

УДК 595.142.27 (265.52)

**ОСОБЕННОСТИ ПОСЕЛЕНИЯ *CIRCEIS ARMORICANA*
(SPIRORBIDAE, POLYCHAETA) НА РАКАХ-ОТШЕЛЬНИКАХ
У ПОБЕРЕЖЬЯ ВОСТОЧНОЙ КАМЧАТКИ**

А. В. РЖАВСКИЙ, Т. А. БРИТАЕВ

В тихоокеанских водах животные, определяемые как *C. armoricana*, поселяются на различных субстратах, в том числе и на раках-отшельниках. Рассмотрены закономерности размещения *C. armoricana* на поверхности тела рака-отшельника и раковины, размерная структура его поселений для двух видов раков-отшельников (*Pagurus middendorffi* и *P. hirsutiusculus*), обитающих в раковинах *Littorina kurila*, *Nucella lima*, *N. freycinetii* и *Vuccinum percrassum* на литорали Кроноцкого залива. Выявить связь жизненного цикла спирорбид с образом жизни отшельников или видоспецифичные отношения нам не удалось. Нет никаких оснований для выделения в северо-западной части Тихого океана самостоятельного вида (или подвида *C. armoricana*), ассоциированного только с раками-отшельниками (наподобие *C. paguri* у побережья Великобритании).

Circeis armoricana (St-Joseph, 1894) — широко распространенный аркто-бореальный вид, обитающий в сублиторали и нижней литорали. На основании исследований, проведенных у побережья Великобритании (Knight-Jones et al., 1975; P. Knight-Jones, E. W. Knight-Jones, 1977), было выделено три подвида: *C. a. armoricana*, *C. a. fragilis* и *C. a. paguri*, практически не отличающихся по морфологии взрослых особей, но различимых по их экологии, морфологии и характеру оседания личинок. Недавно один из них был признан валидным видом *Circeis paguri* Knight-Jones, Knight-Jones, 1977 (Al-Ogily, Knight-Jones, 1981). По данным этих авторов, *C. a. armoricana* поселяется исключительно на омарах и лангустах, *C. a. fragilis* — на *Laminaria saccharina* и некоторых других водорослях, а *C. paguri* ассоциирован с раком-отшельником *Eupagurus bernhardus*.

В тихоокеанских водах подобные исследования не проводились. Найт-Джонс с соавторами (Knight-Jones et al., 1979), отмечая в этом регионе *C. armoricana*, не относят его к какому-либо подвиду. По данным этих авторов (P. Knight-Jones, E. W. Knight-Jones, 1977; Knight-Jones et al., 1979) и по нашим наблюдениям, *C. armoricana* в северной части Тихого океана заселяет самые разнообразные субстраты: камни, ракушу, раковины различных живых моллюсков, многочисленные водоросли (*Laminaria* spp., *Fucus evanescens*, *Analipus japonicus* и др.), морские покрытосеменные, многих декапод, мшанок, гидродов.

Нами предпринята попытка разобраться в систематической принадлежности различных экологических форм этого вида в водах Тихого океана. Настоящая работа — один из этапов исследования. Цель ее — выявить, насколько специфична связь *C. armoricana*, поселяющихся на раках-отшельниках, со своими хозяевами.

Авторы искренне признательны О. Г. Комиссаренко за помощь при сборе материала и А. А. Кутищеву за высказанные при обсуждении рукописи критические замечания.

Материал собран 25—26.IX 1984 г. во время отлива на каменной литорали Кропного залива в двух точках, отстоящих друг от друга на расстояние около 1 км. Собирали безвыборочно всех попадавшихся раков-отшельников. В первой точке собрано 92 экз., обитающих главным образом в раковинах *Liittoria kurila*, из них 84 составили *Pagurus hirsutiusculus* и 8 — *P. middendorffi*. Во второй точке отшельники обитали в раковинах *Nucella lima*, *N. freycinetii* и *Vuccinum percrassum*¹; 49 экз. принадлежало *P. hirsutiusculus*, 73 — *P. middendorffi*. Добытых животных помещали в отдельные марлевые мешочки и фиксировали 70%-ным этанолом. У отшельников определяли пол и под бинокляром с помощью мерной линейки измеряли длину карапакса с точностью до 0,05 мм. Высоту раковины измеряли штанген-циркулем с точностью до 0,1 мм.

На теле раков были выделены следующие участки: карапакс (К), переоподы I, II, III, IV (Пр. I, Пр. II, Пр. III, Пр. IV), abdomen (Аб), антенны I (А. I). На раковине *L. kurila* — наружная поверхность (П), край устья (К. у), внутренняя поверхность устьевого оборота (У), внутренняя поверхность прочих оборотов (П. о). На раковинах нуцелл и букцинумов дополнительно рассматривался сифон (С), а на внутренней поверхности раковины, кроме устьевого оборота, были выделены средние обороты (С. о) и макушечные (М. о). Раковины нуцелл и букцинумов рассматривали совместно, поскольку они имеют довольно сходную морфологию и параметры. У всех особей на каждом из отмеченных участков подсчитывали число *S. armoricana* и под бинокляром с помощью мерной линейки измеряли диаметр их трубки с точностью до 0,05 мм. Особей, сидящих на внутренней поверхности раковины, подсчитывали и измеряли, осторожно обламывая раковину, начиная от устья (после того, как были обработаны все остальные участки). После измерения каждую трубку спирорбисов разрушали и определяли, принадлежит ли она живому червю, а при наличии эмбрионов в трубке подсчитывали их число. На основании полученных данных для каждого вида рака (раковины) и в каждой точке рассчитывали следующие показатели.

$$1. \text{ Заселенность конкретных частей тела рака (раковин) (S}_j\text{): } S_j = \frac{N_2}{N_1} \times 100\%,$$

где N_1 — общее число раков (раковин), заселенных *S. armoricana*; N_2 — число раков (раковин), содержащих *S. armoricana* на рассматриваемой части тела рака (раковины).

$$2. \text{ Заселенность конкретных размерных классов (S}_i\text{): } S_i = \frac{N_3}{N_i} \times 100\%, \text{ где } N_3 \text{ —}$$

число раков (раковин) в конкретном размерном классе, заселенных *S. armoricana*; N_i — общее число раков (раковин) в данном размерном классе.

$$3. \text{ Средняя интенсивность заселения в каждом размерном классе рака (раковины) (P}_i\text{): } P_i = \frac{n}{N_i},$$

где n — число *S. armoricana* на всех раках (раковинах) в данном размерном классе; N_i — то же, что и в 2.

$$4. \text{ Средняя интенсивность заселения конкретных участков тела рака (частей раковины) или среднее число спирорбисов на конкретном участке тела рака (части раковины) (P}_j\text{): } P_j = \frac{n_1}{N_1},$$

где n_1 — общее для всех хозяев число *S. armoricana*, поселившихся на данной части тела рака (части раковины); N_1 — то же, что и в 1.

5. Размерная структура поселений и средние значения диаметра трубки *S. armoricana* на рассматриваемой части тела рака (раковины) и в каждом размерном классе раков (раковин).

Кроме того, в тексте вводятся некоторые дополнительные показатели (S, P_n).

Полученные характеристики сравнивали, используя критерии Стьюдента и Фишера, а также проводили корреляционный и регрессионный анализ (Терентьев, Ростова, 1977).

Размещение *S. armoricana* на теле раков-отшельников. *S. armoricana* отмечены на отшельниках с длиной карапакса более 7 мм. Для каждого вида рака различий между самцами и самками, а также между особями из разных точек не обнаружено ни по одному из показателей. Поэтому мы рассматриваем объединенные данные по каждому виду рака-отшельника.

Общая заселенность (S — относительная численность раков или раковин с трубками червей *P. middendorffi* значительно выше, чем *P. hirsutiusculus* ($54,3 \pm 5,6\%$ и $17,3 \pm 3,3\%$ соответственно). У обоих видов заселенность S_i возрастает с увеличением длины карапакса, причем эта зависимость сильнее выражена у *P. middendorffi* и описывает-

¹ В тех же биотопах присутствовали и пустые раковины перечисленных видов, заселенные *S. armoricana*.

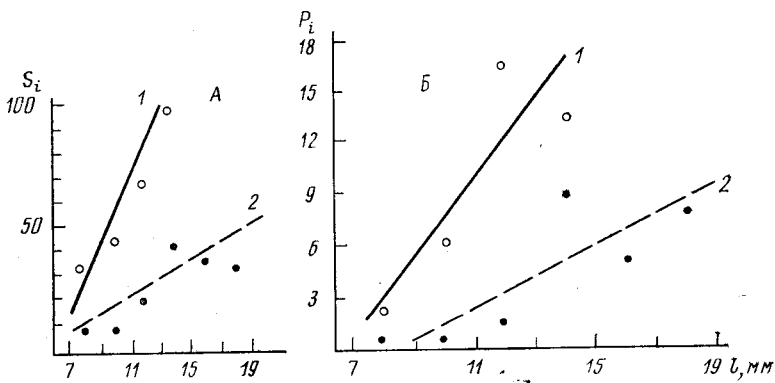


Рис. 1. Зависимость заселенности (А) и интенсивности заселения (Б) тела раков-отшельников от длины карапакса (l , мм): 1 — *P. middendorffi*; 2 — *P. hirsutiusculus*; S_i — заселенность конкретного размерного класса; $Y=11,5 X - 65,6$ для *P. middendorffi*, $Y = 0,32 X - 16,1$ для *P. hirsutiusculus*; P_i — интенсивность заселения конкретного размерного класса; $Y=0,91 X - 7,87$ для *P. hirsutiusculus*, $Y=2,14 X - 13,71$ для *P. middendorffi*

ся уравнением линейной регрессии (рис. 1, А). Установлена также прямая зависимость интенсивности заселения (P_i) от размеров рака-отшельника (рис. 1, Б).

Выявить какие-либо закономерности в заселенности (S_j) и средней интенсивности заселения (P_j) различных частей тела рака не удалось, так как различия в большинстве случаев не достоверны (табл. 1). При сравнении этих показателей для одноименных частей тела обоих видов установлено, что только для Пр. IV у *P. middendorffi* они достоверно выше. Кроме того, у *P. hirsutiusculus* вообще не отмечены спирорбисы на А. I. Однако следует отметить, что относительная интенсивность заселения (P_R^2) для Пр. IV практически одинакова у обоих видов (7,0 у *P. middendorffi* и 6,8 у *P. hirsutiusculus*) и превышает относительные интенсивности заселения других частей тела.

Размерная структура поселений *S. armoricana* на теле раков-отшельников представлена тремя размерными классами. Она одинакова на разных частях тела раков и у обоих видов (рис. 2, А, Б).

Размножающихся червей на теле отшельников не обнаружено.

Таблица 1

Заселенность (S_j) и средняя интенсивность заселения (P_j) разных частей тела раков-отшельников *S. armoricana* *

Часть тела	<i>P. middendorffi</i> , $N_1=44$		<i>P. hirsutiusculus</i> , $N_1=23$	
	S_j	P_j	S_j	P_j
А. I	27,3±6,7	0,4±0,1	0	0
Пр. IV	65,9±7,1	4,6±1,0	17,4±7,9	1,2±0,6
Пр. II	50,0±7,5	2,4±1,0	43,5±10,3	1,9±0,9
Пр. III	52,3±7,5	2,7±0,9	39,1±10,2	3,2±1,5
Аб	25,0±6,5	1,5±0,6	26,1±9,2	0,5±0,2
К	77,2±6,3	5,7±1,0	56,5±10,3	1,9±0,7
Пр. I	45,5±7,5	1,7±0,5	65,2±9,9	2,7±0,8

* Данные расположены в порядке возрастания размеров частей тела. Значения приведены с указанием ошибки средней.

² P_R — относительная интенсивность заселения. Рассчитывается как отношение общего числа червей с конкретной части тела рака (раковины) к числу раков (раковин) с эпибионтами на этой части.

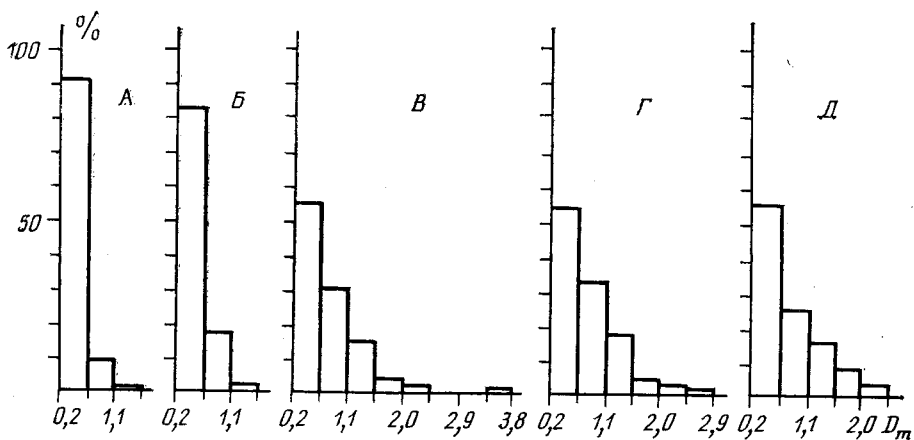


Рис. 2. Размерная структура поселений *C. armoricana*: А — на теле *P. middendorffi* ($n=828$); Б — на теле *P. hirsutiusculus* ($n=261$); В — на раковинах (исключая край устья раковин нуцелл и букцинумов), заселенных *P. middendorffi* ($n=2315$); Г — то же, заселенных *P. hirsutiusculus* ($n=960$); Д — на краю устья раковин нуцелл и букцинумов, заселенных обоими видами раков-отшельников ($n=195$)

Размещение *C. armoricana* по раковинам. Общая заселенность раковин *L. kurila* с *P. hirsutiusculus*, *Nucella+Vuccinum* с *P. hirsutiusculus* и *Nucella+Vuccinum* с *P. middendorffi* практически одинакова ($S=50,0\%$, $51,0\%$ и $57,5\%$ соответственно). Зависимости заселенности (S_i) и интенсивности заселения (P_i) от размеров раковины не обнаружено.

С другой стороны, можно заметить, что для раковин *Nucella+Vuccinum* наблюдается тенденция к увеличению заселенности (S_j) и средней интенсивности заселения (P_j) больших из рассматриваемых нами участков раковины (табл. 2), хотя различия в большинстве случаев недостоверны. Только наружная поверхность раковины, имеющая самую большую площадь, явно выпадает из этого ряда. Средняя интенсивность заселения (P_j) одноименных частей раковины *Nucella+Vuccinum*, заселенных разными видами отшельников, достоверно не отличается.

Размерная структура поселений имеет сходный характер на всех раковинах и их различных частях, хорошо отличаясь от размерной структуры поселений на теле раков. Однако отмечено, что средний диаметр трубок *C. armoricana*, обитающих на краю устья раковин *Nucella+Vuccinum*, достоверно выше, чем на остальных участках, причем

Таблица 2

Заселенность (S_j) и средняя интенсивность заселения (P_j) разных частей раковин *C. armoricana**

Часть раковины	<i>L. kurila</i> с <i>P. hirsutiusculus</i> , $N_1=36$		<i>Nucella+Vuccinum</i> с <i>P. hirsutiusculus</i> , $N_1=25$		<i>Nucella+Vuccinum</i> с <i>P. middendorffi</i> , $N_1=42$	
	S_j	P_j	S_j	P_j	S_j	P_j
С	—	—	52,3±10,0	1,72±0,45	38,1±7,5	0,95±0,30
К. у	47,2±8,3	0,98±0,22	56,2±9,9	2,24±0,82	33,3±7,3	2,24±0,82
М. о	—	—	36,7±9,6	1,72±0,62	42,4±7,6	3,43±0,79
С. о	—	—	60,0±10,0	12,0±3,61	66,6±7,3	18,76±4,00
П. о	0	0	—	—	—	—
У	38,8±8,1	0,78±0,19	88,2±6,5	19,20±3,4	80,9±6,1	31,11±6,10
П	69,4±7,7	1,92±0,64	44,7±9,9	1,21±0,30	19,0±6,1	0,55±0,21

* Данные расположены в порядке возрастания размеров частей раковины. Значения приведены с указанием ошибки средней.

обусловлено это различиями по второму и четвертому размерным классам (рис. 2, В—Д). На раковинах обнаружено 29 экз. *S. armoricana* с эмбрионами в трубке (от 14 до 47). Диаметр трубок этих червей более 1,1 мм. Наверное, в конце сентября размножение прекращается.

Повышение заселенности (S_i) при возрастании размеров тела рака (рис. 1, А) можно было бы объяснить увеличением площади, пригодной для оседания, однако для раковин такой закономерности не обнаружено. С другой стороны, известно, что в молодом возрасте декаподы линяют чаще (Hartnol, 1983). Поэтому мы считаем, что возрастание заселенности связано с увеличением срока экспозиции (интервала между линьками). Это предположение хорошо согласуется и с данными об увеличении интенсивности заселения (P_i) крупных животных (рис. 1, Б). Однако полностью исключать сам фактор размера, очевидно, не следует, так как для раковин отмечена тенденция к увеличению заселенности (S_j) более крупных из рассматриваемых нами участков раковины (табл. 2).

Более высокие показатели по большинству параметров у *P. middendorffi*, очевидно, обусловлены тем, что тело его лишено какого-либо опушения, тогда как у *P. hirsutiusculus* оно густо покрыто волосками. Ботджер (Bottjer, 1981) также считает, что именно волоски (выросты периостракума) препятствуют обрастанию раковин *Fusitriton oregonensis* некоторыми организмами. Поэтому, на наш взгляд, нельзя считать *P. middendorffi* более видоспецифичным хозяином для рассматриваемых нами *S. armoricana*, тем более, что между раковинами, заселенными обоими видами раков-отшельников, никаких различий не обнаружено.

Обращает на себя внимание высокая средняя интенсивность заселения (P_j) маленьких *Pr. IV* у *P. middendorffi*. У *P. hirsutiusculus* она невелика, однако показатели относительной интенсивности заселения (P_k) у обоих видов одинаковы и превышают таковые для других частей тела. Можно предположить, что характер создаваемой отшельником циркуляции воды обеспечивает какие-то условия, благоприятные для поселения *S. armoricana* именно на *Pr. IV*. Но у *P. hirsutiusculus* этому препятствует обильный волосяной покров переопод.

Уже отмечалась тенденция к увеличению заселенности (S_j) и средней интенсивности заселения (P_j) более крупных из рассматриваемых нами участков раковин *Nucella+Vuccinum*. Только для наружной поверхности раковины, имеющей наибольшую площадь, эти показатели относительно невелики (табл. 2). Очевидно, открытая наружная поверхность сильнее подвержена механическому воздействию волн, легко уничтожающих недавно осевшую молодь (Ржавский, Бритаев, 1984). Тенденция к возрастанию заселенности (S_i) и интенсивности заселения (P_i) для суммарной поверхности раковины по мере ее увеличения не прослеживается. Это, возможно, обусловлено тем, что относительная разница в суммарной площади поверхности раковины из смежных размерных классов меньше относительной разницы площадей выделенных нами участков раковины.

Различия в размерной структуре поселений *S. armoricana* на теле раков и на раковине вполне понятны. Вследствие линек раков-отшельников животные, осевшие на них, не успевают вырастать до крупных размеров (и, возможно, не успевают достигать половозрелости). Однако объяснить различие средних диаметров трубок *S. armoricana*, находящихся на краю устья, от поселяющихся на других частях раковины мы затрудняемся.

Наши данные отличаются от результатов, полученных для *S. paguri*, поселяющегося исключительно внутри раковины и на абдомене рака-отшельника *E. bernhardus* (Al-Ogily, Knight-Jones, 1981). Черви,

осевшие на абдомен, достигают половозрелости, что при смене хозяином раковины обеспечивает заселение ее внутренней поверхности. Эти особенности позволили вышеуказанным авторам возвести *C. a. paguri* в ранг самостоятельного вида *C. paguri*. Нам же не удалось выявить какие-либо характерные особенности, говорящие о связи жизненного цикла спирорбисов с образом жизни отшельников или о видоспецифичных отношениях. У побережья восточной Камчатки *C. armoricana* отмечен не только на *P. middendorffi* и *P. hirsutiusculus*, но и на *P. tridentatus*, *P. capillatus*, *Elassochirus gilli*. *C. armoricana* использует все пять видов отшельников, как и любой другой удобный субстрат, а особенности распределения по поверхности хозяев объясняются главным образом структурой их поверхности, наличием линек. Исходя из полученных результатов, нет оснований выделять в северо-западной части Тихого океана самостоятельный вид (или подвид *C. armoricana*), ассоциированный только с раками-отшельниками.

ЛИТЕРАТУРА

- Ржавский А. В., Бритаев Т. А., 1984. Экология *Janua (Dexiospira) nipponica* и *J. (D.) alveolata* (Polychaeta, Spirorbidae) у южного побережья Приморья и морфология их трубок//Зоол. ж., 43, 9, 1305—1315.
- Терентьев П. В., Ростова Н. С., 1977. Практикум по биометрии. Л.: Изд-во ЛГУ, 1—151.
- Al-Ogily S. M., Knight-Jones E. W., 1981. *Circeis paguri* the spirorbid polychaete associated with the hermit-crab *Eupagurus bernhardus*//J. marine biol. Assoc. U. K., 61, 4, 821—826.
- Bottjer D. J., 1981. Periostracum of the gastropod *Fusitriton oregonensis*: natural inhibitor of boring and encrusting organisms//Bull. Mar. Sci., 31, 4, 916—921.
- Hartnoll R. G., 1983. Strategies of crustacean growth//Austr. Mus. Mem., 18, 121—123.
- Knight-Jones E. W., Knight-Jones P., Al-Ogily S. M., 1975. Ecological isolation in Spirorbidae//Proc. 9th Europ. Marine Biol. Symp., Oban, Scotland, 1974. Aberdeen: Aberdeen Univ. Press, 539—561.
- Knight-Jones P., Knight-Jones E. W., 1977. Taxonomy and ecology of British Spirorbidae (Polychaeta)//J. marine biol. Assoc. U. K., 57, 4, 453—459.
- Knight-Jones P., Knight-Jones E. W., Dales R. P., 1979. Spirorbidae (Polychaeta Sedentaria) from Alaska to Panama//J. Zool., Lond., 189, 4, 415—458.

ИЭМЭЖ АН СССР
(Москва) Камчатский отдел природопользования
Тихоокеанского института географии
ДВО АН СССР (Петропавловск Камчатский)

Поступила в редакцию
16 декабря 1986 г.

SPECIFIC FEATURES OF COLONIES OF *CIRCEIS ARMORICANA* (SPIRORBIDAE, POLYCHAETA) ON HERMIT CRABS ON THE EAST KAMCHATKA COAST

A. V. RZHAVSKY, T. A. BRITAYEV

Institute of Animal Evolutionary Morphology and Ecology,
USSR Academy of Sciences (Moscow),
Kamchatka Department of the
Pacific Geography Institute Academy
of Sciences (Petropavlovsk Kamchatsky)

Summary

Animals qualified as *C. armoricana* from the Pacific Ocean colonize on different substrates including hermit crabs. Data are reported on the regularities of *C. armoricana* distribution on the surface of hermit crab body and shell, size structure of its colonies for two species of hermit crabs (*Pagurus middendorffi* and *P. hirsutiusculus*), habitating the shells of *Littorina kurila*, *Nucella lima*, *N. freycinetii* and *Buccinum percrassum* in the littoral of Kronotsky Bay. No relationship was found between the life cycle of Spirorbidae and life mode of hermit crabs or species-specific relations. There are no grounds to establish a distinct species (or subspecies of *C. armoricana*), associated only with hermit crabs in the North-West Pacific.