видами. Та часть из них, которая является некрофагами, ловится при помощи ловушек с приманкой [Shulenberger, Hessler, 1974]. Эта экологическая группировка представляет собой переходное звено между нектобентосными и пелагическими амфиподами. С нектобентосом ее сближает то, что рачки могут питаться на дне, с планктоном — то, что определенную часть жизни они обитают в пелагиали.

2.1.1. Плотоядные пелагобентосные амфиподы

Амфиподы этой экологической группировки обитают в толще воды, где ловятся планктонными орудиями лова, но могут некоторое время находиться и питаться на дне. Форма тела, строение ротового аппарата и желудка

рачков такие же, как у нектобентосных плотоядных видов рода *Hippomedon* (*Lysianassidae*), *Stegocephalus* и *Phippsiella* (*Stegocephalidae*). В эту группировку входят бокоплавы родов *Hirondellea*, *Scopelocheirus*, *Eurythenes*, *Orchomenella* (*Lysianassidae*), *Andaniexis* (*Stegocephalidae*), *Halice* (*Pardaliscidae*).

Предложенная здесь экологическая классификация амфипод не доведена до конца, что связано с ограниченностью материала. Однако уже в данном виде она помогает нам правильно оценить результаты, полученные при изучении количественного распределения и географического распространения амфипод [Каменская, 1979, 1981]. Так, с помощью дночерпателя можно получить количественные данные не для всех амфипод в целом, а для одной из выделенных экологических группировок — для собственно бентосных амфипод [Каменская, 1978]. Эти рачки ведут малоподвижный образ жизни и не ускользают от дночерпателя, тогда как активные нектобентосные и пелагобентосные формы в дночерпатели почти не попадают. В Тихом океане для глубоководных собственно бентосных бокоплавов было выявлено уменьшение биомассы и численности с увеличением глубины и по направлению от прибрежных к центральному району океана. Незначительное увеличение биомассы и численности собственно бентосных амфипод было отмечено в ультраабиссальных желобах северо-западной части Тихого океана. Привлечение траловых сборов более полно отражает распределение бокоплавов в океане, так как, помимо собственно бентосных, в тралы попадают нектобентосные и частично пелагобентосные виды. В абиссали по траловым уловам обнаружено доминирование собственно бентосных и нектобентосных форм. В ультраабиссальной зоне Тихого океана 67% видов составляют активно плавающие нектобентосные и пелагобентосные амфиподы. Именно способностью к активному плаванию объясняется тот факт, что амфиподы, обитающие глубже 6000 м, при высокой степени эндемизма для ультраабиссальной зоны в целом имеют невысокий процент эндемиков в отдельных желобах [Каменская, 1981]. Однако и траловые ловы не дают полного представления о распределении бокоплавов, так как тралы не улавливают большую группу пелагобентосных трупоедов, обитающих по всему океану и ловящихся на приманку [Shulenberg, Hessler, 1974; Smith, Baldwin, 1982].

Дальнейшее исследование глубоководной фауны и применение различных орудий лова расширят наши сведения об экологии глубоководных бокоплавов и позволят уточнить и расширить предложенную экологическую классификацию глубоководных амфипод.

ЛИТЕРАТУРА

- Буруковский Р.Н. Некоторые общие закономерности батиметрического распределения креветок. — Зоол. журн., 1981, т. 60, вып. 1, с. 42—52.
- Греге И.И. Питание амфипод Черного моря. — В кн.: Трофология водных животных. М.: Наука, 1973, с. 183—205.
- Жаркова И.С. Редукция органов зрения у глубоководных Isopoda, Amphipoda, Decapoda. — Зоол. журн., 1975, т. 54, вып. 2, с. 200—208.
- Каменская О.Е. Количественное распределение глубоководных амфипод. — Тр. ИОАН СССР, 1978, т. 113, с. 22—27.
- Каменская О.Е. Экологические группировки глубоководных амфипод и особенности их географического распространения: (По материалам 57-го рейса нис "Витязь"). — В кн.: Комплексные исследования Мирового океана: Тез. докл. Всесоюз. конф. молодых ученых-океанологов. М., 1979, т. 1, с. 168—171.
- Каменская О.Е. Методы изучения питания амфипод. — В кн.: Экологические исследования шельфа. М.: Наука, 1980, с. 36—38.
- Каменская О.Е. Амфиподы глубоководных желобов западной части Тихого океана. — Тр. ИОАН СССР, 1981, т. 115, с. 94—107.

- Несис К.Н. Экологическая классификация (жизненные формы) головоногих моллюсков. — В кн.: Итоги науки и техники: Зоология беспозвоночных. Промысловые моллюски. М., 1973, т. 2, с. 8—59.
- Савишников В.А. Система жизненных форм личинок полихет. ДАН СССР, 1982а, т. 264, N 3, с. 759—763.
- Савишников В.А. Система жизненных форм полихет. ДАН СССР, 1982б, т. 264, N 1, с. 253—256.
- Barnard J.L. South Atlantic abyssal amphipods* collected by R.V. Vema. — Abyssal Crustacea, Vema Res. Ser. 1, 1962, p. 1—78.
- Schulenberg E., Hessler R. Scavenging abyssal benthic amphipods trapped under oligotrophic Central North Pacific Gyre waters. — Mar. Biol., 1974, vol. 28, p. 185—187.
- Smith K.L., Baldwin R.J. Scavenging deep-sea amphipods: Effects of food odor on oxygen consumption and a proposed metabolic strategy. — Mar. Biol., 1982, vol. 68, N 3, p. 287—298.

ECOLOGICAL CLASSIFICATION OF DEEP-SEA AMPHIPODS

O.E. Kamenskaya

Summary

Ecological classification of deep-sea amphipods and distribution of main ecological groups as eubenthic, necto-benthic, pelagobenthic and pelagic amphipods in the deep sea is given.

УДК 594.8:574.9:591.3

О ГОМЕОМОРФИИ В СТРУКТУРЕ РАКОВИН ГЛУБОКОВОДНЫХ БРАХИОПОД

О.З. Зезина, О.Н. Морозова

Морфологические особенности организмов, обитающих в условиях больших глубин, неоднократно обсуждались на примере морских животных разных систематических групп [Зенкевич, 1952; Зенкевич, Бирштейн, 1955; Соколова, 1959; Бирштейн, 1963; Wolff, 1960, 1964; Беляев, 1966; Бирштейн, Виноградов, 1971; Зезина, 1975; Келлер, 1978].

Среди этих особенностей большое внимание привлекают черты морфологического сходства животных, принадлежащих к разным родам или семействам в пределах одного класса или другого достаточно высокого систематического таксона. Такое сходство, именуемое гомеоморфией [Шмальгаузен, 1969; Афанасьева, 1981], предлагает сходное влияние условий обитания и позволяет выявить конкретные особенности этого влияния, связанного, в частности, со спецификой приспособления животных к жизни на больших глубинах.

Сходство глубоководных видов, принадлежащих к разным семействам, хорошо известно среди современных замковых брахиопод. Наиболее подробно описана [Muir-Wood, 1961; Cooper, 1972] глубоководная гомеоморфия трех видов *Neorhynchia strebeli* [Dall, 1908], *Abyssothyris wyvillei* (Davidson, 1878), *Macandrevia diamantina* Dall, 1895, обитающих совместно в эвтрофных областях на ложе Тихого океана.

Встречаясь в одних и тех же траловых пробах, упомянутые три вида, имеющие тонкие полупрозрачные раковины, сходные по форме и размерам, могут быть отличимы только при детальном рассмотрении морфологических особенностей створок, брахиального скелета и мягкого тела.

Общими чертами гомеоморфных глубоководных видов замковых брахиопод, помимо относительно малых размеров и тонкости раковины, являются сулькатная (выгнутая в сторону педальной створки) передняя комиссура (линия смыкания створок) и слабо продвинутый в развитии лофофор. Эти морфологические особенности, полезные в условиях легко взмучивающихся тонкозернистых осадков и ограниченности пищевых ресурсов на больших глубинах, рассматриваются [Зезина, 1971, 1975, 1976] в качестве ювенильных признаков, характеризующих недоразвитие глубоководных представителей трех разных семейств замковых брахиопод (*Basiliolidae*, *Terebratulidae*, *Dallinidae*).

При изучении структуры раковин этих трех глубоководных видов, обитающих на глубинах от 1893 до 5300 м (*N. strebeli* на глубинах 2560—4513 м, *A. wyvillei* на глубинах 1893—5300 м, *M. diamantina* на глубинах 2140—4600 м), обнаружены также черты гомеоморфии, характеризующие затрудненность процесса скелетообразования этих форм на больших глубинах океана.

На поперечных сломах раковин перечисленных трех видов из абиссали Тихого

океана (*N. strebeli* и *A. wyvillei* из сборов нис "Дмитрий Менделеев", 16-й рейс, ст. 1256, трал Галатея, глубина 3020—3060 м, 30°01' ю.ш., 169°22' в.д.; *M. diamantina* из сборов нис "Академик Курчатов", 4-й рейс, ст. 239, трал Галатея, глубина 4550 м, 23°49' ю.ш., 71°06' з.д.) обращает на себя внимание морфологическое сходство элементов, слагающих вторичный (фиброзный) слой раковины. Фибры вторичного слоя сильно уплощены, приближаясь по форме к длинным тонким пластинам (см. таблицу), что существенно отличает фиброзный слой этих видов от фиброзного слоя родственных им мелководных представителей тех же семейств, имеющих ромбовидные в сечении фибры. Уплотненность фибр у перечисленных глубоководных видов характерна для всей толщи вторичного слоя, но в наибольшей степени выражена вблизи внутренней поверхности раковин. Здесь отношение толщины фибр к их ширине составляет у *N. strebeli* от 1:10 до 1:30, у *A. wyvillei* — от 1:20 до 1:40, у *M. diamantina* — от 1:15 до 1:16 при ширине фибр от 40 до 65 мкм и их толщине от 1 до 2,5 мкм.

Вблизи первичного слоя раковины эти соотношения сохраняются, приближаясь к большим значениям отмеченного интервала, или оказываются несколько большими за счет меньшей ширины фибр (от 15 до 30 мкм) и более ромбовидной (килеватой) формы их сечения с толщиной фибр до 3 мкм у *N. strebeli* и *M. diamantina* и 4 мкм у *A. wyvillei*. Наименее уплощенные фибры, до правильно ромбовидных, сходных с таковыми мелководных представителей семейства *Dallinidae*, наблюдались у *M. diamantina* вблизи края раковины. Разнообразие в толщине фибр одной и той же раковины предусматривает необходимость дальнейших исследований структуры раковины и, в частности, изучения онтогенетических изменений морфологии отдельных ее структурных элементов. В настоящем сообщении мы лишь отмечаем само наличие уплощенных фибр вторичного слоя раковин как гомеоморфного признака, обнаруженного у глубоководных представителей трех разных семейств замковых брахиопод.

Утонышение раковины за счет уменьшения толщины отдельных слагающих ее структурных элементов, очевидно, можно расценивать как один из экономичных способов скелетообразования у глубоководных беспозвоночных при высоком уровне растворимости карбоната кальция в условиях большого гидростатического давления на абиссальных глубинах океана.

ЛИТЕРАТУРА

- Афанасьева Г.А. Природа и механизм явления повторного сходства в эволюции брахиопод. — В кн.: Современное состояние и основные направления изучения брахиопод. Деп. в ВИНТИ, 1981, т. 1, N 5297—81, с. 43—51.
- Беляев Г.М. Донная фауна наибольших глубин Мирового океана. М.: Наука, 1966, 247 с.
- Бирштейн Я.А. Глубоководные равноногие ракообразные (Crustacea, Isopoda) северо-западной части Тихого океана. М.: Изд-во АН СССР, 1963, 214 с.
- Бирштейн Я.А., Виноградов М.Е. Роль трофического фактора в таксономическом обособлении морской глубоководной фауны. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1971, т. 76, вып. 3, с. 59—92.
- Зезина О.Н. Неотения и гипоморфоз у брахиопод (по материалам изучения современных форм). — В кн.: Тез. докл. 2-й Всесоюз. конф. по мезозойским и кайнозойским брахиоподам (Харьков, 1971). Харьков: Харьк. ун-т, 1971, с. 15—16.
- Зезина О.Н. Глубоководные брахиоподы из юго-восточной части Тихого океана и моря Скотия. — Тр. ИОАН СССР, т. 103, 1975, с. 247—258.
- Зезина О.Н. Экология и распространение современных брахиопод. М.: Наука, 1976, 138 с.
- Зенкевич Л.А. Жизнь в глубинах океана. — Природа, 1952, N 6, с. 60—64.
- Зенкевич Л.А., Бирштейн Я.А. Изучение глубоководной фауны и связанные с ним вопросы. — Вест. МГУ, 1955, N 4/5, с. 231—242.
- Келлер Н.Б. Морфологические и онтогенетические особенности глубоководных кораллов. — Тр. ИОАН СССР, 1978, т. 113, с. 44—50.
- Соколова М.Н. Некоторые особенности экологии глубоководных донных беспозвоночных. — Итоги науки. Достижения океанологии. М.: Изд-во АН СССР, т. 1. 1959, с. 188—203.

Шмальгаузен И. И. Проблемы дарвинизма. Л.: Наука, 1969, 493 с.

Cooper G.A. Homoeomorphy in recent deep-sea brachiopods. — Smithsonian Contrb. Palaeobiol., 1972, N 11, p. 1—25.

Muir-Wood H.M. Homoeomorphy in recent Brachipoda: *Abyssothyris* and *Neorhynchia*/With an appendix by G.F. Elliott. — Ann. Mag. Natur. Hist. Ser. 13, 1961, vol. 3, N 33, p. 521—528.

Wolff T. The hadal community, an introduction. — Deep-Sea Res., 1960, vol. 6, p. 95—124.

Wolff T. Life in the ocean six miles down. — New Sci., 1964, vol. 24, N 414, p. 241—244.

ON HOMOEOMORPHY IN SHELL STRUCTURE OF SOME DEEP-SEA BRACHIOPODS

O.N. Zezina, O.N. Morozova

Summary

Neorhynchia strebeli, *Abyssothyris wyvillei*, *Macandrevia diamantina* have plate-like fibra in secondary layer of their shells. Thickness/Width ratio of the fibra is from 0,100 till 0,025. This feature is considered as homoeomorphic adaptation in there different families to form the carbonate sceleton economically in the abyss.

УДК 593.93:591.9(26)

**ВЕРТИКАЛЬНОЕ И ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ
МОРСКИХ ЗВЕЗД РОДА FREYELLA (BRISINGIDAE)
И ЗАМЕЧАНИЯ ОБ ИХ ЭКОЛОГИИ И ПРОИСХОЖДЕНИИ**

С.В. Галкин, Н.М. Коровчинский

Морские звезды (Asteroidea) составляют значительный процент от донного населения батиали и абиссали, а также проникают и в ультраабиссаль. Наиболее характерны для больших глубин три их семейства — Porcellanasteridae, Pterasteridae, Brisingidae.

В последнем из них ведущей группой как по числу видов, так и по широте географического распространения является род *Freyella*.

За более чем 100-летнюю историю изучения бризингид в мировой литературе накопилось достаточно сведений об этих морских звездах, которые, однако, остаются необобщенными. Недостаточно освещены вопросы систематики, экологии и распространения представителей рода *Freyella*. Почти не затрагивались вопросы филогении этого рода и истории его расселения. Настало время, на наш взгляд, более внимательно и всесторонне заняться изучением этой весьма интересной и своеобразной группы морских звезд, без которой общая картина жизни на больших глубинах была бы неполной.

Изучение этих морских звезд на базе коллекций Института океанологии было начато несколько лет назад одним из авторов [Коровчинский, 1976а,б]. Настоящая статья представляет собой продолжение этих работ.

Учитывая, что последняя и далеко не полная сводка по этому роду была дана Фишером более 50 лет назад [Fisher, 1928], представляется целесообразным дать список известных видов родов *Freyella* со ссылками на их первоописания и наиболее подробные переописания, а также суммировать данные по их распространению.

На основании анализа литературных данных и имеющегося в нашем распоряжении материала можно сделать некоторые выводы о возможных путях эволюции этой группы, а также дополнить сведения по их экологии.

Не менее важным представляется обобщить накопленные за многие годы сведения по вертикальному и географическому распространению морских звезд рода *Freyella*, что необходимо для понимания истории и структуры их современного распределения в океане.

Помимо литературных источников, в работе используется материал, собранный в экспедициях советских исследовательских судов "Витязь" и "Академик Курчатов" в различные районы Мирового океана.

Пользуясь случаем, авторы выражают глубокую признательность Г.М. Беляеву и А.Н. Мионову за ценные советы.

КЛАСС ASTEROIDEA

ОТРЯД EUCLASTERIDA TORTONESE, 1958

СЕМЕЙСТВО BRISINGIDAE SARS, 1875

Род *Freyella* Perrier, 1885

Freyella Perrier, 1885 sensu Fisher, 1918.

Freyella Fisher, 1918 not Fisher, 1917.

Freyellidea Fisher, 1917.

1. **Freyella aspera* Verrill, 1894: 285—286. Голотип N 6301, US Nat. Mus.¹ Около 37° с.ш., 76° в.д., глубина 3505 м.
2. **Freyella attenuata* Sladen, 1889: 645—646, pl. CXIII, fig. 5—7. 14°44' с.ш., 142°13' в.д., глубина 4210 м. Диск и количество лучей не известны. Вид был описан по одному фрагменту луча. По некоторым признакам напоминает *F. heroina* Sladen.
3. *Freyella benthophila* Sladen, 1889: 641—643, pl. CXI, fig. 5—8. 39°41' ю.ш., 131°23' з.д., глубина 4667 м [Sladen, 1889]; Бенгальский залив, глубина 2780—2910 м (Wood-Mason, Alcock, 1891); 43°40' с.ш., 18°45' з.д., глубина 5000—5025 м [Madsen, 1951].
4. **Freyella brevispina* (Clark H.L., 1920), Fisher, 1928. (syn. *Freyellidea brevispina* Clark, 1920: 108—110, pl. 5, fig. 1—2). 9°02' ю.ш., 123°20' з.д., глубина 4430 м.
5. **Freyella dimorpha* Sladen, 1889: 623—635, pl. CXV, fig. 1—5. 12°08' ю.ш., 145°10' в.д., глубина 2562 м.
6. **Freyella drygalskii* (Döderlein), syn. *Freyellidea drygalskii* Döderlein, 1927: 293—294, Tabl. XI, fig. 1a-g. 65°15' ю.ш., 80°0' в.д., глубина 3425 м.
7. *Freyella echinata* Sladen, 1889: 623—626, pl. CXII, fig. 1—5. 16°42' с.ш., 119°22' в.д., глубина 1922 м; 2°46' с.ш., 133°58' в.д., глубина 3069 м; 2°55' с.ш., 124°53' в.д., глубина 3930 м [Sladen, 1889].
8. **Freyella edwardsi* Perrier, 1882: 61—63; 1894: 81—84, pl. 1, fig. 7. Бискайский залив, глубина 1786 м.
9. *Freyella elegans* (Verrill), Verrill, 1884: 283 (syn. *Brisinga elegans* Verrill, 1884: 382; *Freyella bracheata* Sladen, 1869: 629—632, pl. CXIV, fig. 1—4) 40°17' с.ш., 66°48' з.д., глубина 2471 м; 41°14' с.ш., 65°45' з.д., глубина 2452 м; 42°08' с.ш., 63°39' з.д., глубина 2288 м [Sladen, 1889]; от 41°31' с.ш., 66°50' з.д. до 36°34' с.ш., 73°48' з.д., глубина 2880—3240 м [Verrill, 1894]; побережье США от п-ва Нов. Шотландия до Вест-Индии, глубины 1660—3290 м [Madsen, 1951].
10. **Freyella formosa* Korovchinsky — Коровчинский, 1976a: 1192—1195, рис. 1, 4, 5. Голотип N XV-67-10 ИО АН СССР, Москва. Море Скотия к юго-востоку от Фолклендских (Мальвинских) островов, глубина 3852—3858 м.
11. *Freyella fragilissima* Sladen, 1889: 626—629, pl. CXII, fig. 1—4. 46°46' ю.ш., 45°31' в.д., глубина 2514 м, глобигериновый ил; 62°26' ю.ш., 65°44' в.д., глубина 3611 м, диатомовый ил [Sladen, 1889].
12. *Freyella giardi* Koehler, 1908: 578—581, pl. VI, fig. 53—57. 67°33' ю.ш., 36°35' з.д., глубина 4570 м; 69°33' ю.ш., 15°19' з.д., глубина 4790 м [Koehler, 1908].
13. *Freyella heroina* Sladen, 1889: 543—645, pl. CXIV, fig. 5—8. 35°22' с.ш., 169°53' в.д., глубина 5305 м, красная глина [Sladen, 1889]; 5°09' с.ш., 62°19' в.д., глубина 3000 м, фораминиферовый ил [Коровчинский, Галкин, 1984].

*Вид известен по одному экземпляру.

¹ В дальнейшем отсутствие сведений о голотипе означает, что он не был выделен или в первоописании нет сведений о месте его хранения.

14. **Freyella hexactis* Baranova — Баранова, 1957: 174—175, рис. 1. Голотип — ЗИН АН СССР, Ленинград. Берингово море, юго-восточнее мыса Олюторского, глубина 3939 м, серый ил.
15. **Freyella indica* Koehler, 1909: 126—128, pl. X, fig. 7, pl. XII, fig. 9, 10. 10°36 с.ш., 93°40 в.д., глубина 2552—2595 м.
16. *Freyella insignis* Ludwig, 1905: 272—280, Taf. XXXII, fig. 188, 189; Fisher, 1928: 27—29, pl. 3, fig. 2; pl. 4, fig. 2, 2a; pl. 8, fig. 1. Голотип — US Nat. Mus. 4°56 с.ш., 80°52 з.д., глубина 3241 м; 6°21 с.ш., 80°41 з.д., глубина 3279 м; 1°07 с.ш., 81°04 з.д., глубина 3182 м, зеленый ил; 14°46 с.ш., 98°40 з.д., глубина 3436 м, коричневый глобигериновый ил [Ludwig, 1905]; 33°10 с.ш., 121°42 з.д., глубина 4018—4077 м, серый ил [Fisher, 1928].
17. *Freyella kurilokamchatica* Korovchinsky — Коровчинский, 1976 б: 165, рис. 2, 3, а—е. Голотип — ИО АН СССР, Москва. 8 станций в районе Курило-Камчатского, Японского, Идзу-Бонинского желобов и в Северо-Западной котловине Тихого океана. Глубина 4890—6860 м.
18. **Freyella laubieri* Cherbonnier et Sibuet, 1972. 52°45 с.ш., 41°12 з.д., глубина 4340 м.
19. **Freyella mexicana* Clark, 1939. 28°00 с.ш., 87°42 з.д., глубина 2685 м, желтый ил.
20. *Freyella microplax* (Fisher) syn. *Freyellidea microplax* Fisher, 1917: 430, fig. 7; *Freyella microplax* Fisher, 1919: 538; 1928: 25—27, pl. 4, fig. la—f, pl. 7, fig. 1, pl. 10, pl. 12, fig. 4. Голотип — N 1415 US Nat. Mus. 52°39 с.ш., 132°38 з.д., глубина 2906 м, серый ил и грубый песок [Fisher, 1917]; у побережья Калифорнии, глубина 1575—1946 м, грубый песок, ил [Fisher, 1928].
21. **Freyella microspina* Verrill, 1894: 286. Голотип — N 7821 US Nat. Mus. у о-ва Мартас-Винъярд, глубина 1934 м.
22. *Freyella mortenseni* Madsen, 1956: 29—32, Textfig. 4—5, pl. 1, fig. 4. Голотип — в Зоологическом музее в Копенгагене. 32°10 ю.ш., 175°54 з.д., глубина 5850 м; 32°09 ю.ш., 176°35 з.д., глубина 6140—6160 м.
23. *Freyella mutabila* Korovchinsky — Коровчинский, 1976а: 1188—1192, рис. 1, 2, 3. Голотип — N XV-67-9 ИО АН СССР, Москва. Склон Южно-Сандвичева желоба, Южно-Оркнейский желоб, северная часть моря Скотия, глубина 5400—6000 м.
24. *Freyella octoradiata* (H.L. Clark), syn. *Freyellidea octoradiata* H.L. Clark, 1920: 110—112, pl. 6, fig. 1, 2. *Freyellaa octoradiata* Fisher, 1928: 24. 5°17 ю.ш., 85°19 з.д., глубина 4090 м; 9°02 ю.ш., 123°20 з.д., глубина 4432 м; 0°03 с.ш., 117°15 з.д., глубина 4246 м [H.L. Clark, 1920].
25. *Freyella oligobrachia* (H.L. Clark), syn. *Freyellidea oligobrachia* H.L. Clark, 1920: 112—113, pl. 6, fig. 3, 4; *Freyella oligobrachia* Fisher, 1928: 24; Bernasconi, 1967: 448, fig. 7—10. 6°54 ю.ш., 83°34 з.д., глубина 4066 м, железо-марганцевые конкреции; 0°03 с.ш., 117°15 з.д., глубина 4241 м, глобигериновый ил [H.L. Clark, 1920]; 36°15 ю.ш., 76°51 з.д., глубина 4030 м [Bernasconi, 1967].
- 25а. *Freyella oligobrachia polyspina* Korovchinsky — Коровчинский, 1976: 170—171, рис. 4а-е. Голотип — ИО АН СССР, Москва. Северо-западная часть Тихого океана к востоку от островов Бонин; к югу от Курильских и к югу от западных Алеутских островов.
26. **Freyella pacifica* Ludwig, 1905: 267—272. 18°08 ю.ш., 141°04 з.д., глубина 1485 м, коралловый песок.
27. **Freyella pennata* Sladen, 1889: 618—621, pl. CXI, fig. 1—4. 34°37 с.ш., 140°32 в.д., глубина 3428 м, голубой ил.
28. **Freyella propingua* Ludwig, 1905: 280—283. 1°07 с.ш., 80°21 з.д., глубина 2877 м, зеленый ил.
29. **Freyella recta* Koehler, 1907. 32° с.ш., 42° з.д., глубина 3465 м.

30. **Freyella remex* Sladen, 1889: 635—638, pl. CXVI, fig. 1—3. 13°50 ю.ш., 151°49 в.д., глубина 4461 м, красная глина.
31. *Freyella sexradiata* Perrier, 1885: 6, 7; 1894: 89—92, pl. III, fig. 2—2c; Koehler, 1909: 129—130, pl. 23—6; Grieg, 1932: 30—31, fig. 10; Madsen, 1951: 84. 42°19 с.ш., 23°36 з.д., глубина 4060 м [Perrier, 1894]; 38°08 с.ш., 23°18 з.д., глубина 4020 м; 39°54 с.ш., 18°06 з.д., глубина 4360 м [Koehler, 1909]; 37°21 с.ш., 10°46 з.д., глубина 5110 м [Grieg, 1932], Северная Атлантика, между 38 и 45° с.ш., у Бискайского залива, вблизи Азорских островов, глубина 1458—4700 м [Madsen, 1951].
32. *Freyella spinosa* Perrier, 1885: 5—6; 1894: 85—89, pl. VII. 19°19 с.ш., 20°22 з.д., глубина 2330 м; 19°16 с.ш., 20°20 з.д., глубина 2320 м; 19°12 с.ш., 20°17 з.д., глубина 2334 м; 19°12 с.ш., 20°17 з.д., глубина 2324 м, зеленый ил; 42°19 с.ш., 23°36 з.д., глубина 4060 м, белый мягкий ил [Perrier, 1894].
33. **Freyella trispinosa* H.L. Clark, 1941: 65—66. Голотип — N 3825 M.C.Z. Южнее Гуантанамо, глубина 1846 м.
34. *Freyella tuberculata* Sladen, 1889: 638—640, pl. CXII, fig. 1—3; (=Freyellidea tuberculata Fisher, 1917: 429). 22°18 с.ш., 22°02 з.д., глубина 4388 м, глобигериновый ил; 2°42 ю.ш., 14°41 з.д., глубина 4296 м, глобигериновый ил [Sladen, 1889]; Бенгальский залив, глубина 3365 м [Alcock, 1893]; 0°03 с.ш., 117°15 з.д., глубина 4241 м [Clark H.L., 1920]; 1°03 с.ш., 18°40 з.д., глубина 5350—5300 м [Madsen, 1951].
35. **Freyella flabellispina* Korovchinsky et Galkin — Коровчинский и Галкин, 1984. Голотип хранится в ИО АН СССР. 5°55 ю.ш., 84°52 з.д., глубина 4160 м.
36. *Freyella loricata* Korovchinsky et Galkin — Коровчинский и Галкин, 1984. Голотип — ИО АН СССР, Москва. 7 станций в районе Курило-Камчатского, Идзу-Бонинского желобов и Северо-Западной котловины Тихого океана, глубина 4995—5998 м.
37. **Freyella macropedicellaria* Korovchinsky et Galkin — Коровчинский и Галкин, 1984. Голотип — ИО АН СССР, Москва. 16°45 ю.ш., 99°54 в.д., глубина 5120 м.
38. **Freyella vitjazi* Korovchinsky et Galkin — Коровчинский и Галкин 1984. Голотип — ИО АН СССР, Москва. 15°42 ю.ш., 99°58 в.д., глубина 3680—3900 м.

Общие замечания. Перье [Perrier, 1885] выделил из прежнего рода *Brisinga* роды *Freyella* и *Odinia*. При этом в группу *Freyella* попали все виды, имеющие "сплошной дорсальный скелет", состоящий из пластинок, не образующих поперечных дуг на лучах. В 1917 г. Фишер разделил этот род на два—*Freyella* и *Freyellidea* [Fisher, 1917], отнес к роду *Freyellidea* виды, не имеющие сизигиальных сочленений между адамбулакральными пластинками базальной части луча и имеющие лишь две гонады в каждом луче. Позднее эта группа получила название *Freyella*, а прежний род *Freyella* (с сизигиальными сочленениями и сериальным расположением гонад) — название *Freyellaster* [Fisher, 1918].

Интересно, что сам Фишер считал отсутствие сизигиальных сочленений "второстепенной чертой" для рода *Freyella*. Между тем, на наш взгляд, именно эта особенность (отсутствие сизигия между 1 и 2 адамбулакральными пластинками и верхними частями 2 и 3 пластинок, а также отсутствие маргинальных пластинок в интербрахиуме) и является характернейшей чертой рода *Freyella*, не только резко выделяющей этих морских звезд среди прочих представителей семейства *Brisingidae*, но, возможно, и объясняющей до определенной степени ту высокую экологическую пластичность, которая и позволила роду *Freyella* занять главенствующее положение в фауне бризингид Мирового океана (см. ниже).

Род *Freyella* является в настоящее время наиболее распространенным и богатым по числу видов родом семейства *Brisingidae*. Однако до сих пор о направлениях и границах индивидуальной изменчивости отдельных видов известно мало. Между тем эта изменчивость по отдельным признакам оказывается настолько

велика, что приходится сомневаться в существовании некоторых описанных видов, особенно, если они были описаны по фрагментарному материалу. Дело сильно осложняется тем, что большинство видов рода *Freyella* описывалось (и описывается) по единичным находениям.

Анализ имеющихся литературных данных и нашего материала позволяет сделать некоторые общие замечания на этот счет.

На наш взгляд, достаточно стойкими признаками, имеющими видовое значение в пределах рода *Freyella*, следует считать следующие.

1. Количество лучей. Из всех видов рода *Freyella* лишь 4 (*F. microplax*, *F. insignis*, *F. elegans*, *F. spinosa*) с числом лучей более 10 обнаруживают вариабельность по этому признаку. Для видов с меньшим числом лучей этот признак стабилен.

2. Наличие или отсутствие бороздковых игл. У видов, обычно не имеющих игл борозды, они могут иногда присутствовать лишь на первых двух проксимальных пластинках.

3. Вооружение адамбулакральных пластинок — в подавляющем большинстве случаев четко характеризует вид. Однако имеются исключения [Коровчинский, 1976б].

Наибольшей изменчивости в пределах видов рода *Freyella* подвержены следующие признаки.

1. Вооружение оральных пластинок, особенно количество актиностомальных маргинальных игл, которое может варьировать даже в пределах одного экземпляра (см., например, описание *F. logicata* [Коровчинский, Галкин, 1984].

2. Размеры и форма абактиналиных пластинок диска (см. [Коровчинский, 1976а]).

3. Размеры и число игл на абактиналиных пластинках подвержено, по-видимому, как индивидуальной, так и возрастной изменчивости. У ювенильных экземпляров *F. insignis*, по свидетельству Людвига [Ludwig, 1905], имелись 3—4 иглы на пластинке, в то время, как Фишер [Fisher, 1928] отмечал 7—20 игл у взрослых особей того же вида (см. также [Коровчинский, 1976а]).

4. Аборальные иглы борозды (у видов, их имеющих) могут появляться на различном расстоянии от диска [Коровчинский, 1976б].

5. Может варьировать число бороздковых игл на адамбулакральных пластинках. По мнению Сладена, "наличие добавочной бороздковой иглы, ... по-видимому, зависит от возраста" [Sladen, 1889].

6. У молодых экземпляров утолщения и видоизменения окончаний проксимальных адамбулакральных и бороздковых игл, как правило, менее четко выражено, чем у взрослых [Clark, 1920; Коровчинский, 1976а].

Относительно происхождения и путей эволюции рода *Freyella* данных в литературе практически нет; недостаточно ясны также его связи с другими родами семейства *Brisingidae*.

Род *Freyella* довольно четко морфологически отделен от других родов семейства. Можно предположить, что его обособление от общего ствола бризингид произошло еще на ранних этапах становления этой группы. При этом, как и у многих других групп глубоководных беспозвоночных, путь его эволюции — это путь все большей специализации к обитанию в спокойной однообразной среде, нередко в условиях крайней ограниченности пищевых ресурсов [Бирштейн, 1963]. Эти условия, несомненно, послужили толчком к формированию своеобразного и весьма эффективного ловчего аппарата, каковым являются длинные и необычайно гибкие лучи, снабженные многочисленными иглами. Большая подвижность этих лучей, обеспечиваемая за счет гибких мускульных сочленений между всеми адамбулакральными пластинками, безусловно, явилась выигрышным приобретением рода *Freyella*.

О том, что предковые формы этого рода неподвижные сизигиальные сочленения по крайней мере в основаниях лучей, возможно, свидетельствует тот факт, что у некоторых ювенильных экземпляров малолучевых форм такие сочленения обнаруживаются (например, у двух наших экземпляров *F. loricata*).

Вторым признаком, который мог способствовать прогрессу этой группы, явилось, на наш взгляд, увеличение числа лучей. Учитывая последние данные, которые свидетельствуют о том, что морские звезды рода *Freyella* значительную часть своего питания получают облавливая придонные слои воды (см. ниже), можно предположить, что более густая сеть лучей служит для них более эффективным ловчим аппаратом. В этой связи представляется вероятным, что в условиях спокойной среды могло происходить постепенное облегчение абактиального скелета, который у большинства современных форм сохранился лишь на проксимальной части лучей. Это позволило поднимать дистальные части лучей высоко над грунтом, а опорой при этом служат расширенные на конце проксимальные субамбулакральные иглы, которые имеются у большинства ныне живущих видов (у всех многолучевых и у части малолучевых); виды с наименьшим числом лучей (6) таких игл, как правило, не имеют. В онтогенезе развитие расширенных игл происходит несколько позднее, чем развитие заостренных игл. В связи со всем этим мы считаем диморфизм субамбулакральных игл (очень тонких и длинных в дистальной части лучей и расширенных в проксимальной) прогрессивным признаком. Для опоры на грунт могли также использоваться и актиальные иглы оральных пластинок. Это весьма важно, поскольку морские звезды рода *Freyella* в подавляющем своем большинстве — обитатели мягких грунтов.

Следует отметить наличие у некоторых видов увеличенных интеррадиальных пластинок на диске. Роль и значение этих пластинок пока не ясны. Возможно, этот признак современные виды *Freyella* получили в наследство от своих далеких предков. Можно лишь отметить, что в большинстве случаев такие пластинки присутствуют у видов с малым числом лучей (не более 8).

На основании вышеизложенного мы считаем наиболее близкими к исходным для рода *Freyella* формам малолучевые виды, которые имеют при этом хорошо развитый дорсальный скелет, заходящий за генитальный район лучей, заостренные субамбулакральные проксимальные иглы и крупные интеррадиальные пластинки. Следует отметить, что все эти признаки вместе могут и не проявляться у конкретных современных видов рода *Freyella*. В каждом случае вопрос о степени специализации того или иного вида должен решаться отдельно, с учетом данных по всему комплексу морфологических признаков.

Некоторым подтверждением наших предположений служит тот факт, что в этой группе, которую мы считаем первично-глубоководной, именно виды, не обнаруженные на глубинах менее 3000 м, имеют, как правило, и меньшее число лучей, а также обладают рядом других примитивных признаков. Из 23 видов-эндемиков абиссальной зоны 16 (70%) имеют число лучей менее 10, в то время как из 15 видов, отмеченных и в батии, таких видов лишь 3 (20%), причем один из них — *F. benthophila* — распространен глубже 2780 м и тоже вполне может считаться абиссальным. Для батии характерны многолучевые и, на наш взгляд, менее примитивные виды.

Подавляющее большинство представителей рода *Freyella* обитает на мягких грунтах — различных илах: терригенных и биогенных (глобигериновых, радиоляриевых, диатомовых). Немногие виды (*F. benthophila*, *F. heroina*, *F. remex*) отмечены на пелагических глинах и на осадках с большой примесью железомарганцевых конкреций, пемзы, гальки (*F. mutabila*, *F. loricata*). При этом на более грубых осадках встречались чаще виды, обитающие в батии, как, например, *F. pacifica* на коралловом песке [Ludwig, 1905].

Содержимое желудков некоторых морских звезд рода *Freyella*

Координаты станций	Глубина, м	Вид	Содержимое желудков
32°11 с.ш., 143°09 в.д.	5680—5690	<i>F. loricata</i>	Isopoda (Arcturidae?) 1 экз.; Calanoida — 1 экз. Aetideidae — 2 экз.
44°48 с.ш., 156°33 в.д.	5005—5045	"	Foraminifera (аглоutinированные)
45°14' с.ш., 155°15 в.д.	5090—5100	"	"
45°26 с.ш., 154°59	4995—5045	"	"
45°26 с.ш., 154°12 в.д.	5200	<i>F. kurilokamchatica</i>	Остатки Isopoda и Copepoda
45°28 с.ш., 153°46	6205—6215	"	Copepoda (Aetideidae — 1 экз.)
16°45 ю.ш., 99°54 в.д.	5120	<i>F. macropedicellaria</i>	Euphasiidae — 1 экз.
5°55 ю.ш., 84°52 з.д.	4160	<i>F. flabellispina</i>	Трубочки Polychaeta (?)
			Известковые Foraminifera
56°51 ю.ш., 24°59 з.д.	5530—5651	<i>F. mutabila</i>	Остатки Copepoda
60°13 ю.ш., 44°11 з.д.	5465—5474	"	Copepoda (Aetideidae) — 1 экз.
56°21 ю.ш., 50°48 з.д.	5650—6070	"	Остатки Copepoda
54°48 ю.ш., 52°36 з.д.	3825—3852	<i>F. formosa</i>	Copepoda — 1 экз.

У морских звезд рода *Freyella*, как и у многих других глубоководных донных беспозвоночных, наблюдается размножение крупными немногочисленными яйцами. Наличие таких яиц в гонадах с каждой стороны у основания лучей отмечали еще первые исследователи бризингид [Asbjørnsen, 1856; Sars, 1875].

В обработанных нами материалах также все половозрелые самки имели гонады с крупными (1—1,5 мм в диаметре) яйцами, очень богатыми желтком. О дальнейшем ходе развития *Freyella* сведений нет. Судя по размерам яиц, можно предположить либо прямое развитие без свободноплавающей личинки, когда происходит откладывание яиц прямо на дно, либо живорождение. Возможно также, у них имеется лецитотрофная глубоководная пелагическая личинка.

Как известно, одним из путей, ведущих к облегчению оплодотворения при разобщенности донного населения абиссали, может служить скученность в распределении особей [Соколова, 1959]. Насколько можно косвенно судить по обилию экземпляров данного вида в одном улове, такое пространственное распределение имеет место и у представителей рода *Freyella* (например, *F. benthophila* — до 20 экз., *F. loricata* — до 16). Причем при повторных ловах на тех же или близлежащих станциях в трал может не попасть ни одного экземпляра. То, что многие виды известны лишь по одному экземпляру, объясняется, по-видимому, несовершенством орудий лова.

Имеющиеся в литературе данные по способам добывания пищи и рациону питания представителей рода *Freyella* очень скудны. По всей видимости, морские звезды рода *Freyella* являются плотоядными животными. Сладен [Sladen, 1889] обнаружил фрагменты губок, окруженных лучами и удерживаемых актиральными иглами *F. dimorpha*. Ниже приводится список содержимого желудков некоторых наших экземпляров.

Из табл. 1 видно, что добычей морских звезд рода *Freyella* служат различные мелкие беспозвоночные (вероятно, и их трупы), обитающие как на дне, так и в толще воды. Подтверждением того, что эти морские звезды могут облавливать придонные слои воды, служат их чрезвычайно длинные и гибкие лучи, максимально освобожденные от тяжелых абактиральных скелетных элементов в дистальной части и способные в вертикальном направлении изгибаться почти в кольцо [Sars, 1875]. Эти лучи обычно многочисленны (до 13) и представляют

собой весьма своеобразный и эффективный в условиях скудности пищи на глубинах ловчий аппарат. Необычайно вытянутые, они несут на всей своей поверхности, а в основном на длинных маргинальных и субамбулакральных иглах, способных к самостоятельным движениям, множество хватательных педицеллярий.

Лов, по-видимому, может производиться и пассивным способом, когда добыча попадает как бы в сеть, состоящую из расставленных приподнятых лучей, в промежутки между которыми направлены тесно расположенные длинные иглы с педицелляриями. Тело звезды при этом опирается на проксимальные субамбулакральные иглы, имеющие у многих видов расширенные концы. Такой способ лова должен быть особенно эффективным в районах, где происходит более или менее интенсивное движение придонных слоев воды. Морских звезд брезингид (предположительно из рода *Freyella*), застывших с приподнятыми над грунтом лучами, наблюдали американские исследователи на подводной лодке "Элвин" у восточного побережья США [Pawson, 1976].

Ко рту пища попадает, вероятно всего, по амбулакральному желобу при помощи амбулакральных ножек и педицеллярий, сидящих на бороздковых иглах. Несколько раз нам попадались экземпляры звезд, у которых в амбулакральных желобах имелись мелкие животные (*Polychaeta*, *Pteropoda*), один раз удалось наблюдать, как противоположные субамбулакральные иглы были наклонены над бороздой и скрещивались над ней, создавая как бы преграду, не позволяющую захваченной добыче ускользнуть. Не исключено, что, помимо хищничества, в некоторых случаях морские звезды рода *Freyella* могут переходить и к другим типам питания. Сладен [Sladen, 1889] отмечал наличие на стенках желудка *F. fragilissima* "сильно развитых выростов", несколько напоминающих пилорические придатки морских звезд, питающихся детритом.

Не лишенным оснований нам кажется предположение Даунея [Downey, 1971] о том, что глубоководные морские звезды семейства *Brisingidae* способны усваивать растворенные питательные вещества через поверхность тела. Принципиальная возможность такого способа питания у морских звезд была недавно показана Фергюсоном для *Echinaster* из Флориды [Ferguson, 1980].

Вполне возможно, в некоторых экстремальных условиях глубоководные морские звезды могут переходить и к столь своеобразному для свободноживущих *Metazoa* типу питания.

Вообще, многое свидетельствует о большой пластичности морских звезд рода *Freyella* в выборе объектов питания и способах поиска и добычи пищи. В этом отношении очень интересным представляется недавнее наблюдение американских ученых, которым удалось сфотографировать плывущую (!) над грунтом морскую звезду из рода *Freyella* (возможно, *F. spinosa*) на глубине 4050 м к юго-западу от Исландии [Anonim, 1979]. При этом 2 луча вытянуты горизонтально, а остальные приподняты и изогнуты. Вся звезда, таким образом, очень напоминает обликом плывущую бесстебельчатую морскую лилию.

По-видимому, именно большие возможности морских звезд рода *Freyella* при поиске и добыче пищи способствовали их широкому распространению, а также тому, что многие представители этого рода достигают весьма крупных для абиссальных животных размеров (до 90 см в размахе лучей) — *F. remex* [Sladen, 1889].

ВЕРТИКАЛЬНОЕ И ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ МОРСКИХ ЗВЕЗД РОДА FREYELLA

При рассмотрении вопроса о вертикальном и географическом распределении морских звезд рода *Freyella* следует иметь в виду, что звезды еще очень мало изучены. Из 38 видов этого рода 18 известны только по одной находке,

и в существовании некоторых видов приходится сомневаться, поскольку они были описаны лишь по одному или нескольким лучам. Поэтому естественно, что обобщения, сделанные на основе такого материала, будут отличаться невысокой степенью точности и данные, полученные впоследствии, позволят многое уточнить и изменить.

На настоящий момент самым мелководным находением морских звезд рода *Freyella* является нахождение *F. sexradiata* на глубине 1458 м, а самым глубоководным — находка *F. kurilokamchatica* на глубине 6860 м [Коровчинский, 1976б]. Если сопоставить глубинное распределение морских звезд рода *Freyella* со схемой вертикальной биологической зональности океана [Беляев и др., 1959], то окажется, что представители этого рода встречаются от батии до нижней границы абиссальной зоны, а два вида — *F. mortenseni* и *F. kurilokamchatica* — проникают и в самую верхнюю часть ультраабиссали. При этом 9 видов отмечены только в батии, 6 видов встречаются и в батии и в абиссали и 23 вида являются эндемиками абиссальной зоны.

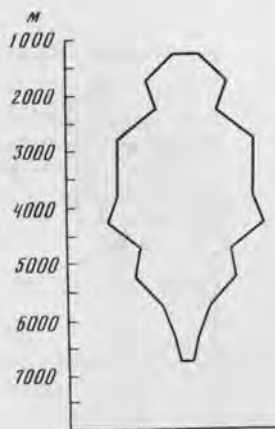
Как можно судить по видам, обнаруженным не менее 2 раз, представители рода *Freyella* являются довольно стенобатными организмами. Как правило, диапазон глубин, в котором обитают отдельные виды, не превышает 2000 м, а во многих случаях он значительно меньше. Так, например, *F. mutabila* известна по четырем находениям на глубине от 5400 до 6000 м, *F. insignis* — по четырем на глубине от 3241 до 4077 м, *F. kurilokamchatica* — по восьми на глубине от 4890 до 6860 м, *F. octoradiata* — по трем на глубине от 4090 до 4432 м. Эврибатные виды редки (например, *F. sexradiata* отмечена на глубинах от 1458 до 5110 м [Madsen, 1951]).

При этом следует отметить, что настоящие абиссальные представители рода *Freyella*, как правило, более стенобаты, чем виды, обитающие на меньших глубинах. Так, средний диапазон вертикального распространения видов, не отмеченных на глубинах менее 3000 м, составляет 984 м, в то время как для видов, отмеченных и в батии, этот показатель равен 1958 м (виды, встреченные по одному разу, разумеется, не учитывались).

Диаграмма изменения общего числа видов *Freyella* с глубиной (рис. 1) хорошо согласуется с характером вертикального распределения других настоящих глубоководных групп животных (см [Виноградова, 1958, 1969; Беляев, 1974]). Вначале число более мелководных видов несколько уменьшается, затем, в горизонте около 2500—3000 м (т.е. в начале верхней подзоны абиссали), возрастает влияние абиссальных стенобатных видов, приходящих здесь на смену первым. Некоторое увеличение числа видов наблюдается также в горизонте около 4500 м, у начала нижней подзоны абиссали. Такой тип вертикального распределения характеризует род *Freyella* как специализированную абиссальную группу, становление и эволюция которой, по-видимому, с самого начала протекала на больших глубинах океана.

Морские звезды рода *Freyella* очень широко распространены в Мировом океане и не отмечены только в Северном полярном бассейне. Из 38 видов рода *Freyella* 19 обитают в Тихом океане, 6 — в Индийском, 12 — в Атлантическом и 5 видов отмечены южнее 40° ю.ш. Два вида (*F. benthophila* и *F. tuberculata*) распространены в абиссали всех трех океанов. *F. heroína* отмечена в Тихом и северной части Индийского океана. Пример с распространением *F. benthophila* и *F. tuberculata* Мадсен в свое время приводил в качестве доказательства космополитичности настоящей глубоководной фауны [Madsen, 1951]. Однако такой широкий тип распространения, как у трех названных видов, является для рода *Freyella* скорее исключением. Большинство остальных видов (как абиссальных, так и проникающих в батии) известны со сравнительно ограниченных площадей. Во многих случаях это объясняется тем, что примерно половина видов *Freyella* были найдены по одному разу. Однако и те, которые отмечались несколько раз, распространены в каком-либо

Рис. 1. Диаграмма вертикального распределения морских звезд рода *Freyella*



одном районе океана и не встречались по всей его акватории, тем более за его пределами в других океанах. Так, например, *F. octoradiata* ограничена в своем распространении восточным экваториальным районом Тихого океана, *F. insignis* — центральным восточным районом того же океана от Калифорнии до Панамского залива включительно, *F. sexradiata* известна по пяти находениям в северной умеренной зоне Восточной Атлантики.

В одном случае в разных частях океана вид представлен разными подвидами: у восточно-экваториального тихоокеанского вида *F. oligobrachia* Коровчинским описан новый подвид *F. oligobrachia polyspina* из района Курило-Камчатского желоба.

На этих примерах подтверждается тот факт, то для стенобатных представителей абиссальной фауны характерно локальное распространение, ограниченное сравнительно небольшой площадью [Ekman, 1953; Виноградова, 1969].

В нашем распоряжении нет материала, который позволил бы четко показать прямую зависимость между эврибатностью тех или иных видов *Freyella* и широтой их арсала. Можно отметить лишь, что виды, отмеченные более чем в одном океане, имеют и большой диапазон вертикального распространения (порядка 2000 м). Хотя, с другой стороны, известный из весьма ограниченного района вид *F. sexradiata* имеет максимальный диапазон вертикального распространения (3652 м). Во многом здесь, по-видимому, сказывается недостаточность наших знаний о фауне рода *Freyella*.

Представляется интересным проследить распределение морских звезд рода *Freyella* по трофическим областям океанов. По имеющимся данным, подавляющее большинство представителей этого рода приурочено к эвтрофным прибрежным районам и эвтрофным частям открытого океана. Лишь отдельные виды зарегистрированы в олиготрофных районах (*F. benthophila* — в южной олиготрофной зоне Тихого океана, *F. attenuata* — в северной олиготрофной зоне того же океана) и в переходных к эвтрофным районам (*F. mortenseni* из желоба Кермадек). При этом многие виды прибрежных районов проявляют тенденцию к образованию вытянутых в меридиональном направлении ареалов (*F. kurilokamchatica*, *F. insignis*, *F. microplax* и др.). Как правило, эти виды характеризуются и большим диапазоном вертикального распространения.

Для перехода к вопросу о возможных путях формирования современной фауны морских звезд рода *Freyella* представляется целесообразным рассмотреть распределение отдельных видов по различным зоогеографическим областям в соответствии со схемой крупномасштабного деления абиссали Мирового океана, предложенной Н.Г. Виноградовой [1956, 1959, 1969]. При этом следует иметь в виду, что закономерности распределения стенобатных абиссальных форм и более эврибатных видов, отмеченных и в батии, могут оказаться различными [Виноградова, 1969].

Для Тихоокеанско-Североиндийской глубоководной области отмечено 23 вида, из которых 16 (или 70%) не встречены на глубинах менее 3000 м. В Атлантике таких видов лишь 4 (около 33%), причем один из них — *F. tuberculata*, по-видимому, распространен циркумтропически. В районах, лежащих южнее 40° ю.ш. присутствует 5 видов, из которых 4 — эндемики абиссальной зоны (табл. 2, рис. 2).

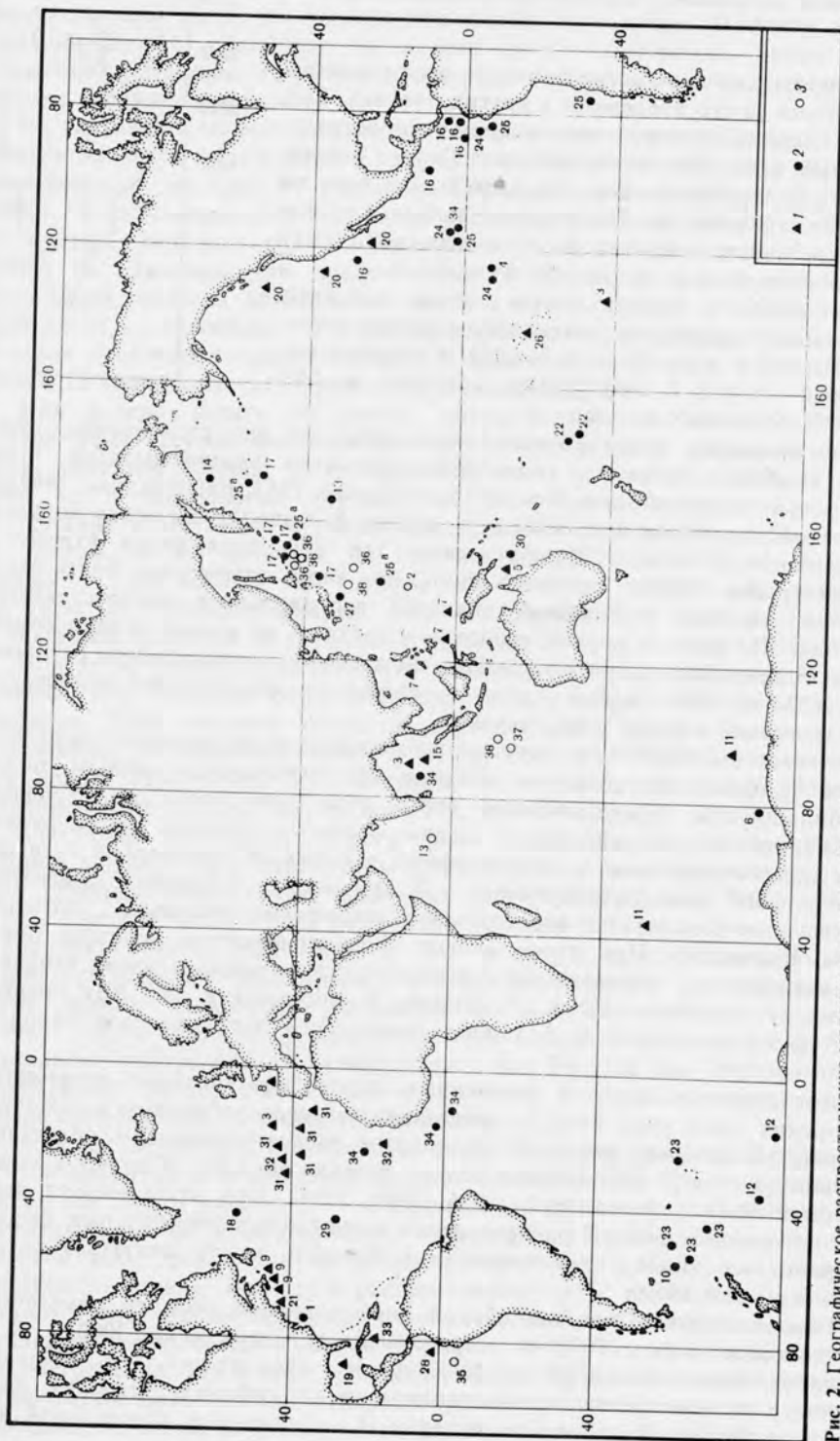


Рис. 2. Географическое распространение морских звезд рода *Freuella*

I — виды, обнаруженные на глубинах менее 3000 м; II — виды, не обнаруженные на глубинах менее 3000 м; III — новые находения. Цифра обозначает порядковый номер вида (см. сводку)

Распределение морских звезд рода *Freyella* по зоогеографическим регионам

Зоогеографический регион	Общее число видов	Количество видов, не отмеченных на глубинах менее 3000 м
Тихоокеанско-Североиндийская глубоководная область	23	16 (около 70%)
Атлантическая глубоководная область	12	4 (около 33%)
Антарктическая глубоководная область	5	4 (80%)

Таким образом, можно констатировать, что эндемичная абиссальная фауна наиболее полно представлена в Индо-Пацифике и в Южном океане. Истинно абиссальная фауна Атлантики сильно обеднена и мало обособлена от таковой Индо-Пацифики.

В абиссали Индо-Пацифики отмечено и наибольшее число видов, характеризующихся примитивными чертами (малое число лучей, отсутствие диморфизма субамбулакренных игл и др.). В Атлантике таких видов лишь два (*F. aspera* и *F. tuberculata*), причем последний, как уже упоминалось, не является эндемиком этого океана.

Небольшая, но своеобразная фауна характерна для Южного океана. Все ее абиссальные представители имеют не более 8 лучей и обладают другими особенностями, свидетельствующими об их древности. Однако такие черты, как наличие бороздковых игл, полиморфизм субамбулакренных игл и некоторые другие, не позволяют связывать их напрямую с примитивными формами Индо-Пацифики.

Что касается более мелководных (и в большинстве своем представляющих нам менее примитивными) представителей рода *Freyella*, то 8 из них отмечено в Атлантике, 7 — в Индо-Пацифике и лишь один в Антарктической области.

В целом же можно отметить, что эндемизм фауны морских звезд рода *Freyella* различных частей Мирового океана очень высок как среди эндемичных абиссальных видов, так и среди форм, обитающих и в батии, и, по-видимому, виды, обитающие в разных районах, существуют и эволюционируют самостоятельно уже очень длительное время.

О становлении и развитии рода *Freyella*, как и всего семейства *Brisingiidae*, до сих пор известно крайне мало. Спенсер полагает, что бризингиды произошли в конце палеозоя от вымерших морских звезд подотряда *Ugastinia*, имевших маленький диск и тонкие лучи [Spenser, Wright, 1967]. Так или иначе, бесспорно, что бризингиды как самостоятельная группа существуют уже очень давно. Некоторые исследователи отмечают у этого семейства резко выраженные черты примитивизма и приводят его в качестве одного из примеров, иллюстрирующих архаичность глубоководной фауны [Зенкевич, Бирштейн, 1961; Зенкевич, 1969]. В какой-то мере предположение о том, что формирование и эволюция бризингид (или, по крайней мере, родов *Freyella* и *Astrocles*, которых мы считаем первично-глубоководными) происходила на глубинах океана, подтверждается отсутствием ископаемых находок представителей этой группы, поскольку, как известно, "глубоководные отложения крайне редко выходят на поверхность земли и остаются почти недоступными для изучения" [Зенкевич, Бирштейн, 1961, с. 116].

Судя по некоторым признакам (например, отсутствие сизигиальных сочленений в основаниях лучей и своеобразность абактиального скелета), можно предположить, что предковые формы современных родов *Freyella* и *Astrocles* отделились от общего ствола бризингид уже на ранних стадиях эволюции этой группы. В дальнейшем представители рода *Freyella* широко расселились в

глубинах, что сопровождалось, по-видимому, процессом интенсивного видообразования.

Не исключено, что первоначально центром их расселения, как и для других групп морских звезд, была Индо-Вест-пацифика [Дьяконов, 1950]. С нарушением целостности Тетиса вымерли многие ранее широко распространенные виды; в отдельных образовавшихся областях формирование фауны пошло самостоятельно. Широко распространенные примитивные виды *F. benthophila* и *F. tuberculata*, возможно, являются мало изменившимися потомками этой древней тетисной фауны.

Однако более вероятным нам кажется предположение, что главную роль центра расселения для рода *Freyella* сыграла Антарктика, так же как это имело место во многих других группах глубоководных беспозвоночных [Миронов, 1982]. Здесь отмечен ряд довольно примитивных, на наш взгляд, видов, являющихся одновременно эндемиками абиссальной зоны. Отсюда расселение могло пойти вдоль Тихоокеанского побережья Америки с проникновением в Северную Пацифику, подобно тому как это, по мнению А.Н. Миронова [1980], имело место у ряда морских ежей. Именно в районе Панамского залива и Калифорнии отмечены виды, наиболее морфологически близкие к абиссальным видам Антарктики. Похожие на них виды обитают и в северо-западной части Тихого океана. В пользу антарктического происхождения современной фауны *Freyella* свидетельствует и тот факт, что наиболее примитивные виды этого рода являются эндемиками абиссальной зоны и, как правило, морфологически более специализированные виды имеют и более широкий диапазон вертикального распространения. Эти черты характерны для групп антарктического происхождения.

Однако, приняв гипотезу антарктического происхождения, трудно объяснить циркумтропическое распространение по крайней мере двух примитивных видов и довольно широкое распространение в абиссали Индо-Пацифики 6-лучевых форм, которые, как уже отмечалось, не выводятся из видов, характерных для Антарктики.

Следует, однако, иметь в виду, что вследствие малой общей изученности рода *Freyella* любые предположения относительно его становления и формирования не могут пока быть в достаточной мере аргументированными. Можно ожидать, что накопление знаний по морфологии, экологии и распространению рода *Freyella* прольет свет на некоторые спорные вопросы, касающиеся происхождения и истории формирования современной фауны этих своеобразных морских звезд и заставит во многом пересмотреть наши нынешние представления.

ЛИТЕРАТУРА

- Баранова З.И. Иголкожие Берингова моря. — В кн.: Исследования дальневосточных морей СССР. Л., 1957, вып. 4, с. 149—266.
- Беллев Г.М. О возрасте глубоководной фауны океана и ультраабиссальной фауны желобов. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1974, т. 79, вып. 5, с. 94—112.
- Беллев Г.М., Бириштейн Я.А., Богоров В.Г. и др. О схеме вертикальной биологической зональности океана. — ДАН СССР, 1959, т. 129, N 3, с. 658—661.
- Бириштейн Я.А. Глубоководные равноногие ракообразные (Crustacea, Isopoda) северо-западной части Тихого океана. М.: Изд-во АН СССР, 1963, 213 с.
- Виноградова Н.Г. Некоторые закономерности вертикального распределения абиссальной донной фауны Мирового океана. — ДАН СССР, 1956, т. 110, N 4, с. 684—687.
- Виноградова Н.Г. Вертикальное распределение глубоководной донной фауны океана. Труды ИОАН СССР, 1958, т. 27, с. 87—122.
- Виноградова Н.Г. Зоогеография абиссали (донная фауна). — В кн.: Итоги науки. Достижения океанологии. М.: Изд-во АН СССР, 1959, т. 1, с. 148—165.
- Виноградова Н.Г. Географическое распространение глубоководной донной фауны. В кн.: Глубоководная донная фауна: Плейстон. М.: Наука, 1969, (Тихий океан. Биология Тихого океана: Кн. 2).

- Дьяконов А.М. Фауна иглокожих Малайского архипелага и ее связь с прошлым и настоящим Мирового океана. — Тр. Ленингр. о-ва естествоисп., 1950, т. 70, N 4, с. 109—126.
- Зенкевич Л.А. Происхождение и древность глубоководной фауны. — В кн.: Глубоководная донная фауна: Плейстон. М.: Наука, 1969, с. 235—243. (Тихий океан. Биология Тихого океана; Кн. 2).
- Зенкевич Л.А., Бирштейн Я.А. О геологической древности глубоководной фауны. — Океанология, 1961, т. 1, вып. 1, с. 61—74.
- Коровчинский Н.М. Новые виды глубоководных морских звезд рода *Freyella* (Brisingidae) из Южной Атлантики. — Зоол. журн., 1976а, т. 55, вып. 8, с. 1187—1195.
- Коровчинский Н.М. Глубоководная донная фауна Тихого океана: Новые данные о фауне глубоководных морских звезд сем. Brisingidae северо-западной части Тихого океана. — Тр. ИОАН СССР, 1976б, т. 99, с. 165—177.
- Коровчинский Н.М., Галкин С.В. Новые данные о фауне морских звезд рода *Freyella* (Brisingidae). — Зоол. журн., 1964, т. 63, вып. 6.
- Миронов А.Н. Два пути формирования глубоководной фауны морских ежей. — Океанология, 1980, т. 20, вып. 4, с. 719—724.
- Миронов А.Н. Роль Антарктики в формировании глубоководной донной фауны Мирового океана. — Океанология, 1982, т. 22, вып. 3, с. 486—491.
- Соколова М.Н. Некоторые особенности экологии глубоководных донных беспозвоночных. — В кн.: Итоги науки. Достижения океанологии. М.: Изд-во АН СССР, 1959, т. 1, с. 188—203.
- Alcock A. Natural history notes from H.M. Indian marine survey steamer "Investigator". — Ann. Mag. Natur. Hist. Ser. 6, 1893, vol. 11, p. 73—121.
- Anonym. Marine biology. — In: Institute of Oceanogr. Sci. Annu. Rep., 1979, fig. 2.
- Asbjørnsen. Fauna Litt. Norvegiae andet hefte. Christiania, 1856.
- Bernasconi I. Algunos Asteroidos abissales del Oeste de Chile. — Physics, Buenos Aires, 1967, vol. 26, p. 443—449.
- Cherbonnier G., Sibuet M. Resultats scientifiques de la campagne Noratlante; Asterides et Ophiurides. — Bull. Mus. nat. hist. Ser 3, 1972, vol. 76, N 102, p. 1335—1394.
- Clark A.H. Echinoderms of the Smithsonian Hartford expedition, with other West Indian records. — Proc. US Nat. Mus., 1939, vol. 86, p. 441—456.
- Clark H.L. Report on an exploration of the west coast of Mexico, Central and South America by the US steamer "Albatross" during 1891. Pt 32. Asteroidea. — Mem. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll., 1920, vol. 39, N 3, p. 75—113.
- Clark H.L. Reports on the sizen tific results of the Atlantic expedition to the West Indies. The Echinoderms. — Mem. Soc. Cubana Hist. Natur., 1941, vol. 15, N 1, p. 1—154.
- Döderlein L. Die Seesterne der Deutschen Sudpolar-Expedition. — Zoologie, 1927, Bd. 19, N 11, p. 289—301.
- Downey M.E. Midgardia xandaros new genus, new species, a large Brisingid starfish from the gulf of Mexico. — Proc. Biol. Soc. Wash., 1971, vol. 84, p. 421—426.
- Ekman S. Zoogeography of the sea. L., 1953. 417 p.
- Ferguson J.C. Fluxes of dissolved amino acids between sea water and Echinaster. — Comp. Biochem. and Physiol. A, 1980, vol. 65, N 3, p. 148—151.
- Fisher W.K. New genera and species of Brisingidae. — Ann. Mag. Natur. Hist. Ser. 8, 1917, vol. 20.
- Fisher W.K. Notes on Asteroidea. — Ann. Mag. Natur. Hist. Ser. 9, 1918, vol. 20, N 7, p. 166—172.
- Fisher W.K. Starfishes of the Philippine seas and adjacent waters. — Smithsonian Inst. US Nat. Mus. Bull., 1919, vol. 3, N 100, p. 1—712.
- Fisher W.K. Asteroidea of the North Pacific and adjacent waters. 2. Forcipulata. — Bull. US Nat. Mus., 1928, N 76, 245 p.
- Grieg J.A. Echinodermata. — In: Rep. Sci. Res. "Michael Sars" N. Atlantic Exped., 1910. Bergen, 1932, vol. 3, p. 1—126.
- Koehler R. Note preliminaire sur qurlques Asteries et Ophiures provenant des campagnes de la "Princesse Alice". — Bull. Inst. Oceanogr. Monaco, 1907, vol. 99, p. 1—47.
- Koehler R. Asteries, Ophiures et Echinides de l'Expedition Antarctique Nationale Ecossaise. — Trans. Roy. Soc. Edinburgh, 1908, vol. 46, p. 3.
- Koehler R. Asteries recueilles par "l'Investigator" dans l'ocean Indien. I. Les Asteries de mer profonde. — Calcutta, 1909, 143 p.
- Ludwig H. Asteroidea. — Mem. Mus. Comp. Zool. Harvard, 1905, vol 32, 292 p.
- Madsen F.J. Asteroidea. — In: Report of the Swedish deep-sea expedition 1947—48. Göteborg, 1951, vol. II, Zoology, N 6, p. 73—92.
- Madsen F.J. Echinoidea, Asteroidea and Ophiuroidea from depth exceeding 6000 meters. — Galathea Rep., 1956, vol. 2, p. 23—32.
- Pawson D.L. Some aspects of the biology of deep-sea echinoderms. — Thalassia jugosl., 1976, sv. 12, N 1, p. 111—119.
- Perrier E. Premiere note preliminaire sur les Echinodermes recueilles durant les campagnes de dragages sous-marins du "Travailleur" et du "Talisman". — Ann. Sci. Natur. Ser. 6, 1885, vol. 19, N 8, 72 p.
- Perrier E. Expeditons scientifique du "Travailleur" et du "Talisman" pendant les annees 1880, 1881, 1882, 1883. Pt 1. Echinodermes. P., 1894, 432 p.

- Sars G.O.* Researches on the structure and affinity of the genus *Brisinga*, based on the study of a new species: *Brisinga coronata*. Christiania, 1875, 111 p.
- Sladen W.P.* Report on the Asteroidea collected during the voyage of H.M.S. "Challenger". - Rep. Sci. Res. Challenger, Zool., 1889, vol. 30, 893 p.
- Shenser W., Wright C.* Asterozoans. - In: Treatise on invertebrate paleontology. Pt U. Echinodermata. N. Y., 1966, vol. 3, N 1.
- Tortonese E.* Euclasteroidea: Nuovo ordine di adteroidi (echinodermi). - Doriana, 1958, vol. 2, N 88, p. 1-3.
- Verrill A.* Notice of the remarkable marine fauna. - Amer. J. Sci., 1884, vol. 23, N 3, 26 p.
- Verrill A.* Descriptions of new species of starfishes and ophiurans with a revision of certain species formerly described. - Proc. US Nat. Mus., 1894, vol. 17, p. 243-297.
- Wood-Mason J., Alcock A.* Natural history notes from H.M. marine survey steamer "Investigator". - Ann. Mag. Natur. Hist. Ser. 6, 1891, vol. 7, p. 427-433.

VERTICAL AND GEOGRAPHICAL DISTRIBUTION OF THE STARFISHES OF THE GENUS FREYELLA WITH SOME REMARKS ON THEIR ECOLOGY AND EVOLUTION

S.V. Galkin, N.M. Korovchinsky

Summary

The genus *Freyella* of the family *Brisingidae* (*Asteroidea*, *Euclasterida*) has turned out to be very common in deep water with 38 species have been reported. The problems of the diversity trends, ecology, vertical and geographical distribution of these seastars are discussed. The antarctic origin of the genus *Freyella* is supposed.

УДК 593.9(26)

МОРФОЛОГИЯ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ СОВРЕМЕННЫХ МОРСКИХ ЕЖЕЙ РОДА ECHINOCYAMUS [ECHINOIDEA: FIBULARIIDAE]

А.Н. Мионов, А.Ю. Сагайдачный

Морские ежи рода *Echinocyamus* широко распространены в тропической и субтропических зонах Мирового океана. Они обитают на континентальных шельфах и склонах на глубинах до 2300 м, а также являются одним из наиболее характерных элементов донной фауны подводных океанических поднятий. Род известен из меловых и более поздних отложений по многочисленным находениям представителей вымерших и трех ныне живущих видов. Кир [Kier, 1982], однако, предполагает, что семейство Fibulariidae появилось не ранее эоцена, а более ранние находения связаны с неверными определениями или таксономической принадлежности морских ежей, или возраста отложений.

Подробные сведения об образе жизни имеются лишь для *E. pusillus* из северо-восточной части Атлантического океана [Nichols, 1959a,b, Ursin, 1960; Wolf, 1968; Ghiold, 1982]. Полная сводка по составу и распространению рода дана в работе Мортенсена [Mortensen, 1948a]. Согласно этой работе, в роду насчитывается 18 современных видов, считая в том числе два вида подрода *Mortonia* [*M. australis* и *M. polyporus*] и отнесенный к группе *incertae sedis* вид *E. terminalis*. Позднее Дарем [Durham, 1955] рассматривает *Mortonia* в ранге рода и предполагает, что к виду *E. terminalis* отнесены молодые особи *Dendraster* (маргинальное положение перипрокта у этого вида, возможно, свидетельствует о его принадлежности к роду *Marginoprotectus* Budin, 1980).

Имеющаяся в нашем распоряжении коллекция *Echinocyamus* собрана за период с 1955 по 1982 г. во время советских экспедиций в Тихом, Индийском и Атланти-

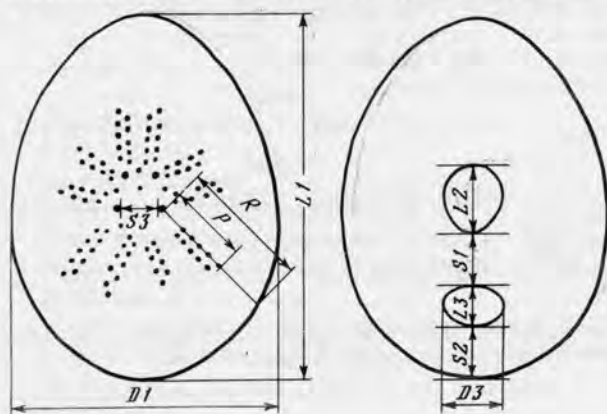


Рис. 1. Система измерений панциря морских ежей рода *Echinocyamus*

$L1$ — длина панциря; $D1$ — ширина панциря; $L2$ — длина перистомы; $L3$ — длина перипрокта; $D3$ — ширина перипрокта; P — длина задней петли; R — радиус; $S1$ — расстояние между задним краем перистомы и передним краем перипрокта; $S2$ — расстояние между задним краем перипрокта и задним краем панциря; $S3$ — расстояние между задними генитальными порами

Таблица 1

Список станций, на которых встречены морские ежи рода *Echinocyamus*

Номера станции	Широта	Долгота	Глубина, м	Номер станции	Широта	Долгота	Глубина, м
"Витязь" *				"Академик Курчатов"			
3505	23°14' с.ш.	141°37' в.д.	67	3069	17°54' с.ш.	39°53' в.д.	750—850
4533	7°56 ю.ш.	108°40	109	3093	18°29	40°18	510—520
4651	10°09	59°38	46	3116	17°32	39°17	425—445
4565	24°13 ю.ш.	112°41	162	3123	17°54	39°55	1245
4586	5°55 с.ш.	81°18	74	3134	17°55	39°50	640
4619	9°17	75°57	95	3177	21°19	38°06	1320—1880
4650	16°03 ю.ш.	61°08	289	3730	6°12 ю.ш.	54°20	960
4810	24°49 с.ш.	61°49	184	3731	6°12	54°21	560—640
4860	23°21	66°42	128	3759	19°37	62°05	410—440
4862	19°59	70°14	78	3760	19°34	62°00	410
4735	14°42	42°16	379				
4960	20°22 с.ш.	90°59	100	"Дмитрий Менделеев"			
5332	32°21 ю.ш.	98°19	1150	582	27°08 ю.ш.	109°26 з.д.	50
6002—12	20°41 с.ш.	170°52 з.д.	1930—1940	589	26°27	105°29	60—80
6322	27°39 ю.ш.	179°24	710	592	25°12	100°53	300—315
6348—1	18°35 с.ш.	175°03	1040—1065	1255	29°46	167°59 в.д.	510
6365	22°10	161°31 в.д.	1296—1334	1256—	29°30	167°52	50—66
6768	9°45 ю.ш.	128°22	96	1265	34 18	171°31	680
6818	5°05 с.ш.	130°58	1530	1722	18°02 с.ш.	173°34	1360—1500
7245	7°27	116°35	70—72				
7246	7°23	116°34	76	"Академик Мстислав Келдыш"			
7247	7°23	116°34	75	521	34°23 с.ш.	29°59 з.д.	1560—1900
7249	2°05	106°12	60	529—1	36°43	14°14	268—286
7273	2°29 ю.ш.	130°39	612—630				
"Витязь" *				"Ихтиандр"			
80В-8023	35°38 с.ш.	52°03 з.д.	1940—2040	(рейс 5)	25°40 ю.ш.	85°26 з.д.	200—250
148-8091	29°45	74°53	1010—1040	98—8	25°36	84°34	910—995
153А-	19°02	75°36	2200—2350	99—1	25°48	86°13	300
8096А				111—12	23°36	82°27	260—310
153Б-	19°03	75°37	2880—2900	113—14	23°55	84°43	180—310
8096Б							
154Б-8097	29°56	28°22	320	1089	63°31 с.ш.	7°48 з.д.	150
156-8099	30°03	28°18	510—520	1131	62°38	7°41	295
158-8101	29°55	28°15	1760—1750	1443	62°30	7°12	94
159—8102	29°56	28°13	2480—2550	1453	62°00	6°15	112
162—8105	29°50	28°08	3140—3080	2547	62°36	7°40	185
163-8106	30°03	28°22	325—470				
169-8112	30°04	28°52	3100—3120	2	39°18 с.ш.	25°22 в.д.	78
170-8113	30°04	28°44	2000—2160	16	35°04	12°52 з.д.	200
172А-	30°02	28°36	300	34	29°50	12°45	60—62
8115А							
172Б-	30°02	28°36	310	143	3°51 ю.ш.	56°08 в.д.	40
8115Б							
"Академик Курчатов"				"Обь"			
1238	16°52 с.ш.	79°34 з.д.	1100—1120	"Тунец"			
1239	19°35	80°29	1050—1100	105—2	70°40 с.ш.	17°56 в.д.	120
1292	22°58	85°46	1170				
				"Пассат"			
				1	37°54 с.ш.	29°15 з.д.	320

* Сборы на ст. 3505—7273 проводились на судне "Витязь", работавшем с 1948 по 1979 г., а на ст. 80—172, в 1982 г., на новом судне Института океанологии, получившем также название "Витязь".

ческом океанах на глубинах 40—3140 м. Всего в сборах насчитывается 914 экз., пойманных на 76 станциях (табл. 1) и относящихся к 7 видам. Проведены измерения 270 панцирей по 17 метрическим признакам. Подсчитано число пор в петалях и, где это было возможно, число перипроктальных пластинок, 13 количественных признаков были признаны наиболее эффективными для различения видов и использованы в настоящей работе. Система измерений и все сокращения приведены на рис. 1, за исключением двух следующих: *H* — высота панциря (high of the test) и *N* — максимальное число пар пор в одном ряду задних петалей (maximal number of the pore-pairs in a series of the posterior petals). Среди количественных признаков только расстояние между генитальными порами почти не меняется с возрастом и может быть использовано в видовой диагностике вне зависимости от размеров панциря.

В результате изучения с помощью сканирующего электронного микроскопа створок педицеллярий четко выраженных различий между видами найти не удалось.

Род *Echinocyamus* v. Phelsum, 1774

Мелкие морские ежи, длина панциря взрослых особей от 2,5 до 14 мм. Очертание панциря при виде сверху — от круглого до значительно удлинённого. Петали слабо развиты или четко выражены; пары пор в петалях расположены под углом к срединной линии амбулакрального поля, без соединительного желобка между отверстиями или со слабо развитым желобком. Туберкулы на участке между рядами пор расположены неупорядоченно. Окулярные и генитальные пластинки слившиеся, гидропора одна, реже несколько. Перистомальная мембрана голая. Перипроктальные пластинки — от 4 до нескольких десятков, голые или с иглами. Перипрокт граничит с первой и второй парами пластинок непарного интерамбулакра. Первичные иглы простые, гладкие или шиповатые; милиарные иглы завершаются коронковидным расширением. Педицеллярии тридентные, трифильные и офицефальные. Амбулакральные ножки без спикул. Внутри панциря 5 пар радиальных валиков. При фиксации спиртом панцирь приобретает зеленую окраску.

Типовой вид: *Echinocyamus pusillus* [O. Fr. Muller, 1776].

В результате проведенного нами исследования число современных видов в роду сокращено до 11: *crispus*, *grandiporis*, *incertus*, *megapetalus*, *planissimus*, *platytatus*, *provectus*, *pusillus*, *scaber*, *sollers* и новый вид *E. unsularis* n.sp. Вид *convergens* объединяется с *provectus*, *grandis* — с *crispus*, *apicatus* — с *sollers*, *macrostomus* рассматривается в качестве подвида *scaber*, *elegans* — в качестве подвида *crispus*. Морфологические отличия видов *australis* и особенно *polyporus* представляются нами недостаточно значимыми для отнесения их к отдельному роду *Mortonia*. Однако отсутствие представителей этих видов в коллекции не позволяет нам с уверенностью судить об их родовой принадлежности. Виды *crispus* и *megapetalus* объединены в новый подрод *Lepidocyamus* subgen. nov.

Ключ для определения видов и подвидов рода *Echinocyamus*

1. $S_3 > 0,65$ мм 3
- $S_3 < 0,65$ мм 7
- $0,4 \leq S_3 \leq 0,9$ мм 2
2. Генитальные поры появляются при $L_1 > 3,5$ мм *incertus*
- Генитальные поры появляются при $L_1 > 4,8$ мм *scaber* "B"
3. Диаметры генитальных и окулярных пор приблизительно равны ($\emptyset$ gen. pores = $\emptyset$ oc. pores) *grandiporis* + *scaber* "D"
- Генитальные поры крупнее окулярных ($\emptyset$ gen. pores $>$ $\emptyset$ oc. pores) 4
4. $P/R > 0,47$ при $L_1 \geq 5$ мм *sollers* (-*apicatus*)
- $P/R < 0,47$ 5

Расстояние между задними генитальными порами (S3) у морских ежей рода *Echinocyamus*

Вид, подвид	Частота встречаемости классов величины, мм									
	0,1— 0,2	0,21— 0,3	0,31— 0,4	0,41— 0,5	0,51— 0,6	0,61— 0,7	0,71— 0,8	0,81— 0,9	0,91— 1,0	1,01— 1,3
<i>insularis</i>	23	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>insularis</i>	—	4	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>insularis</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>macroproctus</i>	—	2	4	1	—	—	—	—	—	—
<i>crispus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>elegans</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>crispus</i>	1	9	7	5	—	—	—	—	—	—
<i>elongatus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>crispus</i>	—	—	2	7	7	2	—	—	—	—
<i>crispus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>pusillus</i>	—	1	13	2	2	1	—	—	—	—
<i>provectus</i>	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—
<i>incertus</i> (ст. III—12)	—	—	—	3	7	7	—	1	—	—
<i>incertus</i> (ст. 592)	—	—	—	—	1	5	4	—	—	—
<i>scaber</i> "B"	—	—	—	—	4	13	9	1	—	—
<i>scaber</i> "C"	—	—	—	—	—	—	2	4	—	—
<i>scaber</i> <i>scaber</i>	—	—	—	—	—	—	1	1	—	2
<i>scaber macrostomus</i>	—	—	—	—	—	—	—	5	14	10
<i>scaber</i> "A"	—	—	—	—	—	—	—	—	2	3
<i>grandiporis</i>	—	—	—	—	—	1	2	12	7	2

из изображенных экземпляров свойственны такие количественные показатели, как $D1/L1 = 0,99$; $H/L1 = 0,56$, $S3 = 0,78$ мм. У имеющихся в нашем распоряжении *E. pusillus* $D1/L1 \leq 0,9$; $H/L1 \leq 0,42$; $S3 \leq 0,65$ мм (табл. 2).

Морские ежи из плейстоценовых отложений на островах Прибылова, определенные как *E. pusillus* [Wagner, 1974], в действительности относятся к другому виду. Об этом позволяют судить приведенные в работе фотографии панциря, на которых видны широко расходящиеся ряды пор в петях. Более того, супрамаргинальное положение перипрокта у экземпляра 2 мм в длину свидетельствуют о принадлежности его к другому роду, возможно, к *Marginoproctus* Budin, 1980.

Распространение. От юго-восточных побережий Исландии и Северной Норвегии ($70^{\circ}55$ с.ш.) на юг, до $7^{\circ}29$ с.ш. у побережья Западной Африки, включая Азорские острова и Средиземное море. Глубина от 0 до 1250 м.

Согласно Монтена и Роману [Montenat, Roman, 1970], вид известен из миоценовых отложений Италии, Франции, Португалии, Азорских островов, Венгрии, Румынии, из плиоцена и четвертичного периода Бельгии, Великобритании, Португалии, Испании, Греции, Сицилии, Египта, Алжира, Марокко. К этому перечню можно добавить лишь миоцен Польши.

Echinocyamus grandiporis Mortensen, 1907

Рис. 2, 1

Echinocyamus grandiporis. Mortensen, 1907:33—36, fig. 2a, pl. XII. 1, 3, 5, 8, 10—16, 21, 25, 28.

Echinocyamus grandiporis. Mortensen, 1948в: 183 (синонимика до 1948 г.), Tommasi, 1966a: 239—240, 1966b: 26, pl. VIIIв.

Материал. "Витязь", ст. 154Б-8097(10), 156-8099(59), 163-8106(1), 172А-8115А(3), 172Б-8115Б(51); "Пассат", ст.1(1); "Академик Мстислав Келдыш", ст.529(1). На всех станциях только голые панцири, длина от 4,4 до 9,25 мм.

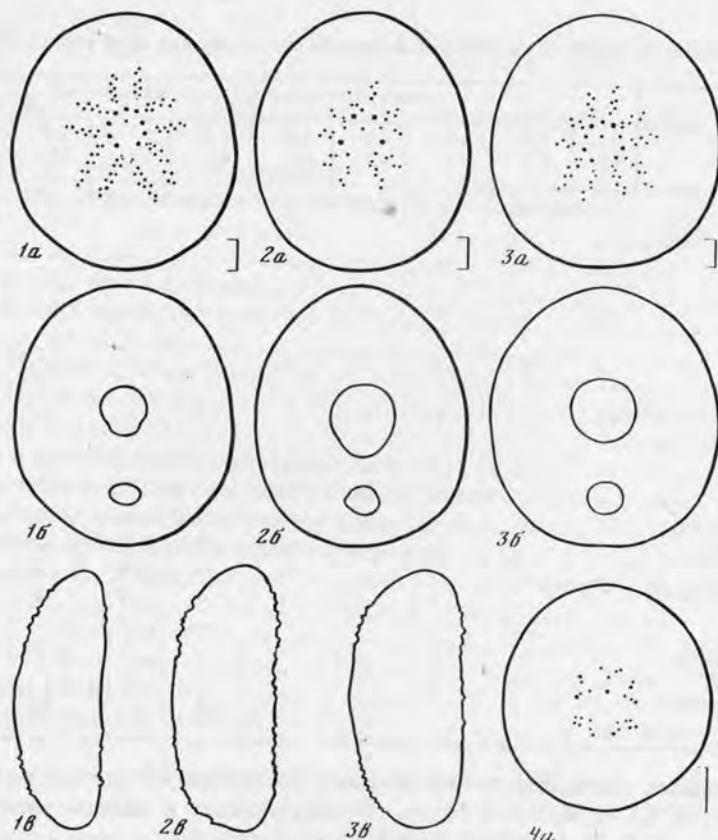


Рис. 2. Форма панцирей *Echinocyamus grandiporis* и *E. scaber*

1 — *E. grandiporis*, ст. 172Б, "Витязь" (длина панциря 8,15 мм); 2 — *E. scaber macrostomus*, ст. 158-8101, "Витязь" (7,8 мм); 3, 4 — *E. scaber scaber*, ст. 6818, "Витязь" (8,2 и 5,05 мм); а — вид сверху, б — вид снизу, в — вид сбоку; масштабная линейка равна 1 мм

Замечания. Наружный диаметр окулярных пор значительно больше внутреннего, т.е. канал в толще пластинки имеет вид конуса. $P/R \leq 0,5$. По степени развития гладких (не несущих игл) туберкул и числу пар пор в петлях вид занимает промежуточное положение между *E. pusillus* и *E. scaber* (табл. 3).

Распространение. Азорские острова, подводные горы Метеор и Жозефин, в Западной Атлантике от Флориды до Бразилии. Глубина 110—1886 м.

Echinocyamus scaber de Meijere, 1902

В нашем распоряжении, кроме типичных *E. scaber*, имеются еще не менее 4 достоверно различающихся групп *Echinocyamus* со сходной морфологией панциря. Скорее всего, мы имеем здесь дело с географической изменчивостью одного широко распространенного в Мировом океане и обитающего в различных вертикальных зонах вида. Общими для этих групп оказались следующие признаки: $S3 > 0,65$ мм, $P/R < 0,5$; $L2/L1 > 0,20$ мм; лепестки слабо развиты, и обычно менее 4, генитальные поры появляются при длине панциря не менее 4,6 мм, гладкие туберкулы крупные. Три морфологические формы, обозначенные ниже буквами А, В и С, вероятно, являются подвидами, однако сведения о характере и степени географической изменчивости этих морских ежей недостаточно полные, чтобы с уверенностью судить

Уравнения линейной регрессии длины перистомы (L2) и максимального числа пар пор в одном ряду задних петалей (N) на длину панциря (L1) у видов и подвидов рода *Echinocyamus*

Вид, подвид	Число измерений (n)	Средние			L2 = b ¹ L1+a ¹			R	N = b ₂ L1°a ₂			R
		L1	L2	N								
insularis	23	2,79	0,59	3,0	L2=0,01	L1	+0,56	0,83	N=1,49	L1	—1,16	0,87
insularis	5	3,23	0,72	4,4	0,12		+0,34	0,98	1,84		—1,54	0,95
macroproctus												
crispus	8	4,19	0,86	8,2	0,13		+0,33	0,94	1,86		+0,46	0,94
elegans												
crispus	21	5,05	1,01	6,8	0,14		+0,29	0,78	1,44		—0,53	0,92
elongatus												
crispus crispus	18	6,27	0,94	7,6	0,06		+0,56	0,63	1,19		+0,15	0,79
pusillus	20	4,41	0,86	3,6	0,79		+0,55	0,85	0,71		+0,46	0,93
proectus	3	4,00	0,77	4,7	0,16		+0,15	0,95	1,55		—1,51	0,95
incertus	18	4,46	1,13	2,4	0,23		+0,09	0,97	0,69		—0,65	0,82
(ст. III—12)												
incertus (ст. 592)	11	4,61	1,01	1,9	0,12		+0,47	0,94	+0,39		0,10	0,64
scaber "B"	27	6,61	1,46	3,4	0,13		+0,61	0,80	0,41		+0,48	0,77
scaber "C"	9	5,03	1,51	2,7	0,26		+0,23	0,90	0,25		+1,42	0,22
scaber scaber	5	6,77	1,68	3,0	0,24		+0,04	0,91	0,39		+0,39	0,14
scaber	29	6,82	1,78	2,4	0,18		+0,55	0,87	0,47		—0,83	0,71
macrostomus												
scaber "A"	5	11,04	1,88	3,8	0,04		+1,41	0,34	0,59		—2,76	0,83
grandiporis	24	7,19	1,31	4,6	0,10		+0,60	0,76	0,81		—1,21	0,77

об их принадлежности к разным таксонам. Поскольку ничего не известно о форме панциря *E. scaber*, встреченных у Гавайских островов и побережья Австралии [Agassiz, 1881; Clark, 1914, 1925], нет возможности отнести их к какому-либо подвиду или морфологической группе.

На хребте Наска на глубинах 910—995 м ("Ихтиандр", ст. 98—8) пойман молодой экземпляр *Echinocyamus*, относящийся или к *E. scaber*, или к *E. incertus*. В пользу первого предположения говорит отсутствие генитальных и амбулакральных пор при длине панциря 3,6 мм (у *incertus* генитальные поры и первая пара амбулакральных пор появляются при длине 2,5 мм), в пользу второго предположения — слабое развитие гладких туберкул.

Echinocyamus scaber scaber de Meijere, 1902

Рис. 2, 3, 4; табл. I, I; тфбл. II, 4

Echinocyamus scaber. de Meijere, 1902:5.

Echinocyamus scaber. Mortensen, 1948в: 188—189 (синонимика до 1948 г.), Миронов, 1981 (part.): 138, 139, рис. 1.7.

Материал. "Витязь", ст. 6002—12(4), 6818(3), 7273(2). Длина панцирей 2,7—8,2 мм, все с игольным покровом.

Замечания. Типичная форма характеризуется широким уплощенным панцирем с толстыми краями, значительным расстоянием между генитальными порами, наиболее крупными гладкими туберкулами. Генитальные поры появляются при длине панциря 5,05—5,6 мм; они сравнительно мелкие, лишь незначительно превышают по величине окулярные поры. Последние у особей со ст. 7273 с наружной стороны панциря имеют значительно больший диаметр, чем с внутренней, т.е. по этому признаку проявляется сходство с *grandiporis*.

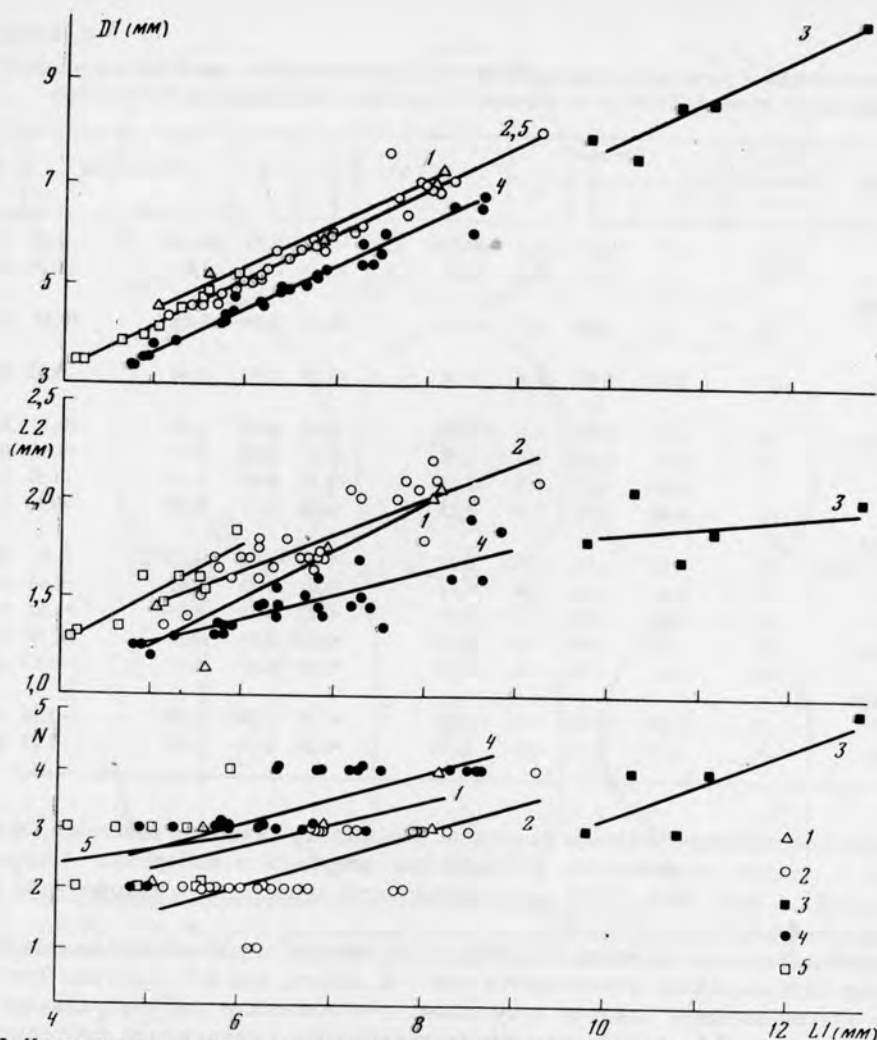


Рис. 3. Число пар пор в одном ряду задних петалей (N), длина перистомы ($L2$) и ширина панциря ($D1$) в зависимости от длины панциря ($L1$) у морских ежей *E. scaber*

1 — *E. scaber scaber*; 2 — *E. scaber macrostomus*; 3 — *E. scaber* "A"; 4 — *E. scaber* "B"; 5 — *E. scaber* "C"

Распространение. Экваториальное побережье Восточной Африки, Мальдивские острова, Индо-Малайский архипелаг, восточная окраина Срединно-Тихоокеанских гор. Глубина 120—2253 м.

Echinocyamus scaber macrostomus Mortensen, 1907

Рис. 2, 2

Echinocyamus macrostomus. Mortensen, 1907: 36—37, pl. XII. 2, 7, 17, 24.

Echinocyamus macrostomus. Mortensen, 1948в: 183—184; Миронов, 1975: 207—208.

Материал. "Академик Курчатов", ст. 1238(2), 1239(5), 1292(2); "Витязь", ст. 80В-8023(9), 148-8091(1), 153А-8096А(24), 153Б-8096Б(1), 158-8101(150), 159-8102(3), 162-8105(1); "Академик Мстислав Келдыш", ст. 521(4). Длина панцирей 4,4—9,5 мм. Живые морские ежи на ст. 1238, 80В-8023В, 158-8101, 159-8102.

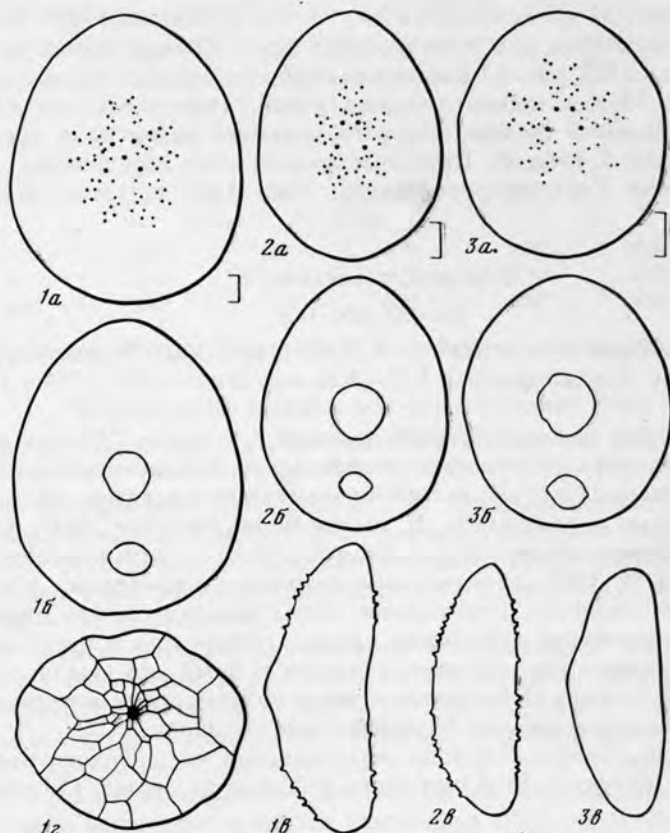


Рис. 4. Форма панцирей и структура перипрокта (1,2) *Echinocyamus scaber* и *E. incertus*

1 — *E. scaber* "A", ст. 1722, "Дмитрий Менделеев" (10,8 мм); 2 — *E. scaber* "B", ст. 1265, "Дмитрий Менделеев", (6,85 мм); 3 — *E. incertus*, ст. 111—12, "Ихтиандр" (5,5 мм). Масштабная линейка равна 1 мм

Замечания. Рассматриваемая форма наиболее близка к типичной, отличается от последней более удлиненным и менее уплощенным панцирем, большим числом амбулакральных пор (рис. 3, табл. 3), менее крупными гладкими туберкулами. Все различия выражены нечетко, некоторые экземпляры по указанным признакам неотличимы от типичных *scaber*. Генитальные поры появляются при длине панциря 5,2 мм.

Распространение. Карибский бассейн, плато Блейк, юго-восточнее горы Рок-ковей (Северо-Американская котловина), острова Зеленого Мыса и подводная гора западнее этих островов, Азорские острова, горы Метеор и Атлантис. Глубины 1010—3140 м, живые особи найдены на глубинах до 2550 м.

Echinocyamus scaber "A"

Рис. 4, 1

Echinocyamus scaber. Миронов, 1981(part): 138, 139, рис. 1, 6, 8, 9.

Материал. "Витязь", ст. 6322(1), 6348(3), 6365(2); "Дмитрий Менделеев", ст. 1722(1). Кроме экземпляра со ст. 6322, все панцири с игольным покровом, 6,4—12, 8 мм в длину.

Замечания. Панцирь значительно вытянут в длину [Миронов 1981, рис. 1, 6, 8, 9], с краями, менее толстыми, чем у предыдущих форм. Однако форма панциря двух экземпляров (со ст. 1722, рис. 4,1 и особенно наиболее мелкого экземпляра, 6,4 мм в длину панциря, ст. 6365) довольно сходна с таковой у типичных *scaber*. Характерной чертой рассматриваемой группы являются наименее развитые в пределах вида (и рода) петали (рис. 3, табл. 3). Перистом сравнительно небольшой.

Распространение. Горы Маркус-Неккер, 1040—1500 м, хребт Колвилл-Лау, 710 м.

Echinocyamus scaber "B"

Рис. 4, 2; табл. II, 6

Материал. "Дмитрий Менделеев", ст. 1255(29), 1265(120); "Академик Курчатов", ст. 3759(1), 3760(5). Длина панцирей 3,20—8,60 мм. На ст. 1255, 3759 и 3760 только голые панцири.

Замечания. Форма панциря подобна таковой у *E. scaber* "A": значительно удлиненная, края панциря не толстые, относительно мелкий перистом. Основной чертой рассматриваемой группы является наименьшее в пределах вида расстояние между генитальными порами (табл. 2), петали более развитые, чем у предыдущих форм. Гладкие tubercles крупные у особей со ст. 1255 и довольно мелкие у морских ежей со ст. 1265, 3759, 3760. По остальным признакам экземпляры с обеих станций проявляют полное сходство. Генитальные поры появляются при длине панциря 4,7—5,2 мм. Сравнительно небольшие гладкие tubercles и расстояние между генитальными порами, а также степень развития петалей, обуславливает сходство с близким видом *E. incertus*. Основные отличия от *incertus*: крупные размеры панциря и появление генитальных пор при большей длине панциря.

Распространение. Хребт Норфолк, юго-западная часть Тихого океана, 510—680 м; западнее о. Родригес, западная часть Индийского океана, 410—440 м.

Echinocyamus scaber "C"

Табл. I, 2

Материал. "Витязь", ст. 5332, 9 голых панцирей, 4,1—5,95 мм в длину.

Замечания. Панцирь широкий, сводчатый; перистом наиболее крупный в пределах вида и рода, петали довольно развитые (рис. 3, табл. 3). Генитальные поры появляются при длине панциря 4,7—4,9 мм. Гладкие tubercles развиты умеренно. Как и предыдущая форма, экземпляры со ст. 5332 морфологически очень близки к *incertus*, отличаясь от последнего лишь несколько большим расстоянием между генитальными порами и появлением генитальных пор при большей длине панциря.

Распространение. Западно-Австралийский хребт. Глубина 1150 м.

Echinocyamus scaber "D"

Echinocyamus scaber subconicus. Clark A.M., 1977: 145.

Материал. "Академик Курчатов", ст. 3730 [17], 3731 [5]; только голые панцири, длина 2,8—7,3 мм.

Замечания. По своей морфологии вновь собранные *Echinocyamus* занимают промежуточное положение между *E. scaber* "C" и *E. grandiporis*. От первого вида рассматриваемые экземпляры отличаются более крупными окулярными порами ($\varnothing$ ocular pores $\geq \varnothing$ gen. pores), от второго — более крупным перистомом. С нахождением *Echinocyamus* на ст. 3730 и 3731 различия между *E. scaber* и *E. grandiporis* становятся очень незначительными. Скорее всего, эти виды следует объединить в один. К *E. scaber* "D", видимо, относятся также экземпляры из района Южной Африки, описанные Кларк [Clark, 1977] как *E. scaber subconicus*, поскольку у них окулярные поры также равны по диаметру генитальным порам.

Основные размеры рассматриваемых экземпляров следующие:

L1	D1	H1	L2	L3	D3	S3	N
Ст. 3730							
4,10	3,60	2,00	1,25	0,45	0,60	0,75	1
4,85	4,10	2,10	1,45	0,60	0,60	0,90	2
6,20	5,20	2,30	1,50	0,60	0,65	0,90	3
Ст. 3731							
5,00	4,30	2,00	1,20	0,45	0,50	0,90	2
6,00	5,25	2,60	1,40	0,55	0,70	0,90	3
7,30	6,30	2,90	1,50	0,75	0,80	0,90	4

Распространение. Юго-западная часть Индийского океана, 280—960 м.

Echinocyamus scaber subconicus Mortensen, 1948

Echinocyamus scaber subconicus. Mortensen, 1948b: 188, pl. XLVI, 34—36.

Echinocyamus scaber subconicus. Mortensen, 1949: 71; Downey, 1968: 26.

Замечания. Морфология этого подвида, не представленного в наших сборах, известна весьма неполно. В работе Мортенсена [1948в] даны лишь краткие замечания и мелкие фотографии панциря. Шигаи [Shigei, 1981] сообщает о нахождении *subconicus* вблизи Южной Японии, рассматривая его в ранге вида, но не давая каких-либо сведений о его морфологии.

Согласно Мортенсену [1948в], основной отличительной чертой подвида является высокая коническая форма панциря. Фотографии, приведенные в работе Мортенсена [Mortensen, 1948в, pl. XLVI, 34—36] позволяют также отметить, что *subconicus* отличается от остальных представителей вида наименьшим расстоянием между генитальными порами (S3-0,55—0,60 мм) и наиболее развитыми петальями: N=4 при длине панциря около 6 мм; то же число пар пор при длине около 6 мм обнаружено нами лишь у одного экземпляра *scaber* со ст. 5332 (рис. 3).

Распространение. Острова Кай; Индо-Малайский архипелаг и юго-западнее острова Кюсю, Япония. Глубины 96—350 м.

Echinocyamus incertus Clark H.L., 1914

Рис. 4,3

Echinocyamus incertus: Clark H.L., 1914: 64—65, pl. 128. 1—3.

Echinocyamus incertus: Mortensen, 1948: 193—194; (?) Clark A.H., 1952: 279; Allison, Durham, Mintz, 1967: 14—15, fig. 5—12; Downey, 1968: 25.

Материал. "Ихтиандр", рейс 5-й, станция без номера (5); рейс 6-й, ст. 99—1 (7), 111—12 (131), 113—14 (2); "Дмитрий Менделеев" ст. 592 (52). Длина панцирей 1,5—7,0 мм, живые экземпляры собраны на ст. 111—12 (3) и 592 (1), все очень мелкие. Морские ежи, пойманные в 5-м рейсе нис "Ихтиандр", извлечены из кишечника неправильного морского ежа *Scrippsechinus fisheri*.

Замечания. Экземпляры, пойманные на хребте Наска ("Ихтиандр") и на хребте Сала-и-Гомес ("Дмитрий Менделеев") по ряду признаков отличаются друг от друга. Первые характеризуются более развитыми петальями, несколько меньшим расстоянием между генитальными порами, незначительно более крупным перистомом, чем это наблюдается у представителей второй группы (рис. 5, табл. 2,3). Генитальные поры появляются при длине панциря 2,5—2,8 мм (хребет Наска) и 3,0—3,3 мм (хребет Сала-и-Гомес). Особенности морфологии морских ежей с хребта Сала-и-Гомес (ст. 592) сближают *E. incertus* с *E. scaber* в первую очередь с формами "В" и "С". Вполне возможно, что оба вида следует объединять в один. Хотя различия между типичными *E. incertus* и *E. scaber* довольно значительные, имеется ряд переходных форм, затрудняющих проведение границы между этими видами.

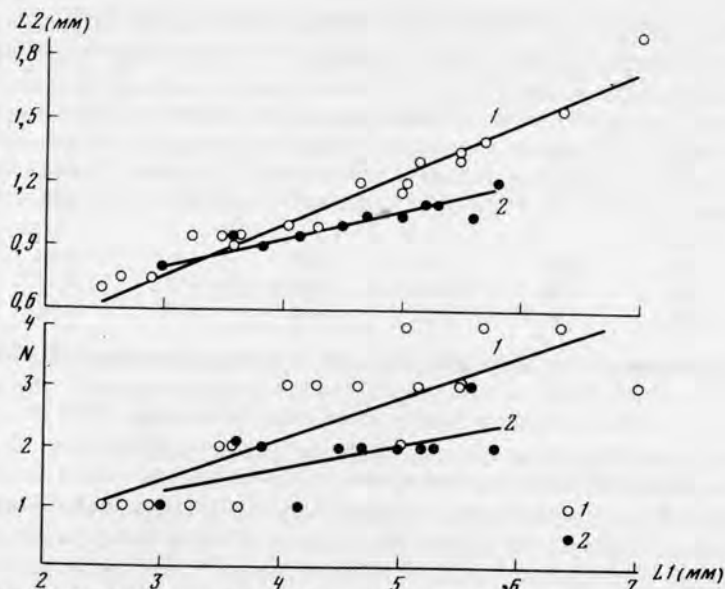


Рис. 5. Число пар пор (N) и длина перистоста (L_2) в зависимости от длины панциря (L_1) у *Echinocyamus incertus*

1 — ст. III—12. "Ихтиандр"; 2 — ст. 592. "Дмитрий Менделеев"

На перипроктальных пластинках живых морских ежей со ст. III—12 имеются мелкие иглы. По периферии перипрокта расположены 8—9 крупных пластинок, в центре — более десятка мелких пластинок, т.е. число и форма перипроктальных пластинок, как у *E. pusillus* и *E. scaber* (рис. 4, 1 з). У единственного живого экземпляра со ст. 592 игл на перипрокате нет. Почти весь перипрокат занимают крупные пластинки, точное число которых (4-76) определить не удалось.

Распространение. Гавайские и Маршаловы острова, подводные хребты Наска и Сала-и-Гомес. Глубины 20—360 м, в районе Маршаловых островов — около 1500 м. Поскольку сведений о морфологии *Echinocyamus*, собранных в последнем районе, нет [Clark A.H., 1952], а глубина нахождения значительно отличается от глубин обитания типичных *incertus*, отнесение их к рассматриваемому виду вызывает сомнения.

Echinocyamus sollers Koehler, 1922

Echinocyamus sollers. Koehler, 1922:132-137, pl. XII. 6-14, 18, 19; XV. 6.

Echinocyamus sollers. Mortensen, 1948 в:194.

Echinocyamus propectus. Clark H.L., 1909:557 (part., St. 57).

Echinocyamus apicatus. Mortensen, 1948в: 195-196, fig. 98, 114 pl. XLVI. 40-45; Downey, 1968:25.

Замечания. Хотя вид не представлен в наших сборах, наличие четких фотографий панцирей в работах Келлера и Мортенсена [Koehler, 1922; Mortensen, 1948в] позволяют с уверенностью констатировать полное сходство *E. sollers* и *E. apicatus*. Общими оказались все основные признаки: $D_1/L_1 = 0,88-0,96$; $H/L_1 = 0,46-0,49$; $L_2/L_1 = 0,21-0,23$; $S_1/S_2 > 1$; $D_3/L_3 \geq 1$; $L_3/L_1 \leq 0,11$; $S_3 = 0,88-0,96$ мм; $N = 6$ при L_1 около 6 мм; $P/R > 0,5$.

Наиболее существенным отличием *E. sollers* от других видов, имеющих большое расстояние между генитальными порами (*E. scaber* и *E. grandiporis*), являются более развитые петали.

Распространение. Юго-западнее Шри-Ланки и Индии, побережье Нового Южного Уэльса. Глубина 100—880 м.

Количественные признаки *Echinocyamus*, характеризующие положение и форму перипрокта (при длине панциря более 3 мм, за исключением *E. insularis*)

Вид, подвид	Число измерений								
	<1	S1/S2 1,0	>1	<1	D3/L3 1,0	>1	<0,10	L3·L1 0,11-0,15	>0,16
<i>insularis insularis</i>	—	4	22	15	10	1	25	1	—
<i>insularis macroproctus</i>	—	—	5	4	—	1	—	—	5
<i>crispus elegans</i>	—	—	6	1	5	—	1	1	1
<i>crispus elongatus</i>	21	—	—	21	—	—	18	3	—
<i>crispus crispus</i>	—	1	17	14	4	—	5	13	—
<i>pusillus</i>	6	4	8	18	—	—	18	—	—
<i>provectus</i>	2	1	—	—	1	2	—	3	—
<i>incertus</i> (ст. III—12)	1	—	15	16	—	—	—	12	3
<i>incertus</i> (ст. 592)	—	—	11	11	—	—	1	10	—
<i>scaber "B"</i>	—	3	16	19	—	—	—	19	—
<i>scaber "C"</i>	—	—	9	8	1	—	—	9	—
<i>scaber scaber</i>	—	—	6	3	2	1	—	5	1
<i>scaber macrostomus</i>	2	—	34	30	5	1	12	24	—
<i>scaber "A"</i>	—	—	6	5	1	—	1	5	—
<i>grandiporis</i>	4	2	21	26	1	—	25	2	—

Echinocyamus provectus de Meijere, 1902

Табл. I, 3

Echinocyamus provectus. de Meijere, 1902:6.*Echinocyamus provectus*. Mortensen, 1948в:192—193, fig. 113в, pl. XLVI. 37—39 (синонимика до 1948 г.).*Echinocyamus convergens*. Mortensen, 1948в: 191—192, fig. 112в, pl. XLVI. 56—58; 1949:6.

Материал. "Витязь", ст. 4565 (3), 4650 (2). Только голые панцири, длина 2,6—5,25 мм.

Замечания. Наиболее высокая точка панциря расположена в задней его половине (вид сбоку); в районе перипрокта и сзади от него панцирь возвышается в виде невысокого срединного валика. Генитальные поры имеются только у наиболее крупного экземпляра (5,25 мм), их нет при длине панциря 4,05 мм. Количественные признаки взрослого экземпляра следующие (мм): L1 = 5,25; D1 = 4,0; H = 1,8; L2 = 1,00; L3 = 0,65; D3 = 0,5; S3 = 0,45; S1/S2 = 0,75; N = 7.

Гладкие туберкулы довольно крупные.

В результате измерения и сравнения имеющихся в литературе изображений с учетом данных по морфологии особей из сборов "Витязь" нам не удалось обнаружить различий между *E. provectus* и *E. convergens*. Согласно ключу для определения видов рода, данному в работе Мортенсена [Mortensen, 1948в, с. 177], у *provectus* в отличие от *convergens* длина перипрокта превышает его ширину. Однако на фотографии единственного известного экземпляра *convergens* D3/L3 < 1 [Mortensen, 1948в, pl. XLVI, 57]. У имеющихся в нашем распоряжении экземпляров *E. provectus* это отношение меняется от 0,75 до 1,0 (табл. 4).

Распространение. Индо-Малайский архипелаг, Южно-Китайское море, Южная Африка (вблизи г. Дурбан), о-в Провиденс, Маскаренский хребет, побережье Западной Австралии. Глубины 75—390 м.

Echinocyamus planissimus Clark H.L., 1938*Echinocyamus planissimus*. Clark H.L., 1938:422—423, pl. 27. 5—8.*Echinocyamus planissimus*. Mortensen, 1948в:194—195, fig. 99, pl. XLVI. 32, 33; Downey, 1968:26; Rowe Pawson, 1977:358.

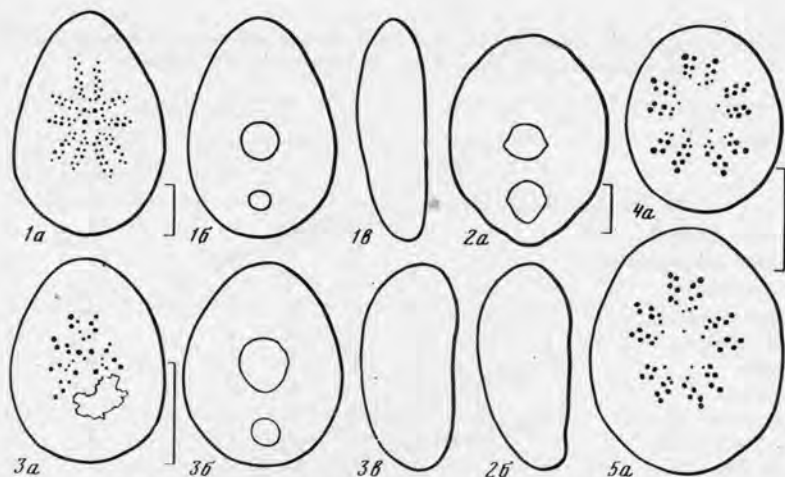


Рис. 6. Форма панцирей *Echinocyamus insularis* и молодых экземпляров *E. crispus*

1 — *E. insularis insularis*, ст. 589, "Дмитрий Менделеев" (4,4 мм); 2 — *E. insularis macroproctus*, ст. 1256, "Дмитрий Менделеев" (4,2 мм); 3 — *insularis* subsp., ст. 4862, "Витязь-1" (2,05 мм); 4 — *E. crispus elegans*, ст. 4810, "Витязь-1" (1,85 мм); 5 — *E. crispus elongatus*, ст. 4960, "Витязь-1" (2,50 мм). Масштабная линейка равна 1 мм

Замечания. *E. planissimus* очень близок к *E. provectus*. Только эти два вида в роду имеют пантели с близко сходящимися рядами пар пор. Возможно, их следует объединить в один вид, который характеризуется значительной изменчивостью в форме панциря от широкого (*planissimus*) до значительно удлиненного (*provectus*) и связанной с формой панциря вариабильностью в форме перипрокта и внутренних перегородок панциря.

Распространение. Западное и юго-восточное побережья Австралии (вблизи города Брум и Новый Южный Уэлс). Глубины 10—110 м.

Echinocyamus platytatus Clark H.L., 1914

Echinocyamus platytatus. Clark H.L., 1914:63—64, pl. 127. 1—6.

Echinocyamus platytatus. Mortensen, 1948в: 188—190 (part.) (синонимика до 1948); Downey, 1968:26.

Non: *Echinocyamus platytatus*. Mortensen, 1948в: fig. 113a; pl. XLVI. 54,61,62 (? *E. scaber*).

Замечания. На рисунках *E. platytatus*, приведенных Кларком [Clark H.L., 1914, pl. 27], расстояние между генитальными порами (S3) равно 0,25 мм (при пересчете с указанного к рисункам увеличения на действительные размеры), в то время как у морских ежей, изображенных в работе Мортенсена [1948в, fig. 113a, pl. XLVI. 54, 61, 62] это расстояние в четыре раза больше, 0,9—1,0 мм. Как очевидно из табл. 2, допущение об изменчивости в такой сильной степени этого признака в пределах одного вида представляется крайне маловероятным. Морские ежи, описанные Мортенсеном, видимо, относятся к другому виду, скорее всего, к *scaber*.

Распространение. С уверенностью к *platytatus* можно отнести только первое нахождение в заливе Порт Филлип, Южная Австралия. Глубина не известна (мелководье).

Echinocyamus insularis n. sp. Mironov et Sagaidachnyi

Рис. 6, 1; табл. 1, 4

Материал. "Дмитрий Менделеев", ст. 582 (34), 589 (2). Живые морские ежи (5 экз.) на обеих станциях. Длина панциря 1,0—4,8 мм.

Голотип. Экземпляр со ст. 582, "Дмитрий Менделеев"; длина панциря 4,0

ширина 2,9, высота 1,1 мм, панцирь без игл; хранится в сухом состоянии, коллекция Института океанологии АН СССР, Москва, N XV-65-19.

Описание. Форма панциря изменчива, от широких до значительно удлинённых, отношение $D1/L1$ меняется от 0,61 до 0,82. Очертание при виде сверху яйцевидное, иногда задний край панциря заострен в такой же степени, как и передний, или в очертании заднего края появляется угловатость. Передний конец панциря или более толстый, чем задний (вид сбоку), или приподнят над плоскостью оральной стороны. Нижняя сторона панциря плоская, задний край перистомы немного погружен. Вершина выражена слабо; наиболее высокая точка панциря находится в его передней половине, отношение $H/L1$ меняется от 0,29 до 0,36.

Генитальные поры крупнее окулярных, появляются при длине панциря 1,8 мм. Расстояние между генитальными порами очень небольшое: 0,05—0,10 мм между передними, 0,15—0,20 мм между задними порами или между передними и задними порами пор.

Амбулакральные поры крупные, ряды пар пор в петлях прямые, параллельные или дистально слегка расходящиеся. Число пар пор в одном ряду до 5 в переднем и задних петлях, до 4 — в боковых. Между отверстиями в поре имеется гладкий полупрозрачный кальцит в виде бугорков неправильной формы (как у *E. pusillus*), иногда между бугорками намечается неглубокий желобок, соединяющий отверстия в поре. $P/R < 0,5$ при длине панциря до 3,5 мм, у более крупных особей $P/R > 0,5$.

Перистом округлый, реже пятиугольный, отношение $L2/L1$ уменьшается от 0,29 до 0,15 по мере увеличения длины панциря. Форма перипрокта от круглой до неправильно овальной, иногда в виде сильно двояковыпуклой линзы, $D3/L3 \geq 1$, но в одном случае длина перипрокта больше ширины. Перипроктальных пластинок не менее 9 (границы перипроктальных пластинок просматривают плохо), иглы на пластинках не обнаружены.

Определенной упорядоченности в расположении туберкул нет. Гладкие туберкулы мелкие. Педицеллярии офицефальные и трифильные, с обычной для рода формой створок. Перегородки внутри панциря тонкие.

Замечания. Новый вид характеризуется наименьшими в пределах рода расстоянием между генитальными порами и размерами панциря, при которых появляются генитальные поры. Наиболее близким видом, возможно, является *E. platytatus*, отличающийся более широким панцирем и значительно менее развитыми петлями.

Распространение. Острова Пасхи и Сала-и-Гомес. Глубина 50—80 м.

Echinocyamus insularis macroproctus subsp. nov.
Mironov et Sagaidachnyi

Рис. 6, 2

Материал. "Дмитрий Менделеев", ст. 1256, 16 экз. с иглами, из них 9 сильно повреждены. Длина панциря 2,0—4,2 мм.

Голотип—экземпляр со ст. 1256, длина панциря 3,9 мм, хранится в спирте, коллекция Института океанологии АН СССР, Москва, N XV—65—20.

Описание. Очертание панциря (вид сверху) яйцевидное или неправильно-овальное, отношение $D1/L1$ изменяется от 0,68 до 0,77, $H/L1$ — от 0,37 до 0,46. Передняя часть панциря (вид сбоку) приподнята. Генитальные поры появляются при длине панциря 2,7 мм, расстояние между ними небольшое, $S3 = 0,25—0,30$ мм. Ряды пар пор в петлях прямые, параллельные или слабо расходящиеся. С увеличением размеров панциря от 2,0 до 4,2 мм число пар пор в одном ряду увеличивается от 2 до 7. Перипрокт очень крупный, 0,18—0,21 от длины панциря. Очертание перипрокта в виде семечка (боковые края заострены, как у перипрокта *E. incertus* и *E. scaber* "B"). Перипроктальные пластинки многочисленные, с иглами. Гладкие туберкулы

мелкие. Педицеллярии тридентные, трифильные и офицефальные, без заметных отличительных признаков.

Замечания. Экземпляры со ст. 1256 настолько четко отличаются от *E. insularis* с шельфа островов Пасхи и Сала-и-Гомес, что их, возможно, следует относить к отдельному виду. Основные отличия следующие: значительно более крупный перипрокт (отношение $L3/L1$ — максимальное в роду), большее расстояние между генитальными порами, более развитые петали, наличие игл на перипрокте.

Мортенсен [1948в] считает, что наличие игл на перипроктальных пластинках является отличительным признаком рода *Mortonia*. Однако иглы на перипрокте обнаружены уже у трех видов рода *Echinocyamus*: *E. scaber subconicus* [Clark, 1977], *E. incertus* (ст. III—12) и *E. insularis macroproctus*, что свидетельствует о малой таксономической значимости этого признака.

Кишечник *E. insularis macroproctus* плотно набит скелетами фораминифер, фрагментами скелетов мшанок, кораллов и других животных. Длина отдельных скелетных фрагментов (но не ширина) иногда достигает 0,9 мм, т.е. превышает длину перистомы. Видимо, эти морские ежи являются безвыборочными или слабосортирующими грунтоедомы.

Распространение. Остров Норфолк. Глубина 50—66 м.

Echinocyamus insularis subsp.

Рис. 6, 3

Материал. "Витязь", ст. 4862, 1 голый панцирь, длина 2,05 мм.

Замечания. Экземпляр со ст. 862 отличается от представителей двух подвидов *E. insularis* лишь очертанием панциря сбоку: наиболее высокая точка панциря расположена приблизительно посередине, а не в его передней половине. Как и все мелкие особи *E. insularis*, этот экземпляр характеризуется крупным перистомом. По размерам перипрокта он занимает промежуточное между подвидами *insularis* и *macroproctus* положение. Рассматриваемый экземпляр молодой, в форме панциря еще не выражены черты, необходимые для определения подвиговой принадлежности.

Lepidocyamus subgen. nov. Mironov et Sagaidachniy

Очертание панциря (вид сверху) овальное, яйцевидное или пятиугольное. Аборальная сторона сводчатая, оральная сторона в различной степени вогнутая. Петали хорошо развиты. Ряды пар пор изогнутые или прямые, в последнем случае дистально сильно расходящиеся. Перистом пятиугольной формы, край перистомы обрамлен чешуйковидными выступами панциря. Перипрокт покрыт 4—6 крупными пластинками, игл на них нет. Гладкие туберкулы мелкие. Внутренние перегородки панциря хорошо развиты.

Типовой вид *E. crispus* Mazzetti, 1893.

В состав подрода включен также *E. megapetalus*.

Наиболее характерными чертами нового подрода являются чешуйчатый край перистомы и наличие на перипрокте только крупных пластинок в количестве не более 7.

Echinocyamus (*Lepidocyamus*) *crispus crispus* Mazzetti 1893, sensu stricto

Рис. 7, 1, 4

Echinocyamus crispus. Mazzetti, 1893:239; 1894:215—216, fig. 2a.

Материал. "Академик Курчатов", ст. 3069 (10), 3093 (4), 3116 (2), 3123 (2), 3134 (1), 3177 (8). Живые морские ежи не пойманы на ст. 3123 и 3116. Длина панциря 4,65—8,65 мм.

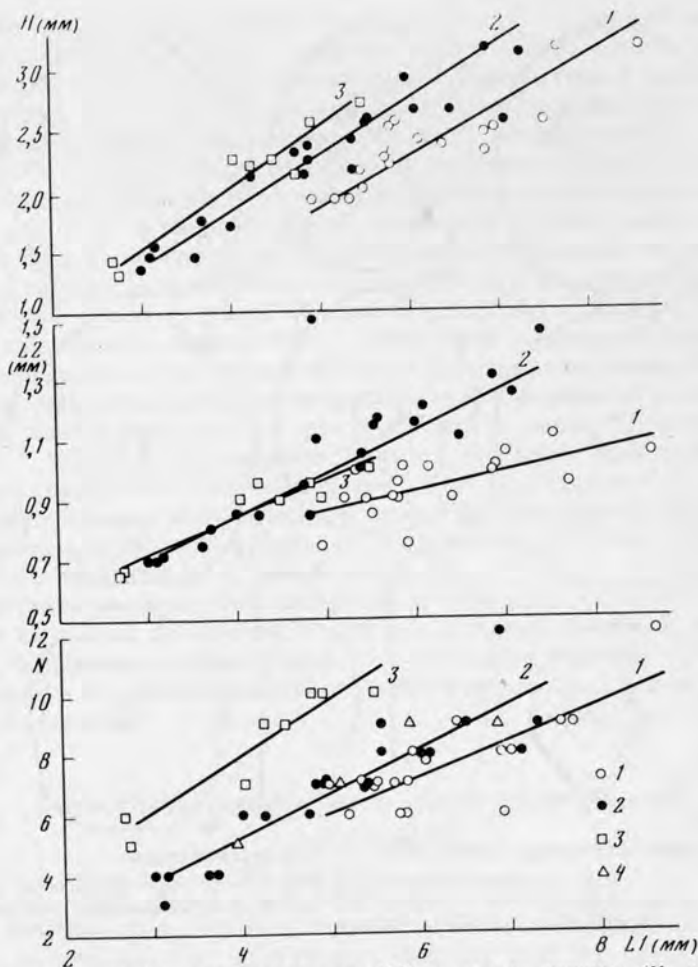


Рис. 7. Число пар пор (N), длина перистомы (L_2) и высота панциря (H) в зависимости от длины панциря (L_1) у *Echinocyamus crispus*

1 — *E. crispus crispus*; 2 — *E. crispus elongatus*; 3 — *E. crispus elegans*; 4 — *E. crispus subsp*

Замечания. Очертание панциря (вид сверху) меняется от овального до пятиугольного, наиболее высокая точка панциря расположена в его передней половине. Участок апикальной системы возвышается в виде бугорка. Оральная сторона несколько вогнутая. Генитальных пор нет при длине панциря 4,65 мм и весьма мелкие при 4,95 мм. Гидропора 1, у двух экземпляров по 2. Ряды пар пор в петелях несколько изогнуты, дистально слегка расходящиеся. Перистом пятиугольный, иногда с вогнутыми сторонами. Перипрокт неправильный округлой формы, реже в форме семечка, расположен ближе к заднему краю панциря, чем к перистому. Перипроктальные пластинки крупные, треугольные, от 4 до 7, обычно расположены симметрично по отношению к срединной линии панциря. Педицеллярии тридентные и офицефальные, без заметных отличительных признаков.

Краткое первоописание *E. crispus* и мелкие нечеткие изображения голотипа, пойманного в Красном море [Mazzetti, 1984, fig. 2, a—c], дают мало сведений о его морфологии. Отнесение описанных выше экземпляров, собранных также в Красном море, к типовому подвиду, основано на их сходстве с голотипом лишь по двум признакам: умеренно развитым петелям и положению перипрокта ближе к зад-

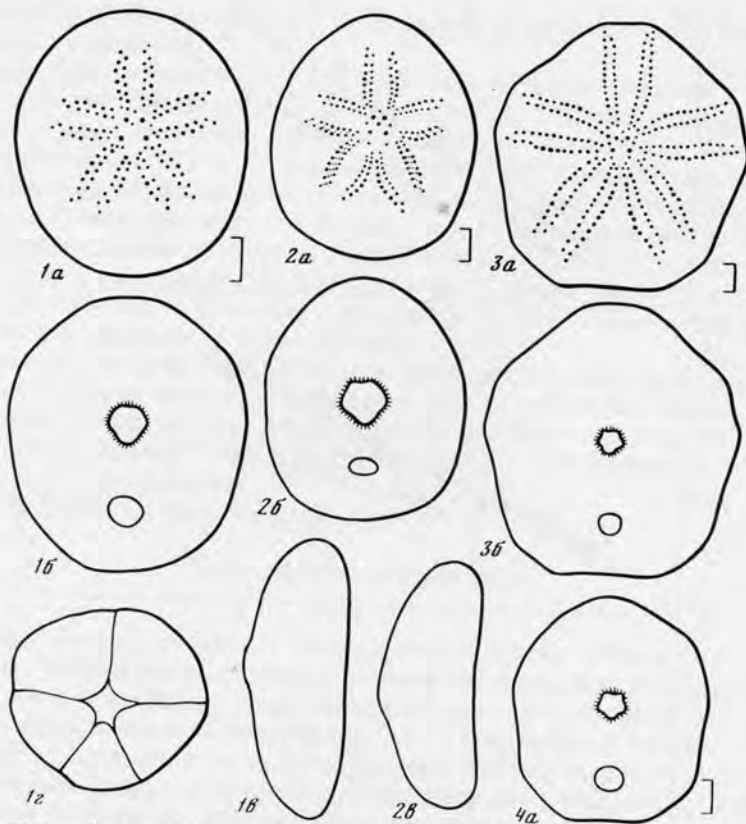


Рис. 8. Форма панцирей и структура перипронта (1 г) у *Echinocyamus crispus*

1 — *E. crispus* *crispus*, ст. 3069, "Академик Курчатов" (6.2 мм); 2 — *E. crispus elongatus*, ст. 7245, "Витязь-1" (7.3 мм); 3 — *E. crispus* subsp. ст. 4735, "Витязь-1" (9.4 мм); 4 — *E. crispus crispus*, ст. 3177, "Академик Курчатов" (6.9 мм). Масштабная линейка равна 1 мм

нему краю, чем к перистому; у *E. (L.) crispus elongatus* $S1/S2 < 1$, у *E. (L.) crispus elegans* более развитые petals.

Распространение. Красное море. Глубина 379—1880 м.

Echinocyamus (Lepidocyamus) crispus elongatus
Clark H.L., 1914, sensu novo

Рис. 6, 5; рис. 8, 2; табл. II, 3, 5

Echinocyamus elongatus. Clark H.L., 1914:61—62, fig. 126, 9—11.

Echinocyamus crispus. de Meijere, 1904:105—108, Taf. VI. 48—50; XVII. 300; Clark H.L., 1914:62; Koehler, 1922:137—138, pl. XII. 16, 17, 21; Mortensen, 1948 a:6—7; 1948b:107, 1948b:185—187, fig. 101 c, 112a, pl. XLVI.46,47,55; Morishita, 1953:61; 1954:225; Nisiyama, 1968:48—58, 371, fig. 30 a—d; Dollfus, Roman, 1981:86, pl. 33.8—10.

Echinocyamus elongatus. Clark H.L., 1925:165; Clark A.H., 1952:279; Downey, 1968:25.

Echinocyamus grandis. Clark H.L., 1925:165—166, pl. IX.6—8; Mortensen, 1948b:187.

Fibularia crispa. Jeannel, Martin, 1937:239

Материал. "Витязь", ст. 3505 (1), 4533 (4), 4565 (6), 4586 (3), 4619 (8), 4651 (2), 4960 (2), 6768 (4), 7245 (2), 7246 (10), 7249 (1); "Обь", ст. 143 (1).

Замечания. *Echinocyamus*, встреченные у Гавайских островов, были выделены Кларком [Clark H.L., 1914] в отдельный вид *E. elongatus*, который в дальнейшем был объединен Мортенсеном [Mortensen, 1948b] с *E. crispus*. Мы вполне согласны с Мортенсеном, что нет достаточных оснований относить гавайских *Echinocyamus*

к отдельному виду. Однако изучение новых сборов *E. crispus* показало, что в пределах вида имеются две другие морфологически обособленные группы: одна из Красного моря, вторая из Индо-Вестпацифики. Первая группа должна приобрести название *crispus*, поскольку голотип описан из Красного моря, а название *elongatus*, согласно правилу приоритета, следует сохранить для обозначения второй группы.

Основные отличия *E. crispus elongatus* от типового подвида следующие: более вогнутая нижняя сторона панциря, менее угловатые очертания (вид сверху), больше относительная высота панциря, длина перистома и число амбулакральных пор (рис. 7; 8, 2; табл. 3), перипрокт расположен ближе к перистому, чем к заднему краю панциря (за исключением молодых экземпляров до 3 мм в длину панциря).

К отдельному виду *E. grandis* Кларком [Clark H.L., 1925] был также отнесен крупный *Echinocyamus*, пойманный у Сейшельских островов. В результате сравнения этого морского ежа по первоописанию и фотографиям панциря с имеющимися в нашем распоряжении *E. crispus elongatus* (в новом понимании этого таксона) нам не удалось найти существенных различий между ними. Согласно Мортенсену [1948в, с. 117, 187], *E. grandis* наиболее близок к *E. crispus* и отличается от него лишь положением перипрокта: в первом случае $S1/S2 < 1$, во втором — $S1/S2 = 1$. Однако все имеющиеся в нашем распоряжении *E. crispus elongatus* (кроме молодых экземпляров), собранные в различных районах Индийского и Тихого океанов, по этому признаку не отличаются от *E. grandis* (табл. 4).

Распространение. Индо-Вестпацифика, от побережий Южной Африки и Красного моря на восток до Японии, Гавайских островов, атолла Пальмир. Глубина 9—564 м. Плейстоцен островов Рюкю. Скорее всего, к подвиду *elongatus* относятся также *E. crispus* из миоцена Японии и четвертичных отложений о-ва Серам, Индо-Малайский архипелаг.

Echinocyamus (Lepidocyamus) crispus elegans Mazzetti, 1893

Рис. 6, 4; табл. II, 1

Echinocyamus elegans. Mazzetti, 1893: 240; 1894: 216, fig. 3a—d.

Echinocyamus elegans. Mortensen, 1948в: 184—185, fig. III, pl. XLVI, 29—31 (синонимика до 1948); (?) Clark A.M., Courtman—Stock, 1976: 242; (?) Cherbonnier, 1980: 29—30; Dollfus, Roman, 1981: 96—98, fig. 19.

Материал. "Витязь", ст. 4810 (3+фр.), 4860 (5), 4862 (1), только голые панцири, длина 2,7—5,5 мм.

Замечания. Экземпляры из сборов "Витязя" полностью соответствуют по морфологии *E. elegans* из Оманского залива [Mortensen, 1948; pl. XLVI, 29—31] и собраны в непосредственной близости от этого района в Аравийском море. Однако нет уверенности, что голотип (Красное море) и особи из Аравийского моря (включая Оманский залив) относятся к одному и тому же виду, поскольку первый имеет значительно более удлиненный панцирь, чем вторые [Mazzetti, 1894, fig. 3]. *E. elegans* из Красного моря, описанные Шербонье [Cherbonnier, 1980], также характеризуются удлиненным панцирем; отношение $D1/L1$ (0,57) оказалось у них минимальным в пределах всего рода, в то время как *E. elegans* из Аравийского моря имеют довольно широкий панцирь. С другой стороны, такие черты морфологии аравийских экземпляров, как пятиугольное очертание панциря (вид сверху), изогнутые ряды пар пор в петях, вогнутая оральная сторона и небольшое расстояние между генитальными порами, являются общими с голотипом признаками.

E. crispus elegans более близок к типовому подвиду, чем к *elongatus*, отличается от первого лишь более высоким панцирем и более развитыми петями (рис. 8, табл. 3). Кроме того, у *elegans* генитальные поры имеются при длине панциря 2,7 мм, у *crispus* — при 3,0 мм.

Распространение. Южная часть Красного моря, Оманский залив, северная часть Аравийского моря, Южная Африка. Глубина 73—350 м.

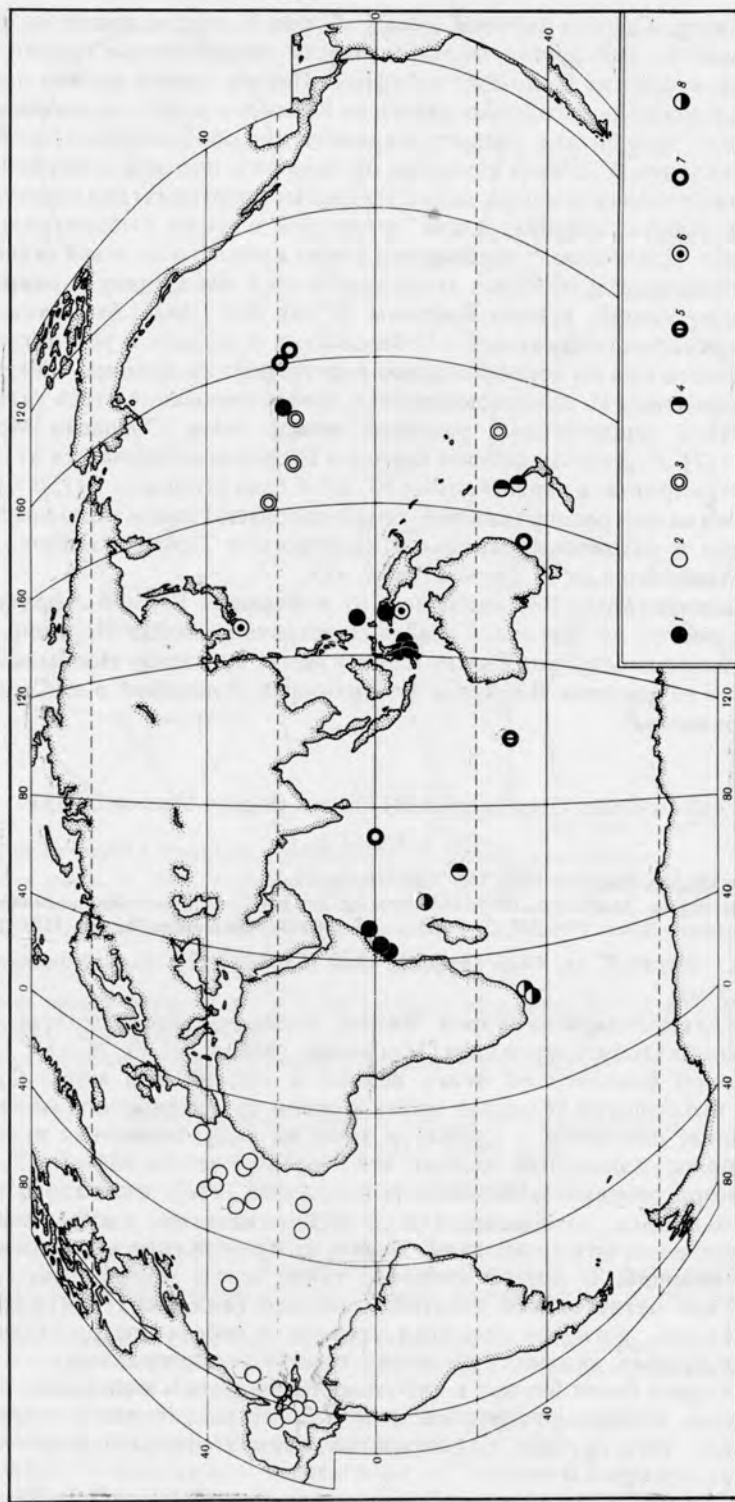


Рис. 9. Распространение *Echinocyathus scaber*

1 — *E. scaber scaber*; 2 — *E. scaber macrostomus*; 3 — *E. scaber "A"*; 4 — *E. scaber "B"*; 5 — *E. scaber "C"*; 6 — *E. scaber subconicus*; 7 — *E. scaber subsp.*; 8 — *E. scaber "D"*

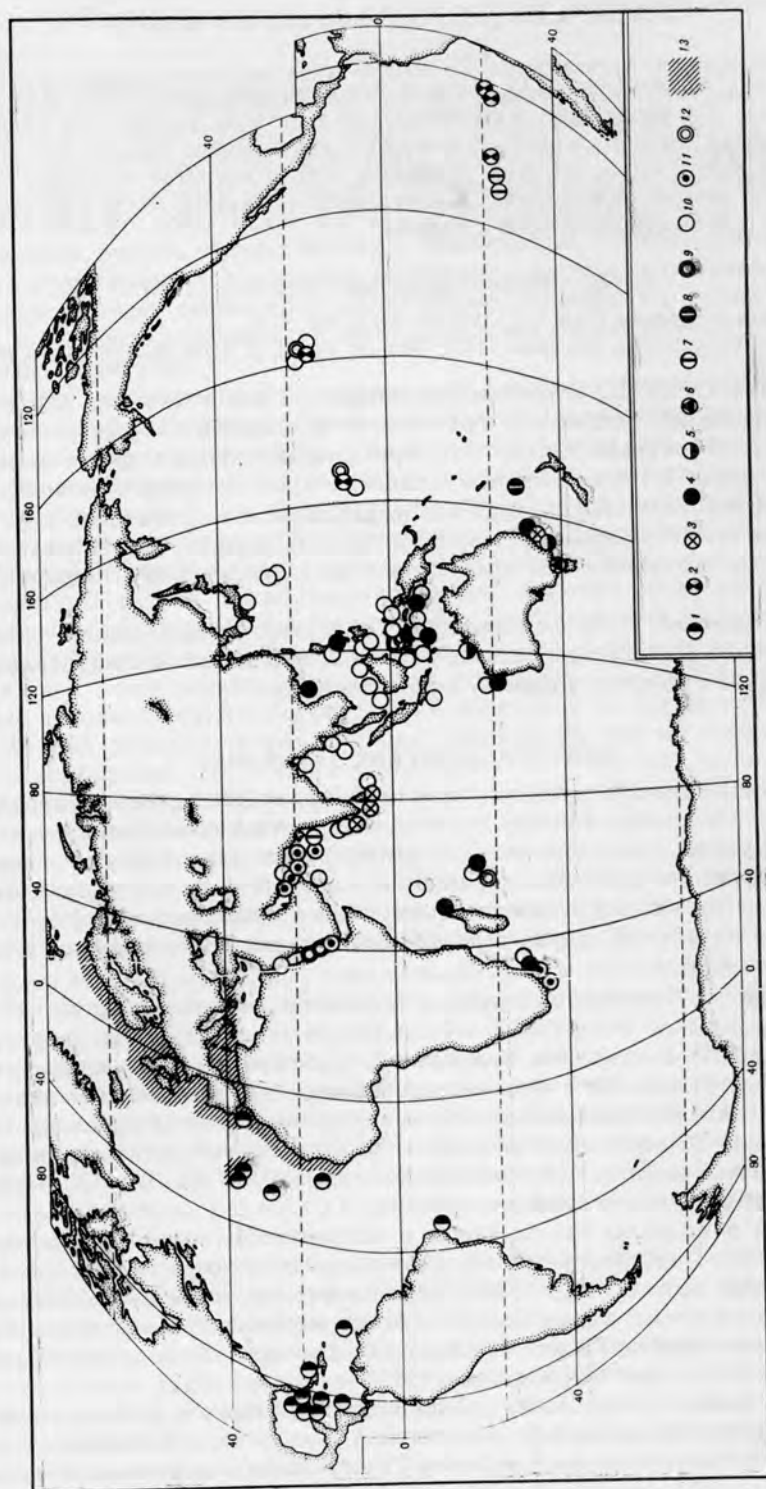


Рис. 10. Распространение видов рода *Echinocyamus*

1 — *E. grandiporis*; 2 — *E. incertus*; 3 — *E. sollers*; 4 — *E. protractus*; 5 — *E. planissimus*; 6 — *E. platitatus*; 7 — *E. insularis*; 8 — *E. insularis* macroproctus; 9 — *E. (Lepidocyamus) crispus crispus*; 10 — *E. (L.) crispus elongatus*; 11 — *E. (L.) crispus elegans*; 12 — *E. (L.) megapetalus*; 13 — *E. pusillus*

Echinocyamus (Lepidocyamus) crispus (?*elegans*)

Рис. 8, 3; табл. II, 2

Материал. "Витязь", ст. 4735. Пять голых панцирей, длина 3,95—9,40 мм.

Замечания. По числу амбулакральных пор в петлях экземпляры со ст. 735 занимают промежуточное положение между *crispus* и *elegans* (рис. 7), что затрудняет отнесение к какому-либо из этих подвидов. Слабо вогнутая оральная сторона и пятиугольное очертание панциря у рассматриваемых экземпляров в равной степени характерны для подвидов *crispus* и *elegans*.

Echinocyamus megapetalus Clark H.L., 1914

Echinocyamus megapetalus. Clark H.L., 1914:60—61, pl. 126. 5—8.

Echinocyamus megapetalus. Mortensen, 1948b: 190—191, fig. 94, pl. XLVI, 48—50; Clark A.H., 1952:279; Downey, 1968:25.

Замечания. От *E. (L.) crispus* рассматриваемый вид отличается дистально широко расходящимися рядами пор в петлях, от *E. crispus* и *elongatus* — также большим числом амбулакральных пор, от *crispus crispus* и *crispus elegans* — положением перипрокта ближе к перистому, чем к заднему краю панциря. Нет точных сведений о форме перистомального края у *E. megapetalus*. Сходство этого вида с *E. crispus* почти по всем основным признакам позволяет, однако, предполагать наличие у него чешуйчатых выростов по краю периста и отнести вид к подроду *Lepidocyamus*.

Распространение. Острова Маврикий, Гавайские, Маршалловы. Глубины 20—75 м. Мортенсен [1948в] высказывает сомнение, что экземпляры из Индийского и Тихого океанов относятся к одному и тому же виду.

ЗООГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Большинство видов и родов морских ежей ограничено в своем распространении приконтинентальными районами. В отличие от этого большинства представители рода *Echinocyamus* одинаково часто встречаются как в приконтинентальных, так и в океанических районах. Ареалы видов и подвидов рода могут послужить примерами основных типов распространения донных животных, которые отражают циркумконтинентальный (циркумокеанический) характер распределения морской донной фауны в целом.

Виды с приконтинентальным распространением составляют в роду небольшую часть (*E. planissimus*, *E. platytatus*, *E. sollers*). Основная часть видов (*E. crispus*, *E. grandiporis*, *E. insularis*, *E. provectus*, *E. pusillus*, *E. scaber*) имеет панталассное распространение, т.е. встречена как в приконтинентальных, так и в океанических районах (рис. 9, 10). Только из океанических районов известны 2 вида и 5 подвидов, при этом распространение *E. megapetalus*, *E. insularis insularis*, *E. insularis macroproctus* можно охарактеризовать как океаническое островное, *E. scaber* "А", "В", "С" — как талассное и *E. incertus* — как талассно-островное.

Все виды и подвиды *Echinocyamus* с океаническим типом распространения обитают лишь в Индо-Вестпацифике. Эндемиков океанических районов в Атлантике нет. Ранее Бригс [Briggs, 1974] указывал, что морская фауна океанических островов Тихого океана характеризуется более высокой степенью эндемизма, чем Атлантического океана. То же, по-видимому, справедливо и для фауны подводных океанических поднятий [Мионов, 1983].

В Тихом океане представители *Echinocyamus* обычны у западных побережий и ни разу не встречены на шельфе или склоне Америки. Виды *E. insularis*, *E. incertus*, *E. scaber*, известные из западных районов Тихого океана, встречены также на хребте Наска, который расположен в восточной половине океана в непосредственной близости от Южной Америки. В Атлантическом океане *E. grandiporis* и *E. scaber macrostomus* многократно встречены в западных районах и на океанических подня-

тиях в восточной половине океана, но крайне редки на шельфе или склоне Европы и Африки.

Подобная меридиональная асимметрия прослеживается в распространении многих других таксонов морских ежей. Так, проведенные Институтом океанологии сборы донных животных на подводном хребте Наска (Восточная Пацифика) и подводной горе Метеор (Восточная Атлантика), показали, что основу фауны морских ежей составляют здесь виды и роды, расселившиеся из западных районов океанов. На хребте, Наска это представители родов *Aspidodiadema*, *Coelopleurus*, *Echinocyamus*, *Podocidaris*, *Salenia*, на горе Метеор — *Coelopleurus*, *Echinocyamus*, *Nabrocidaris*. Все эти роды, кроме *Echinocyamus*, встречены в восточных районах впервые.

В настоящее время существуют значительные разногласия в оценке зоогеографической значимости особенностей распространения донной фауны на подводных океанических поднятиях.

Специфика таксономического состава этой фауны послужила основанием для отнесения подводных океанических поднятий к отдельной вертикальной зоне — талассобатиали [Андрияшев, 1979]. По мнению Миронова [1981a], на подводных горах не происходит нарушения вертикальной зональности в распределении донной фауны, характерной для континентального склона и поэтому нет оснований для рассмотрения талассобатиали в качестве отдельной вертикальной зоны. Семёнов [1981] в сублиторали, батиали и абиссали выделяет приконтинентальные "кольцевые структуры" и лишь для абиссали указывает на океанические "системы", соответствующие трофическим областям в схеме, предложенной Соколовой [1981]. Парин [1982] отмечает, что сублиторальная и батимальная вертикальные зоны существуют в двух "модификациях": субконтинентальной и талассной, относя сублиторальные районы океанических островов и подводных поднятий к талассосублиторали. Из этой работы осталось не ясным, какое положение занимают модификация, талассобатияль и талассосублитораль в системе номенклатурных биогеографических рядов (фаунистический регион, вертикальная или циркумконтинентальная зоны) и к какой модификации следует относить батимальные районы океанических островов. Миронов [1981a, 1983] считает, что в пределах отдельных вертикальных зон проходят фаунистические границы, имеющие циркумконтинентальную протяженность и обусловленные в основном (а в абиссали исключительно) обеднением таксономического состава фауны по мере удаления от континентов.

Согласно Миронову [1983], сублитораль, батияль и абиссаль должны подразделяться на две циркумконтинентальные фаунистические зоны: субконтинентальную и океаническую.

Океаническая зона в сублиторали и батиали делится на островную и талассную подзоны, при этом к талассосублиторали относятся только районы подводных поднятий и в нее не включается островная сублитораль. По мнению Спрингера [Springer, 1982], между приконтинентальными и океаническими районами Тихого океана проходит фаунистическая граница, обусловленная обеднением таксономического состава фауны в океанических районах и значительной степенью ее эндемизма.

Спрингер утверждает, что эти границы связаны с геоморфологической особенностью тихоокеанской литосферной плиты, которая с древних времен является центром происхождения многих таксонов.

Общезвестно, что во всех океанах параметры многих факторов среды резко меняются по мере удаления от континентов. Циркумконтинентальный характер распределения абиотических факторов среды, без сомнения, является основной причиной обеднения донной фауны, обитающей на удалении от континентов. Это обеднение четко выражено не только в Тихом, но и в Атлантическом и Индийском океанах и не связано с границами литосферных плит.

Характер таксономического обеднения на океанических поднятиях тропической и субтропической зон оказался сходным для всех трех океанов. Можно говорить о едином циркумтропическом комплексе родов, составляющем основу таласной фауны Тихого, Индийского и Атлантического океанов. Из морских ежей в этот комплекс входят роды *Echinocyamus*, *Coelopleurus*, *Plesiodiadema*, *Salenocidaris*, *Trigonocidaris*.

Следует также уточнить, что фаунистические границы между приконтинентальными и океаническими районами в большей степени обусловлены обеднением таксономического состава, чем его сменой, т.е. в зоне сгущения границ ареалов, расположенной между приконтинентальными и океаническими районами, основная часть приходится на границы ареалов приконтинентального типа.

В восточных районах Тихого и Атлантического океанов роль смены таксономического состава фауны при переходе в океанические районы выражена, видимо, сильнее, чем в западных районах. Это связано с меридиональной асимметрией в распределении батимальных таксонов, примеры которых приведены выше.

Фаунистические регионы во всех трех океанах различаются на приконтинентальные и океанические.

Первые в своей совокупности образуют субконтинентальную зону, узкой полосой опоясывающую материки, крупные островные системы и приконтинентальные поднятия, вторые — океаническую зону, включающую в себя склоны океанических островов и подводных поднятий. Это объединение производится согласно принципам зонального районирования на фаунистической основе [Мионов, 1981а]: регионы объединяются по признаку их территориальной приуроченности к зонам циркумконтинентального распределения абиотических факторов среды.

ЛИТЕРАТУРА

- Андрюшев А.П. О некоторых вопросах вертикальной зональности морской донной фауны. В кн.: Биологические ресурсы Мирового океана. М.: Наука, 1979, с. 117—138.
- Будин И.Н. Новый род плоских морских ежей семейства Fibulariidae (Echinoidea). — Зоол. журн., 1980, т. 59, N 2, с. 305—308.
- Мионов А.Н. Глубоководные морские ежи в сборах 14-го рейса нис "Академик Курчатов". — Тр. ИОАН СССР, 1975, т. 100, с. 205—214.
- Мионов А.Н. О принципах зонального районирования бентали на фаунистической основе. — Зоол. журн., 1981а, т. 60, N 8, с. 1125—1128.
- Мионов А.Н. Морские ежи. В кн.: Бентос подводных гор Маркус-Неккер и смежных районов Тихого океана. М.: Ин-т океанологии АН СССР, 1981б, с. 131—140.
- Мионов А.Н. Особенности распространения морских ежей в центрально-океанических районах. В кн.: Сравнительная морфология, эволюция и распространение современных и вымерших иглокожих: Тез. докл. V Всесоюз. симпоз. по иглокожим. Львов, 1983, с. 47—48. (Научный Совет по проблеме "Пути и закономерности ист. раз-я животных и раст. организмов" АН СССР. Совет Украинского палеонто. об-ва Гос. Природоведческий музей АН УССР).
- Парин Н.В. Биотопические группировки океанических рыб и некоторые задачи их изучения. В кн.: II Всесоюз. съезд океанологов: Тез. докл. Севастополь, 1982, вып. 5, с. 3—4.
- Семенов В.Н. Кольцевые структуры в морской биогеографии. — В кн.: IV съезд ВБГО. Киев: Наук. думка, 1981, ч. 1, с. 38—39.
- Соколова М.Н. К характеристике глубоководных донных эвтрофных областей Мирового океана. Тр. ИОАН СССР, 1981, т. 115, с. 5—13.
- Agassiz A. Report on the Echinoidea. — Rep. Sci. Res. Challenger, Zool., 1881, vol. 3, pt 9, p. 321.
- Allison E.C., Durham J.W., Mintz L.W. New southeast Pacific echinoids. — Occas. Pap. Cal. Acad. Sci., 1967, N 62, p. 1—23.
- Briggs J.C. Marine zoogeography. N.Y.: McGraw-Hill Book Co., 1974, 475 p.
- Cherbonnier G. Description d'une espèce d'Holothurie Apode, et de l'Echinide irrégulier *Echinocyamus elegans* Mazzetti récoltes dans le sud de la mer Rouge. — Bull. Mus. nat. hist. natur. Zool., 1980, vol. 2, N 4, p. 27—30.
- Clark A.H. Echinoderms from the Marshall islands. — Proc. US. Nat. Mus., 1952, vol. 102, N 3302, p. 265—303.
- Clark A.M. The South African museum's Meiring Nande cruises. Pt 4. Echinodermata. — Ann. S. Afr. Mus., 1977, vol. 73, pt 6, p. 133—147.

- Clark A.M., Courtman-Stock J. The echinoderms of Southern Africa. L., 1976. 277 p.
- Clark H.L. Echinodermata. Scientific results of the trawling expedition of H.M.S. "Thetis" of the coast of New South Wales in February and March, 1898. — Austral. Mus. Mem., 1909, vol. 4, p. 519—564.
- Clark H.L. Hawaiian and other Pacific Echini. The Clypeastridae, Arachnoididae, Laganidae, Fibulariidae and Scutellidae. — Mem. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll., 1914, vol. 46, N 1, p. 1—76.
- Clark H.L. A catalogue of the recent sea-urchins (Echinoidea) in the collection of the British Museum. L., 1925. 278 p.
- Clark H.L. Echinoderms from Australia. — Mem. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll., 1938, vol. 55, p. 596.
- Dallfus R.-Ph., Roman J. Les échinides de la Mer Rouge. P., 1981. 145 p.
- Downey M.E. Catalog of the recent echinoid type specimens in the US National Museum Smithsonian Institution and the Museum of Comparative zoology Harvard University. — Bull. US. Nat. Mus., 1968, N 286, p. 99.
- Durham J.W. Classification of Clypeastroid echinoids. — Cal. Univ. Publ. Geol. Sci., 1955, vol. 31, N 4, p. 73—198.
- Durham J.W. Clypeasteroids. — In: Treatise on invertebrate paleontology. N.Y., 1966, Pt U. Echinodermata, vol. 2, p. 450—491.
- Engel H. Echinocyamus pasillus (O.F. Müller). — Meded. geol. Sticht. N. S., 1958, N 11, s. 41—42.
- Fenaux L. Les échinopluteus de la Méditerranée. — Bull. inst. Oceanogr. Monaco, 1969, vol. 68, N 1934, p. 1—28.
- Ghiold J. Observations on the clypeastroid Echinocyamus pusillus (O.F. Müller). — J. Exp. Mar. Biol. and Ecol., 1982, vol. 61, N 1, p. 57—74.
- Jeannot A., Martin R. Über neozoische Echinoidea aus dem Niederländisch-Indischen Archipel. — Leidse geol. meded., 1937, bd 8, blz. 215—308.
- Kier P.M. Rapid evolution in echinoids. — Paleontology, 1982, vol. 25, N 1, p. 1—9.
- Koehler R. Echinodermata of the Indian Museum. IX. Echinoidea II. Clypeastrides et Cassidulides. Calcutta, 1922. 161 p.
- Maczyska S. Echinoids from the Korytnica basin (Middle Miocene; Holy Cross Mountains, Poland). — Acta geol. pol., 1977, vol. 27, N 2, s. 193—200.
- Maczyska S. Echinoids from the Miocene deposits of the Roztocze region, south-eastern Poland. — Pr. Mus. ziemi, 1979, z. 32, s. 29—36.
- Märkel K. Morphologie der Seeigelzähne. V. Die Zähne der Clypeastroida (Echinodermata, Echinoidea). — Ztschr. Morphol. Tiere, 1974, Bd. 78, S. 221—256.
- Mazzetti A.G. Catalogo degli Echini del mar Rosso e descrizione di sp. n. — Atti. Soc. Natur. Modena, 1893, vol. 12, N 3, p. 238—243.
- Mazzetti A.G. Gli Echini del mar Rosso. — Mem. reg. Accad. sci. Modena, 1894, vol. 10, p. 211—218.
- Meijere J.C.H. De. Vorläufige Beschreibung der neuen durch die Siboga-Expedition gesammelten Echiniden. — Tijdschr. Nederl. Dierk. Vereen., 1902, d. 8, afd. I, blz. 1—16.
- Meijere J.C.H. de. Die Echinoidea der Siboga-Expedition. — Siboga Exped., 1899—1900, 1904, vol. 43, N 14, p. 252.
- Montenat Ch., Roman J. Echinides neogenes d'Espagne (province d'Alicante et de Murcie). — Ann. paléontol. Invertébr., 1970, t. 56, fasc. 1, p. 87—138.
- Morishita A. Neogene echinoids from Gufu Prefecture. — Trans. Paleontol. Soc. Jap., 1953, vol. 11, p. 61—64.
- Mortensen Th. Echinoidea. — Ingolf-Exped., 1907, vol. 4, pt 2, p. 200.
- Mortensen Th. Report on the Echinoidea of the Murray expedition. Pt II. — Sci. Rep. Murray Exped., 1933—34, 1948a, vol. 9, N 1, p. 1—15.
- Mortensen Th. Report on the Echinoidea collected by the United States fisheries steamer "Albatross" during the Philippine expedition, 1907—1910. Pt 3. — Bull. US Nat. Mus., 1948b, vol. 14, p. 93—140.
- Mortensen Th. A monograph of the Echinoidea. IV. 2. Copenhagen, 1948c. 471 p.
- Mortensen Th. New Echinoidea (Cassiduloida, Clypeastroida). Preliminary notice. — Vid. medd. Dan. naturhist. foren., 1949, Bd. III s. 67—72.
- Mortensen Th. Report on the Echinoidea collected by the "Atlantide" expedition. — Atlant. Rep., 1951, N 2, p. 293—303.
- Nichols D. The histology and activities of the tube-feet of Echinocyamus pusillus. — Quart. J. Microsc. Sci., 1954a, vol. 100, p. 539—555.
- Nichols D. Changes in the chalk heart-urchin *Micraster* interpreted in relation to living forms. — Philos. Trans. Roy. Soc. London B, 1959b, vol. 242, N 693, p. 347—437.
- Nisiyama S. The echinoid fauna from Japan and adjacent regions. Pt I. — Paleontol. Soc. Jap. Spec. Pap., 1961, N 13, p. 491.
- Rowe F.W.E., Pawson D.A. A catalogue of echinoderm type-specimens in the Australian Museum, Sydney. — Rec. Austral. Mus., 1977, vol. 30, N 12/14, p. 337—364.
- Shiget M. A study of the echinoid fauna of the East China sea and the coastal waters of Southern Korea, Kyushu, Ryukyu and Taiwan. — Publ. Seto Mar. Lab., 1981, vol. 26, N 1/3, p. 191—241.
- Springer V.G. Pacific plate biogeography with special reference to shorefishes. — Smithsonian Contr. Zool., 1983, N 367, p. 183.
- Tommasi L.R. Distribuição geográfica de alguns equinodermas do Brasil. — Rev. brasil. biol., 1966a, vol. 26, N 3, p. 239—246.

- Tommasi L.R.* Lista dos equinoides recentes do Brasil. — Contrib. Inst. Oceanogr. Univ. S. Paulo Ser. Ocean Biol., 1966b, N 11, p. 50.
- Ursin E.* A quantitative investigation of the echinoderm fauna of the central North sea. — Medd. Dan. fisk. og havunders. N.S., 1960, Bd. 2, N 24, s. 1—204.
- Wagner C.D.* Fossil and recent sand dollar echinoids of Alaska. — J. Paleontol., 1974, vol. 48, N 1, p. 105—123.
- Wolff W.Y.* The Echinodermata of the estuarine region of the rivers Rhine, Meuse and Scheldt, with a list of species occurring in the coastal waters of the Netherlands. — Nethetl. J. Sea Res., 1968, vol. 4, N 1, p. 59—85.

MORPHOLOGY AND DISTRIBUTION OF THE RECENT ECHINOIDS OF THE GENUS ECHINOCYAMUS (ECHINOIDEA: FIBULARIIDAE)

A.N. Mironov, A.Yu. Sagaidachny

Summary

Thirteen meristic and morphometric measurements were taken on 260 specimens to show the morphological differences between the species and subspecies of the genus. The new subgenus *Lepidocyamus* is characterised with a squamoform projections along the peristomal margin and a few large triangular plates. The new species, *E. insularis*, is described; *apicatus*, *convergens*, *grandis* are regarded as identical with other species; *elegans*, *macrostomus* — as subspecies.

УДК 577.472 (26.03)

ДНОЧЕРПАТЕЛЬНЫЕ СБОРЫ БЕНТОСА В ЗАПАДНО-ЕВРОПЕЙСКОЙ КОТЛОВИНЕ АТЛАНТИЧЕСКОГО ОКЕАНА

Н.П. Мокеева

Глубоководная донная фауна северо-восточной части Атлантики изучена очень мало, особенно распределение ее биомассы. Наиболее подробные данные получены в Бискайском заливе [Laubier, Sibuet, 1977]. Весьма ограниченные сведения о бентофауне центральной части Западно-Европейской котловины. В этом районе были выполнены тралловые сборы, описания которых в литературе не даны [Interim oceanographic description of the North-East Atlantic site for the disposal of level radioactive waste, 1983]. Известны результаты первичной обработки материала одного траления, проведенного в центральной части Западно-Европейской котловины во время последнего рейса судна "Витязь" в 1979 г. [Виноградова и др., 1982]. Данные по биомассе зообентоса в литературе отсутствуют.

Государственный океанографический институт провел дночерпательные сборы бентоса в центральной части Западно-Европейской котловины, материалы которых позволили определить биомассу макрозообентоса и плотность животных, а также дополнить список обнаруженных таксонов разного ранга.

Район работ ограничен следующими координатами: 44°30'—47°30' с.ш. и 14°30'—19°00' з.д. Глубины на полигоне составляют 3750—4750 м. Сбор материала проводили в апреле—мае 1981 г. на судне "Пассат" (первая экспедиция) и в июне 1982 г. на судне "Георгий Ушаков" (вторая экспедиция). Орудием лова служил дночерпатель "Океан" с площадью захвата 0,25 м².

Станция	Экспедиция 1981 г.			Экспедиция 1982 г.		
	7	31	38	4	8	11
Координаты						
широта сев.	47°28'—47°32'	45°52'—45°55'	46°01'—46°03'	46°01'—46°02'	44°27'—44°29'	45°53'—45°56'
долгота запад.	15°49'—15°51'	16°03'—16°07'	14°35'—14°42'	18°46'—19°03'	17°24'—17°31'	17°26'—17°35'
Глубина, м	4740—4750	3750—4050	4500—4600	4300—4500	4600	4250—4600

Во время первой экспедиции были взяты 23 пробы на 11 станциях. Пробы промывали на станке на нейлоновых ситах с минимальными отверстиями нижнего сита 1 мм. Во время второй экспедиции было взято 8 проб на 3 станциях. Грунт промывали на шелковом сите с размерами отверстий в 0,5 мм.

В настоящее время материал находится у специалистов лаборатории бентоса Института океанологии АН СССР в стадии таксономической обработки. В первичной обработке материала приняли участие сотрудники ИО АН СССР О.Н. Зезина, О.Е. Каменская, Р.Я. Левенштейн, Н.М. Литвинова, Б.В. Межов, М.Н. Соколова, З.А. Филатова, С.Д. Чистиков, которым я приношу свою глубокую благодарность.

Плотность (экз./м²) и биомасса (г/м²) представителей основных систематических групп донных беспозвоночных животных в центральной части Западно-Европейской котловины Атлантического океана

Систематические группы	Экспедиция 1981 г.			Экспедиция 1982 г.		
	27	31	38	4	8	11
Sarcodinae	140	132	213	1668	1180	1034
	0,42	0,06	0,69	2,22	1,93	1,17
Vermes	18	27	17	22	98	64
	0,23	0,04	0,03	0,11	0,18	0,23
Crustacea	2	0	0	7	11	20
	0,02			0,01	0,01	0,02
Molluscae	4	5	12	9	32	6
	0,06	0,08	0,43	0,04	0,05	0,02
Другие группы	fr.	5	9	15	9	6
	0,16	0,01	2,75	0,04	0,77	0,26
Общие плотность и биомасса	164	169	251	1721	1330	1130
	0,89	0,19	3,90	2,42	2,94	1,70

Предварительный анализ материала позволил выявить крупные таксономические группы беспозвоночных животных, в некоторых из них определение проведено до вида.

В пробах, взятых в обеих экспедициях, обнаружено более 70 таксонов из 19 классов беспозвоночных животных: Sarcodina, Spongia, Hydrozoa, Stephanoscyphus, Anthozoa, Ascidae; из группы червей — классы Nematoda, Polychaeta, Echiuridae, Sipunculidae; Crustacea — подкласс Ostracoda, подряд Harpacticoidea, отряды Amphipoda, Cumacea, Isopoda, Tanaidacea; из группы моллюсков — классы Aplacophora (подклассы Caudofoveata и Solenogastres), Bivalvia, Gastropoda, Scaphopoda; Bryozoa, Brachiopoda, Ophiuroidea и Holothuroidea.

Среди многощетинковых червей обнаружены таксоны 22 семейств: Ammotrypane, Ampharetidae, Ariciidae, Capitellidae, Chloreaemidae, Cirratulidae, Disomidae, Flabelligeridae, Glyceridae, Ilyphagus, Lumbrineridae, Maldanidae, Nereidae, Opheliidae, Oweniidae, Paraoniidae, Phyllodocidae, Pilargidae, Polynoidae, Sabellidae, Scalibregmidae, Spionidae.

Из равноногих раков в пробах найдены представители родов Bathybadistes, Betamorpho, Eurycope, Naplomesus, Naploniscus, Ilyarachna, два вида Ischnomesus, три вида Macrostylis, Stylomesus, а также семейств Desmosomatidae и Thambe-matidae.

Из двустворчатых моллюсков обнаружены виды Abra profundorum, Arca orbiculata, Bathyarca pectunculoides, Cyclopecten, Dacridium vitreum, Ledella crassa, L. sp., Lima sp. (Lyonsiella sp.), Malletia sp., Propeamusium, а также таксоны из семейств Cuspidariidae и Kelliellae.

Полученные данные расширили представление о разнообразии видового состава донной фауны центральной части Западно-Европейской котловины. В дополнение к перечисленным в работе Н.Г. Виноградовой и других авторов [1982] таксонам можно привести следующие: 8 видов Polychaeta, 12 видов Isopoda, 2 вида Aplacophora, несколько таксонов Bivalvia, 2 вида Scaphopoda — Antalis agilis и Cadulus sp.

В таблице представлены величины плотности и биомассы животных по материалам двух экспедиций. Для иллюстрации выбраны ст. 31 с минимальной величиной, ст. 27 со средней, ст. 38 с максимальной биомассой (по материалам первой экспедиции). Результаты второй экспедиции приведены полностью. Расчет данных производился путем осреднения данных по трем дночерпательным пробам 4, 8, 31 и 38 и по двум пробам ст. 11 и 27.

Как видно из таблицы, величины плотности и биомассы, полученные в двух экспедициях, существенно различаются, что объясняется применением разных методик сбора материала. В первой экспедиции не были выбраны Комокиацеа. Неучет простейших этого типа, являющихся широко распространенными организмами на дне океанов, искажает истинные характеристики бентоса. Поэтому при рассмотрении результатов в настоящей работе привлекаются материалы только второй экспедиции, в которой были проведены полные сборы.

Плотность животных составляет от 1130 до 1721, в среднем 1394 экз./м². По этому показателю доминируют простейшие: в среднем их доля достигает 92,8% от величины общей плотности зообентоса. Без простейших плотность беспозвоночных составляет 100 экз./м². Эти данные соответствуют значениям плотности макрозообентоса в Иберийской котловине, где она равна 90—100 экз./м² [Виноградова и др., 1982]. После простейших чаще других встречаются черви (от 22 до 98 экз./м²), преимущественно многощетинковые, затем моллюски (6—32 экз./м²), главным образом двусторчатые, далее — ракообразные (7—20 экз./м²), в основном равноногие, и виды остальных систематических групп.

Биомасса зообентоса колеблется от 1,70 до 2,94 г/м², при среднем значении 2,35 г/м². Полученные данные по величине биомассы в Западно-Европейской котловине соответствуют величинам этого показателя для Иберийской котловины — 1,7 и 2,0 г/м² [Виноградова и др., 1982]. Масса одноклеточных животных составляет в среднем 75,6% общей биомассы. На втором месте стоят черви, далее следуют моллюски, ракообразные и другие группы животных.

Согласно карте трофических областей Мирового океана [Соколова, 1981], район экспедиционных работ ГОИНа находится в центре приконтинентальной эвтрофной области Атлантического океана, выделенной М.Н. Соколовой на основании данных о накоплении органического вещества в осадках и распределении типов грунта. По расчетам М.Н. Соколовой, средняя величина биомассы макрозообентоса приконтинентальной эвтрофной области Тихого океана равна 2,563, Индийского — 0,755, Мирового океана — 1,38 г/м². Полученное нами значение биомассы зообентоса (2,35 г/м²) вполне укладывается в порядок этих величин. Таким образом, принадлежность района исследований — центральной части Западно-Европейской котловины Атлантического океана — к приконтинентальной эвтрофной области подтверждается прямыми наблюдениями.

ЛИТЕРАТУРА

- Виноградова Н.Г., Зезина О.Н., Левенштейн Р.Я., и др. К исследованию бентоса Иберийской и Западно-Европейской котловин Атлантического океана. — Тр. ИОАН СССР, 1982, т. 117, с. 31—36.
- Соколова М.Н. К характеристике глубоководных донных эвтрофных областей Мирового океана. — Тр. ИОАН СССР, 1981, т. 115, с. 5—13.
- Interim oceanographic description of the North-East Atlantic site for the disposal of low-level radioactive waste. — Nuclear Energy Organisation for Economic Co-operation and Development, 1983. 132 p.
- Laubier L., Sibuet M. Resultats des campagnes Biogas. 3 août 1972 — 4 novembre 1974: Res. campagnes à la Mer. N11. Brest: Centre Oceanol. Bretagne, 1977, p. 1—11.

QUANTITATIVE BENTHIC GRAB SAMPLES IN THE WEST-EUROPEAN BASIN OF THE ATLANTIC OCEAN

N.P. Mokeyeva

Summary

The macrobenthos in the central part of the West-European basin at the depths 3750—4750 m is rather rich. The number of animals is 1394 m⁻², 92,8% of them are Sarcodina rhizopodean, mainly Komokiaceae. The biomass is 2,35 g/m², 75,6% of them are Komokiaceae. This area belongs to the nearcontinental eutrophic region of the Atlantic Ocean.

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие.....	5
Зезина О.Н. Гидробиологические и исторические предпосылки асимметрии современных батимальных фаун	7
Е.П. Турпаева. К характеристике глубоководной донной фауны экваториальной зоны Тихого океана	18
Н.Г. Виноградова, Р.Я. Левенштейн, Ф.А. Пастернак. К исследованию бентоса Северо-Американской котловины Атлантического океана	25
М.Н. Соколова. О видовом составе населения глубоководных трофических областей.....	33
А.П. Кузнецов. О роли двустворчатых моллюсков в составе морского донного населения, их пищевых адаптациях и трофической структуре.....	47
Н.Б. Келлер. Агерматипные кораллы подводной горы Грейт Метеор и их особенности.....	60
Ф.А. Пастернак. Роговые кораллы (Anthozoa: Gorgonacea) подводной горы северной части вала Капингамаранги и возможность существования на океанических подводных возвышенностях особой вертикальной зоны — талассобатиали.....	65
Н.Н. Детинова. Новые глубоководные виды многощетинковых червей (Polychaeta, Maldanidae)	76
Г.-В.В. Мурина. Состав и распространение эхиур Средиземного моря.....	82
И.С. Рогинская. Новый глубоководный вид Tritoniidae (Opisthobranchia, Nudibranchia, Dendronotacea) со склона Курильских островов.....	99
З.А. Филатова, А.А. Шилейко. Объем, структура и распространение глубоководных двустворчатых моллюсков семейства Ledellidae (Protobranchia)	106
К.Н. Несис, И.В. Никитина. Переописание Chiroteuthis joubini Voss, 1967 (Cephalopoda, Chiroteuthidae)	145
О.Е. Каменская. Экологическая классификация глубоководных амфипод	154
О.Н. Зезина, О.Н. Морозова. О гомеоморфии в структуре раковин глубоководных брахиопод	161
С.В. Галкин, Н.М. Коровчинский. Вертикальное и географическое распределение морских звезд рода Freyella (Brisingidae) и замечания об их экологии и происхождении	164
А.Н. Миронов, А.Ю. Сагайдачный. Морфология и распространение современных морских ежей рода Echinocyamus (Echinoidea: Fibulariidae)	179
Н.П. Мокеева. Дночерпательные сборы бентоса в Западно-Европейской котловине Атлантического океана	205

CONTENTS

Introduction	5
<i>O.N. Zezina</i> Hydrological and historical reasons for faunistic asymmetry in the bathyal zone	7
<i>E.P. Turpaeva</i> . To the characteristics of the deep-sea bottom fauna of the Pacific equatorial zone	18
<i>N.G. Vinogradova, R.Ja. Levenstein, F.A. Pasternak</i> . To the benthic investigations in the North American Basin of the Atlantic	25
<i>M.N. Sokolova</i> . On the species composition of the deep-sea bottom assemblages of the trophic regions	33
<i>A.P. Kuznetsov</i> . On the role of Bivalvia in the sea benthos, their feeding adaptations and trophic structure	47
<i>N.B. Keller</i> . The agermatype corals of the Great Meteor sea-mount and their peculiarities	60
<i>F.A. Pasternak</i> . Gorgonarians (Anthozoa: Gorgonacea) of the sea-mount in the northern part of Kapingamarangi rise and the probability of the existence of particular thalassobathyal vertical zone of the open ocean seamounts	65
<i>N.N. Detinova</i> . New species of the deep-sea Polychaeta (Maldanidae)	76
<i>G.V. Murina</i> . The composition and distribution of the Echiurans of the Mediterranean	82
<i>P.S. Roginskaya</i> . A new species of deep-sea Tritoniidae (Opisthobranchia, Nudibranchia, Dendronotacea) from the slope of the Kurile Islands	99
<i>Z.A. Filatova, A.A. Schileyko</i> . Size, structure and distribution of the deep-sea Bivalvia of the family Ledelidae (Protobranchia)	106
<i>K.N. Nesis, I.V. Nikitina</i> . Redescription of <i>Chiroteuthis joubini</i> Voss, 1967 (Cephalopoda, Chiroteuthidae)	145
<i>O.E. Kamenskaya</i> . The ecological classification of the deep-sea amphipods 154	154
<i>O.N. Zezina, O.N. Morozova</i> . On homeomorphy in shell structure of some deep-sea brachiopods	161
<i>S.V. Galkin, N.M. Korovchinsky</i> . Vertical and geographical distribution of the starfishes of the genus <i>Freyella</i> (Brisingidae) with notes on their ecology and evolution	164
<i>A.N. Mironov, A.Yu. Sagaidachny</i> . Morphology and distribution of the recent echinoids of the genus <i>Echinocyamus</i> (Echinoidea: Fibulariidae)	179
<i>N.P. Mokeyeva</i> . Quantitative benthic grab samples in the West-European Basin of the Atlantic Ocean	205

УДК 574.9:591.9

Гидробиологические и исторические предпосылки асимметрии современных батинальных фаун. Зезина О.Н. — В кн.: Структура, пути формирования и распределение донной фауны океана. М.: Наука, 1984.

Отражая экологическую ситуацию, существующую в океанах в настоящее время, и являясь одновременно продуктом их исторического прошлого, биогеографическая асимметрия определяет источники и пути формирования современных сублиторальных и батинальных фаун. Районы батии, где наблюдается смешение мелководных и глубоководных фаун в высоких широтах, а также в низких широтах на западе океанов, рассматриваются как наиболее благоприятные для проникновения мелководных видов в глубины океана.

Ил. 7. Библиогр. 71 назв.

УДК 577.472(265)

К характеристике глубоководной донной фауны экваториальной зоны Тихого океана. Турпаева Е.П. — В кн.: Структура, пути формирования и распространение донной фауны океана. М.: Наука, 1984.

В северо-восточной части тропической зоны Тихого океана на глубине от 4700 до 5630 м, кроме мелких многоклеточных животных, обнаружены колониальные простейшие Хепорифориды и Котокисеа, а также неизвестные формы в виде комков и мягких конусовидных наростов, по структуре ткани близких к Котокисеа. Биомасса бентоса менялась в пределах 0,02—0,86 г/м². Наиболее высокие значения биомассы и скопления загадочных форм обнаружены вблизи небольших разломов, где возможно наличие микрогидротерм.

Табл. 2. Ил. 4. Библиогр. 20 назв.

УДК 577.472(26.03)

К исследованию бентоса Северо-Американской котловины Атлантического океана. Виноградова Н.Г., Левенштейн Р.Я., Пастернак Ф.А. — В кн.: Структура, пути формирования и распространение донной фауны океана. М.: Наука, 1984.

Приводится характеристика и описание траловых уловов, полученных во время 2-го рейса нис "Витязь" в Северо-Американской котловине на глубине 4440—5420 м. Отмечается большая бедность донной фауны и принадлежность ее к океанической эвтрофной области. Приводится сравнение глубоководного бентоса обследованного района с населением других абиссальных котловин Северной Атлантики.

Табл. 1. Библиогр. 17 назв.

УДК 591.524.11

О видовом составе населения глубоководных трофических областей. Соколова М.Н. — В кн.: Структура, пути формирования и распространение донной фауны океана. М.: Наука, 1984.

Влияние трофического фактора на глубоководный макробентос прослежено на примере распространения 132 видов и подвидов беспозвоночных крупнее 0,5 см в области с разными условиями питания на дне Мирового океана. Рассмотрены 3 основные типа распространения видов: приконтинентальный, океанический и панталассный. По видовому богатству население разных трофических областей составляет убывающий ряд от Приконтинентальной эвтрофной к Океанической и Экваториальной эвтрофным и далее к Северной и Южной центральным олиготрофным областям.

Табл. 2. Библиогр. 53 назв.

УДК 577.472(260)

О роли двустворчатых моллюсков в составе морского донного населения, их пищевых адаптациях и трофической структуре. Кузнецов А.П. — В кн.: Структура, пути формирования и распространение донной фауны океана. М.: Наука, 1984.

Показана роль двустворчатых моллюсков в составе современного и палеобентоса в море, обсуждена возможность определения продуктивности донных сообществ прошлого на основании соотношения мягкого и твердого (раковин) частей тела ныне живущих видов. Анализируется устройство жаберно-пальпового аппарата двустворчатых как показателя их пищевых адаптаций и критерия деления их на трофические группировки. По новому дается трофическая классификация класса Bivalvia.

Табл. 3. Ил. 4. Библиогр. 46 назв.

УДК 593.66

Агерматипные кораллы подводной горы Грейт Метеор и их особенности. Келлер Н.Б. — В кн.: Структура, пути формирования и распространение донной фауны океана. М.: Наука, 1984.

По смене комплексов мадрепорарий, населяющих подводную гору Грейт Метеор, выделено 3 горизонта (2 — в верхней батии, 1 — в нижней). Особенности строения скелета косвенно указывают на существование для кораллов горы Грейт Метеор лучших трофических условий по сравнению с таковыми на хребте Маркус-Неккер (Тихий океан).

Табл. 1. Ил. 1. Библиогр. 6 назв.

УДК 593.62(265)

Роговые кораллы (Anthozoa: Gorgonacea) подводной горы северной части вала Капингамаранги и возможность существования на океанических подводных возвышенностях особой вертикальной зоны — талассобатии. Пастернак Ф.А. — В кн.: Структура, пути формирования и распространение фауны океана. М.: Наука, 1984.

На обследованной горе обнаружено 5 видов горгонарий. Высказывается предположение, что единственным объяснением расселения горгонарий может быть позднее оседание планул и их перенос глубинными течениями от материков и островов к изолированным подводным возвышенностям. Обсуждается правомочность выделения талассобатии как особой вертикальной зоны.

Ил. 3. Библиогр. 18 назв.

УДК 595.142(26.03)

Новые глубоководные виды многощетинковых червей (Polychaeta, Maldanidae). Детинова Н.Н. — В кн.: Структура, пути формирования и распространение донной фауны океана. М.: Наука, 1984.

В сборах нис "Витязь", "Дмитрий Менделеев" и "Академик Курчатов" из абиссали и батии Тихого океана обнаружены новые для науки виды многощетинковых червей подсемейства Lumbriclymeninae. Приведено иллюстрированное описание 4 новых видов: *Clymenopsis conscaudata* sp.n., *Lumbriclymene fusca* sp.n., *Lumbriclymene campanulata* sp.n., *Lumbriclymenella brevis* sp.n.

Ил. 2.

УДК 595.144(262)

Состав и распространение эхиур Средиземного моря. Мурина Г.В. — В кн.: Структура, пути формирования и распространение донной фауны океана. М.: Наука, 1984.

Фауна типа эхиур Средиземного моря насчитывает всего 6 видов, что составляет около 4% от общего числа видов всей группы. Из них — два эндемика, три тропическо-умеренных и один североатлантическо-бореальный вид. Даны описания, рисунки, определительные таблицы для всех видов. Сделан анализ вертикального и географического распространения. Максимальная глубина нахождения эхиур в Средиземном море 3560 м.

Табл. 2. Ил. 6. Библиогр. 65 назв.

УДК 594.36(26.03)(265.5)

Новый глубоководный вид Tritoniidae (Opisthobranchia, Nudibranchia, Dendronotacea) со склона Курильских островов. Рогинская И.С. — В кн.: Структура, пути формирования и распространение донной фауны океана. М.: Наука, 1984.

Описан новый глубоководный вид рода *Tritonia* Cuver: *T. nigromaculata* sp.nov. со склона Курильских островов (глубина 2515 м). Основное отличие *T. nigromaculata* от известных на сегодня видов *Tritonia* в строении рахидального зуба радулы, к центральному зубцу которого крепится дополнительный мощный, обычно пильчатый отросток, нередко достигающий в длину более половины длины тела зуба. Окраска *T. nigromaculata* — многочисленные черные пятна по кораллово-розовому фону.

Табл. 1. Ил. 1. Библиогр. 23 назв.

УДК 594.1:591.9(26)

Объем, структура и распространение глубоководных двустворчатых моллюсков семейства Ledellidae (Protobranchia). Филатова З.А., Шилейко А.А. — В кн.: Структура, пути формирования и распространение донной фауны океана. М.: Наука, 1984.

Семейство *Ledellidae* характеризуется главным образом наличием одного полностью замкнутого (трубчатого) выводного сифона; включает два подсемейства. Номинативное подсемейство анатомически диагностируется наличием толстостенного сифона, стенки которо-

го насыщены лакунами; сюда относится 3 рода: *Bathyspinula* (2 подрода), *Ledellina* gen. n. и *Ledella* (4 подрода). Подсемейство *Parayoldiellinae* subfam. n. характеризуется тем, что стенки сифона у его представителей двойные, со сплошной полостью между ними; подсемейство составлено 2 родами: *Parayoldiella* и *Intercalaria*. Проведен морфофункциональный анализ основных особенностей организации *Ledellidae*; рассмотрено географическое и вертикальное распространение.

Ил. 25. Библиогр. 36 назв.

УДК 594.5

Переописание *Chiroteuthis joubini* Voss, 1967 (Cephalopoda, Chiroteuthidae). Несис К.Н., Никитина И.В. — В кн.: Структура, пути формирования и распространение донной фауны океана. М.: Наука, 1984.

По новым материалам переописан кальмар *Ch. joubini*, исправлены ошибки в первоописании. По-видимому, тропическо-субтропический мезопелагический океанический вид, обнаружен в Северной Атлантике (8—38° с.ш.), западной и южной частях Индийского океана (1° с.ш. — 45° ю.ш.) и море Банда. Вероятно, один из самых крупных видов сем. *Chiroteuthidae*. По строению и распространению занимает промежуточное место между более примитивным *Ch. picteti* и более продвинутыми *Ch. veranyi* и *Ch. calyx*.

Ил. 3. Библиогр. 10 назв.

УДК 577.4:595.371

Экологическая классификация глубоководных амфипод. Каменская О.Е. — В кн.: Структура, пути формирования и распространение донной фауны океана. М.: Наука, 1984.

На основании данных об образе жизни рачков, способности к активному плаванию и о типе питания выделены экологические группировки глубоководных амфипод и выявлены некоторые закономерности их распределения в океане.

Ил. 1. Библиогр. 13 назв.

УДК 594.8:574.9:591.5

О гомеоморфии в структуре раковин глубоководных брахиопод. Зезина О.Н., Морозова О.Н. — В кн.: Структура, пути формирования и распространение донной фауны океана. М.: Наука, 1984.

У трех гомеоморфных видов глубоководных брахиопод *Neorhynchia strebeli*, *Abyssothyris wyvillei*, *Macandrevia diamantina* отмечено наличие уплощенных фибр вторичного слоя, имеющих форму длинных пластин с отношением толщины к ширине от 0,100 до 0,025. Этот признак, возникший независимо у глубоководных представителей трех разных семейств, рассматривается как приспособление к экономичному скелетообразованию на абиссальных глубинах.

Фототабл. 1. Библиогр. 15 назв.

УДК 593.93:591.9(26)

Вертикальное и географическое распределение морских звезд рода *Freyella* (Brisingidae) и замечания об их экологии и происхождении. Галкин С.В., Коровчинский Н.М. — В кн.: Структура, пути формирования и распространение донной фауны океана. М.: Наука, 1984.

В работе приводится сводка всех известных (38) видов рода *Freyella*. Делаются предварительные выводы относительно возможных путей эволюции рода. Рассматриваются некоторые вопросы экологии этих морских звезд. Обобщаются данные по вертикальному и географическому распределению рода *Freyella* и выдвигается предположение о его антарктическом происхождении.

Табл. 2. Ил. 2. Библиогр. 50 назв.

УДК 593.9(26)

Морфология и распространение современных морских ежей рода *Echinocyamus* (Echinoidea: Fibulariidae). Миронов А.Н., Сагайдачный А.Ю. — В кн.: Структура, пути формирования и распространение донной фауны океана. М.: Наука, 1984.

Описаны новый подрод *Lepidocyamus* и новый вид *E. insularis*, пять видов объединены с другими. На примере *Echinocyamus* рассмотрены типы видовых ареалов, которые ранее послужили основой для выделения двух циркумконтинентальных фаунистических зон на дне океана: субконтинентальной и океанической.

Табл. 4. Ил. 10. Библиогр. 56 назв.

УДК 577.472(26.03)

Дночерпательные сборы бентоса в Западно-Европейской котловине Атлантического океана.
Мокеева Н. П. — В кн.: Структура, пути формирования и распространение донной фауны океана.
М.: Наука, 1984.

Количественные характеристики макробентоса в центральной части Западно-Европейской котловины на глубине 3750—4750 м подтверждают принадлежность этого района к приконтинентальной эвтрофной области. Средняя величина плотности животных 1394 экз./м², из них 92,8% приходится на простейших, главным образом Котокіасеа. Среднее значение биомассы 2,35 г/м², из них 75,6% составляют одноклеточные.

Табл. 1. Библиогр. 4 назв.

**СТРУКТУРА,
ПУТИ ФОРМИРОВАНИЯ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ
ДОННОЙ ФАУНЫ ОКЕАНА**

**Труды Института океанологии им. П.П. Ширшова,
том 119**

*Утверждено к печати
Институтом океанологии им. П.П. Ширшова
Академии наук СССР*

Редактор издательства *А.М. Гидалевич*
Художественный редактор *Н.Н. Власик*
Технические редакторы *Л.В. Русская, А.Л. Шелудченко*
Корректор *Р.Г. Ухина*

Набор осуществлен
на электронной фотонаборной системе
в издательстве "Наука"

ИБ N 27783

Подписано к печати 29.06.84. Т — 05713
Формат 70 × 100¹/₁₆. Бумага офсетная N 1
Гарнитура Таймс. Печать офсетная
Усл.печ.л. 17,6+0,7вкл. Усл.кр.-отт. 18,5
Уч.-изд.л. 20,4. Тираж 650 экз.
Тип. зак. 1563. Цена 3р. 10к.

Издательство "Наука", 117864 ГСП—7
Москва В—485, Профсоюзная ул., д. 90
Ордена Трудового Красного Знамени
1-я типография издательства "Наука"
199034, Ленинград В—34, 9-я линия, 12

В ИЗДАТЕЛЬСТВЕ "НАУКА"

готовятся к печати

Воронина Н.М. Экосистемы пелагиали Южного океана 18 л.

Монография основана на материалах комплексного исследования пелагических экосистем Южного океана. Рассмотрены важнейшие особенности биотопов этого региона: состав, основные сезонные изменения, географическое распространение и продукция фитопланктона, функциональные особенности зоопланктонных сообществ. Проведено модельное исследование отдельных компонентов экосистемы.

Для океанологов, гидробиологов, экологов, специалистов рыбного хозяйства.

Жаков Л.А. Формирование и структура рыбного населения озер Северо-Запада СССР 12 л.

Обосновывается комплексный подход к анализу рыбного населения озер. На примере озер в области Валдайского оледенения рассматриваются вопросы становления ихтиофауны озер и изменение всей экосистемы и рыбной части сообщества этих озер в последующее время. Предлагается новый подход к рыбохозяйственному использованию озер. При помощи математического моделирования исследуется количественный характер взаимосвязей между членами рыбной части сообщества.

Для экологов, гидробиологов, ихтиологов и специалистов рыбного хозяйства.

Китаев С.П. Экологические основы биопродуктивности озер разных природных зон (тундра, тайга, смешанный лес) 20 л.

Книга посвящена изучению биопродуктивности озер. На основе статистической обработки массового материала выяснена зависимость развития первичной продукции и ихтиомассы от основных гидрологических, гидрохимических и биологических показателей озер разных природных зон. Разработана методика определения биопродуктивности и составлены шкалы трофности для различных показателей (хлорофилл, первичная продукция, биомасса фито- и зоопланктона, бентос, ихтиомасса, рыбопродукция). Определены сырьевые рыбные ресурсы озер и их потенциальные возможности.

Для научных работников в области рыбного хозяйства.

П и д г а й к о М.Л. Зоопланктон водоемов европейской части СССР 10 л.

В книге представлены литературные и собственные материалы автора по классификации водоемов и их гидробиологическому режиму. Даны деление территории европейской части СССР на лимнофаунистические регионы и описание их особенностей. Составлен каталог видов коловраток и ракообразных, показано их распределение по регионам и водоемам. Сформулированы общие особенности распределения планктофауны и отдельных видов в зависимости от географических и экологических факторов среды.

Для гидробиологов и зоологов.

Заказы просим направлять по одному из перечисленных адресов магазинов "Книга—почтой" "Академкнига":

480091 **Алма-Ата**, 91, ул. Фурманова, 91/97; 370005 **Баку**, 5, ул. Джапаридзе, 13; 320093 **Днепропетровск**, проспект Ю.Гагарина, 24; 734001 **Душанбе**, проспект Ленина, 95; 252030 **Киев**, ул. Пирогова, 4; 277012 **Кишинев**, проспект Ленина, 148; 443002 **Куйбышев**, проспект Ленина, 2; 197345 **Ленинград**, Петрозаводская ул., 7; 220012 **Минск**, Ленинский проспект, 72; 117192 **Москва**, В-192, Мичуринский проспект, 12; 630090 **Новосибирск**, Академгородок, Морской проспект, 22; 620151 **Свердловск**, ул. Мамина-Сибиряка, 137; 700187 **Ташкент**, ул. Дружбы народов, 6; 450059 **Уфа**, 59, ул. Р. Зорге, 10; 720001 **Фрунзе**, бульвар Дзержинского, 42; 310078 **Харьков**, ул. Чернышевского, 87.