

Hani Ahmed Hefni, D. V. Popov, Yu. K. Doronin, O. V. Burlakova

EFFECT OF HUGE DOSAGE OF THYROID HORMONE ON LARVAL DEVELOPMENT OF GRASS FROG

Sublethal dosage of thyroid hormone causes the disturbance of normal larval development of *Rana temporaria* altering temporal sequence of appearance and growth rate of organs. At the same time it does not effect the characteristic developmental events in separate organs, e. g. in hind limb. Obtained results demonstrate the relative autonomy of processes on organismic and organs levels.

ВЕСТН. МОСК. УН-ТА. СЕР. 16, БИОЛОГИЯ. 1990. № 4

УДК 595.142.2(268.46)

А. Б. Цетлин

РАЗВИТИЕ ЛИЧИНОК *NICOMACHE MINOR* (POLYCHAETA, MALDANIDAE) В БЕЛОМ МОРЕ

Полхеты семейства Maldanidae — массовые представители морского бентоса как в Белом и Баренцевом морях (Стрельцов, 1966; Цетлин, 1981), так и вообще на шельфе Мирового океана (Кпох, 1977). Однако о строении и развитии личинок у видов этого семейства известно очень мало. Описаны личинки лишь четырех видов, относящихся к одному подсемейству Euclymeninae: *Clymenella clypeata*, *C. torquata*, *Axiothella mucosa*, *A. rubrocincta* (Newell, 1951; Casaux, 1972; Wilson, 1983).

Настоящая работа посвящена описанию развития личинки *Nicomache minor* (подсемейство Nicomachinae), обитающего в сублиторали Белого моря. Предварительные сведения о нахождении этих личинок и биологии вида в Белом море опубликованы (Цетлин, Маркелова, 1985). *N. minor* обитает в Белом море на глубине 10—25 м, пристраивая свои прочные, склеенные из песчинок трубки к камням, погруженным в осадок. Период размножения растянут с июня до начала августа. В локальных поселениях нерест ограничен обычно 2—3 неделями, однако в разных поселениях может быть значительно сдвинут по времени.

В июле—августе 1985 г. в трубках *N. minor*, обитавших в относительно плотном поселении, расположенном на глубине 13—20 м на траверзе Пробкиной Губки (северная сторона оконечности мыса Киндо, Великая Салма, Кандалакшский залив), были обнаружены оплодотворенные яйца и уже развивающиеся эмбрионы на стадиях 4—16 бластомеров. Их поместили в маленькие чашечки полусферической формы с морской водой (2—3 мл); туда же положили обломки материнских трубок. Эмбрионы, а затем личинки содержали при температуре, соответствующей условиям обитания животных в море (4—5°). Раз в сутки воду в чашечках заменяли на свежую отфильтрованную.

Личинки зарисовывали в живом виде под микроскопом и фиксировали смесью 1%-го раствора OsO_4 и 2,5%-го глутарового альдегида на какодилатном буфере (pH 7,2) с добавлением сахарозы. В дальнейшем фиксированный материал после сушки методом критической точки исследовали в сканирующем электронном микроскопе, а также заливали в ЭПОН для получения полутонких и ультратонких срезов и исследовали с помощью трансмиссионной электронной микроскопии.

Параллельно с этим в районе траверза Пробкиной Губки собирали камни с приросшими к ним трубками *N. minor*. Из трубок взрослых самок извлекали личинки для сравнения с теми, которые развивались в искусственных условиях. Кроме того, в толще воды проводили поверхностные ловы планктонной сетью с целью обнаружения личинок *N. minor*, а также обследовали придонный слой воды в районе поселения взрослых. Для этого, используя легководолазное снаряжение, вели вручную вдоль дна (на расстоянии 10—20 см от него) маленькую планктонную сеть.

Оплодотворенные яйца остаются в материнских трубках, где и проходит развитие личинок. В течение первых 1,0—1,5 сут наблюдений из эмбрионов стадий 4—8 бластомеров образовались сферические целиком покрытые мелкими ресничками личинки. Они медленно вращались на одном месте. В следующие 8—9 дней происходило постепенное исчезновение ресничек в районе анимального полюса; в задней части личинок также появились два лишенных ресничек поля (рис. 1, Б, рис. 2, В) — будущих спинных сторон двух первых щетинковых сегментов. Вслед за этим личинки несколько вытягиваются в длину, при этом на их заднем конце образуется довольно резкое сужение, так что

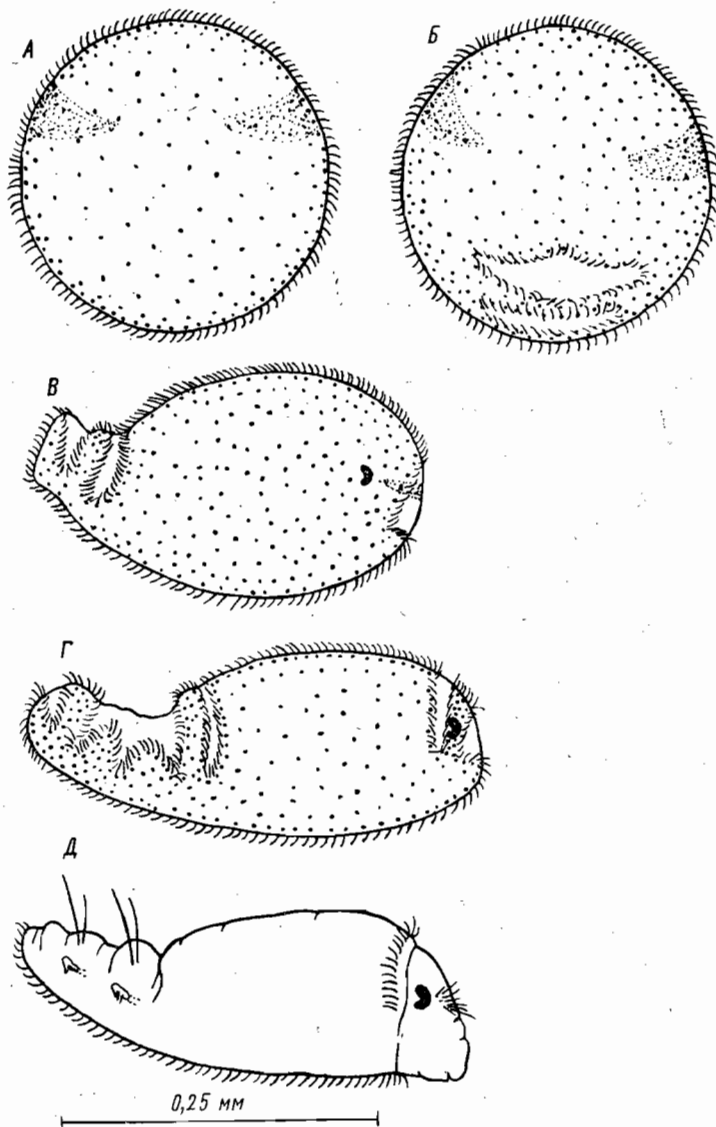


Рис. 1. *Nicomache minor*, личинки: А — в возрасте 1,5 сут, полностью покрытая ресничками, Б — в возрасте 4 сут (появились поля, лишенные ресничек), вид с дорсальной стороны, В — в возрасте 9 сут, вид сбоку, Г — в возрасте 20 сут, вид сбоку, Д — осевшая личинка в возрасте 45 сут, вид сбоку. Точками отмечены части тела личинок, покрытые ресничками

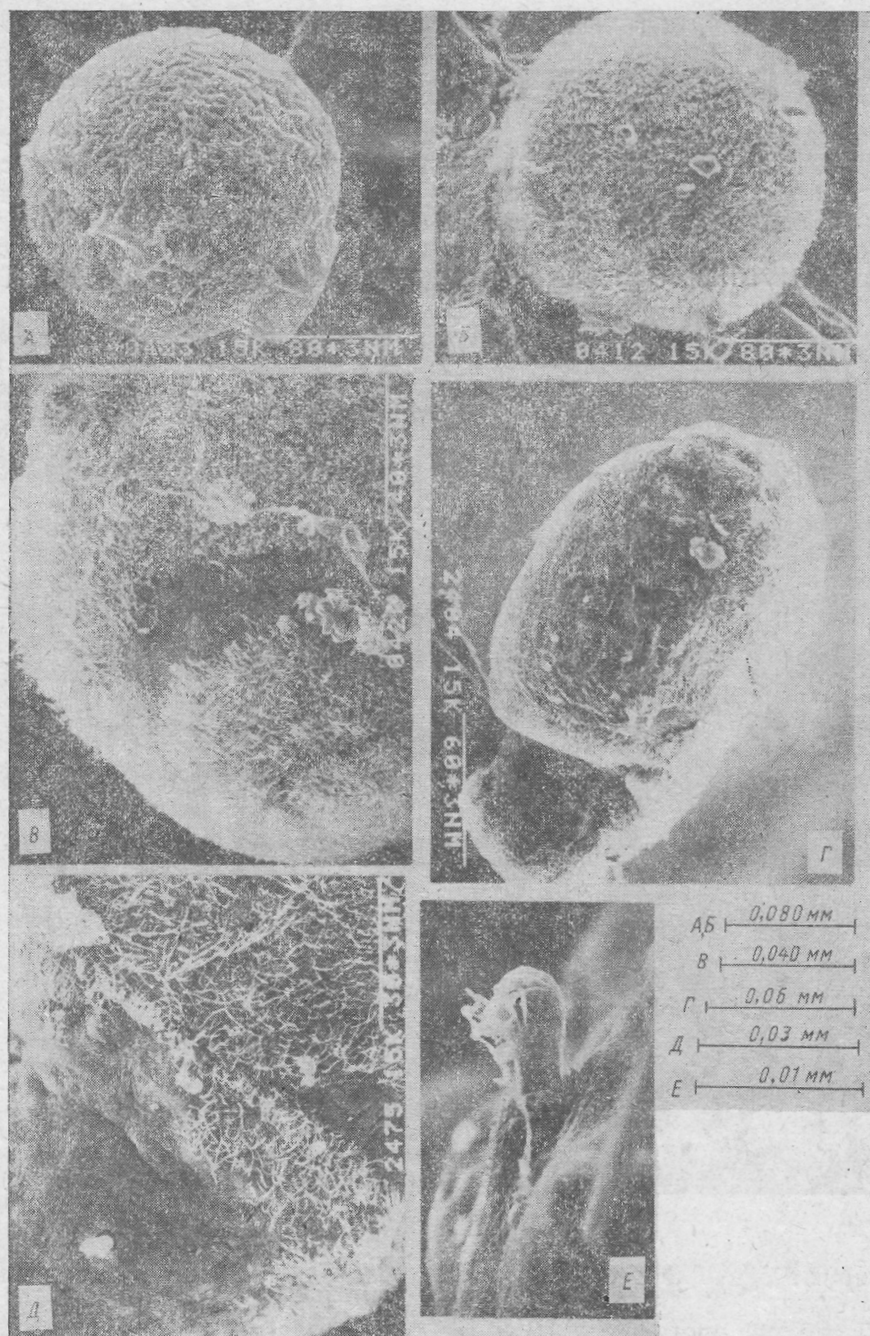


Рис. 2. *Nicomache minor*: А — яйцо в яичной оболочке, находившееся в материнской трубке, Б — личинка (возраст 1,5 сут), целиком покрытая ресничками (СЭМ-фото), В — личинка (возраст 4 сут), фрагмент дорсальной поверхности, Г — личинка в возрасте 20 сут, вид сбоку, Д — фрагмент латеральной поверхности личинки в возрасте 30—33 сут, Е — крючковидная щетинка I щетинкового сегмента у осевшей личинки (СЭМ-фото)

лишенные ресничек поля оказываются в его области. На этой стадии личинки способны к медленному поступательному движению вдоль субстрата. В возрасте 9—10 сут у них имеются два темных глаза (рис. 1, В).

В течение следующих 10 дней личинки еще более вытягиваются. В задней (узкой) части начинается дифференцировка двух первых сегментов. «Лысые» поля на их спинной поверхности увеличиваются и сливаются. В передней (расширенной и округлой) части личинок появляются две узкие поперечные лишенные ресничек полосы, идущие по спинной и боковым сторонам и прерывающиеся на брюшной. Они

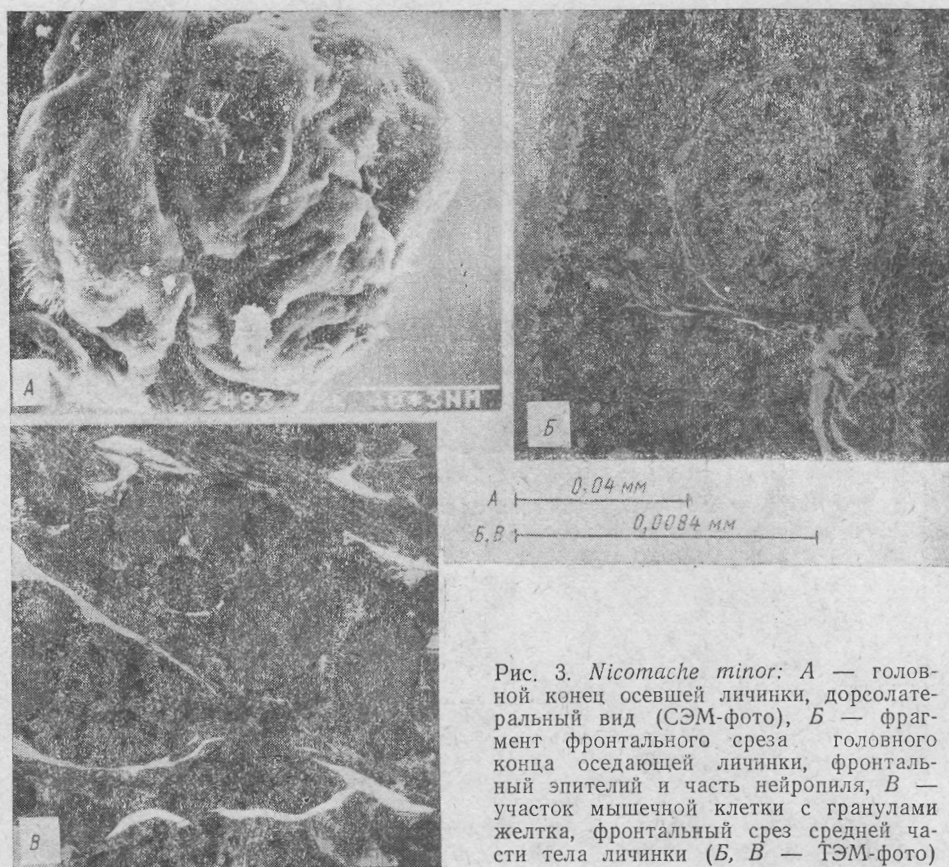


Рис. 3. *Nicomache minor*: А — головной конец осевшей личинки, дорсолатеральный вид (СЭМ-фото), Б — фрагмент фронтального среза головного конца оседающей личинки, фронтальный эпителий и часть нейропиля, В — участок мышечной клетки с гранулами желтка, фронтальный срез средней части тела личинки (Б, В — ТЭМ-фото)

маркируют будущие ресничные пояса поздней личинки. Щетинок еще нет.

Далее, на протяжении 20—45 сут, наблюдается медленное исчезновение ресничек на большей части поверхности личинок (рис. 2, Д), так что на 45—50-е сутки ресничный аппарат готовых к оседанию личинок состоит лишь из невротроха и неполного ресничного пояса позади складки, отделяющей простомииум от перистомииума. К этому возрасту личинки имеют два щетинковых сегмента. Каждая параподия их несет по две капиллярные опушенные реснички в нотоподии и по одной типичной для мальданид формы крючковидной щетинке в невротоподии. Игольвидных щетинок, характерных для *Nicomache*, в невротоподии

диях еще нет. На фронтальной поверхности личинок располагаются два нухальных органа в виде двух пучков щетинок, выходящих из небольших ямок.

На 45—50-е сутки происходило оседание личинок. До того медленно двигавшиеся вдоль субстрата или почти неподвижно располагавшиеся среди обломков материнских трубок, они выбирали какое-либо место, обычно рядом с таким обломком или на нем, и начинали строить трубочки. Сначала чисто слизистые, эти трубки постепенно начинали покрываться частицами осадка.

На стадии оседания личинки *N. minor* еще не имеют рта, дифференцированного кишечника и ануса. В клетках всех тканей — от покровного эпителия до мышечных клеток и клеток энтодермы — содержатся жировые и желточные включения. Головные ганглии располагаются интраэпителиально. В покровном эпителии имеются недифференцированные клетки (рис. 3). Нефридии не обнаружены.

Выращивать осевшую молодь *N. minor* в лабораторных условиях не удалось. Личинки разных стадий развития, извлеченные из трубок особей, обитавших в поселении у Пробкиной Губки, по морфологии не отличались от тех, которые развивались в лабораторных условиях.

Периода активного плавания у личинок, развивавшихся в лаборатории, не отмечено. Также и в планктоне — поверхностном и придонном — за все время исследований (1982—1989 гг.) не обнаружено личинок *N. minor*. По всей видимости, следует считать, что у исследуемого вида личинки донные и в толщу воды вообще не попадают.

В 1982—1986 гг. начиная с сентября в поселении *N. minor* у Пробкиной Губки обнаруживались ювенили этого вида, имеющие 14 и более щетинковых сегментов. У 14—15-сегментных червей (их длина 0,5—0,6 мм) имеется сквозной кишечник, глоточный аппарат уже полностью сформирован и состоит из вентрального мускулистого бульбуса (вентральный фарингеальный орган) и реснично-железистой дорсолатеральной поверхности глотки, которая способна выворачиваться наружу и обеспечивать адгезию пищевых частиц. Однако признаки подсемейства никомахин еще отсутствуют: нет анальной воронки и игловидных щетинок в невроподиях первых щетинковых сегментов.

В середине сентября 1982 и 1983 гг. были обнаружены также ювенили, имеющие уже полный набор щетинковых сегментов (рис. 4, Б, В), анальную воронку и игловидные щетинки в первых двух невроподиях. Длина таких (живых) особей достигала 2,0 мм. Однако, имея уже полный набор признаков подсемейства и рода, они отличались еще не дифференцировавшимися предпигидиальными бесщетинковыми сегментами, т. е. видовые признаки сформировались у них еще не полностью.

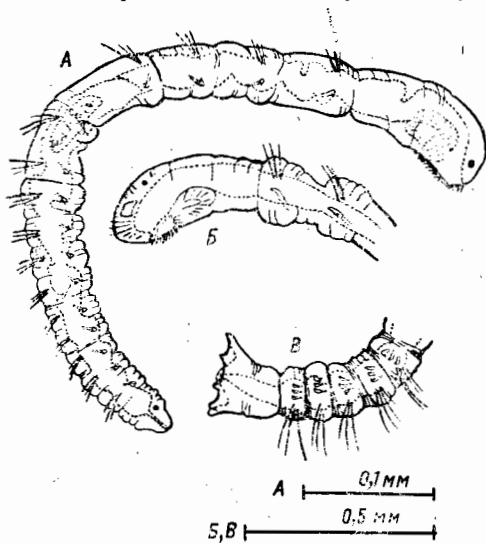


Рис. 4. *Nicomache minor* (вид сбоку): А — ювениль с 15 щетинковыми сегментами, анальной воронки на пигидии нет, Б — передний и В — задний конец ювенили с полным числом щетинковых сегментов, анальная воронка на пигидии есть

В 1982 г. самые ранние находки личинок в трубках *N. minor* у Пробкиной Губки отмечены в последней декаде июня, так что возраст этих ювенилей можно оценить в 80—90 сут.

Личинки *N. minor* сходны по строению с личинками мальданид из подсемейства Euclymeninae (Newell, 1951; Casaux, 1972). У этих видов отмечены такие же стадии шарообразных, целиком покрытых ресничками личинок, а также постепенно удлинняющиеся, более поздние личинки с суженным задним концом, в котором дифференцируются первые щетинковые сегменты, и раннее появление полей, лишенных ресничек. У четырех описанных личинок еуклименин (*Clymenella clypeata*, *C. torquata*, *Axiiothella mucosa*, *A. rubrocincta*) шарообразная и следующая за ней стадии — планктонные. У *Nicomache minor*, в отличие от них, в Белом море развитие целиком донное, и, следовательно, пополнение локальных популяций вида в результате полового размножения происходит в основном за счет личинок, здесь же и появившихся. Личинки *Clymenella torquata* развиваются при температуре 15° гораздо быстрее, чем *Nicomache minor*: на 7-е сутки после оплодотворения они оседают и имеют 4 щетинковых сегмента, а также ротовое и анальное отверстия (Newell, 1951).

Заслуживает внимания также позднее появление у осевших ювенилей анальных воронок (признак подсемейства). До их появления имеется конической формы пигидий с анальным отверстием в вершине этого конуса. Это подтверждает сделанное нами вслед за Н. Н. Детиновой (1985) предположение о том, что среди современных мальданид наиболее близки к анцестральным формам такие, которые лишены как кожистой оторочки вокруг головы, так и анальной воронки (Цетлин, 1989). Терминальное положение ануса также представляется исходным.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Детинова Н. Н. 1985. Таксономия, состав и распространение многощетинковых червей подсемейства Lumbriclymeninae (Maldanidae)//Исслед. фауны морей. Т. 34(42). Л. С. 25—29. Стрельцов В. Е. 1966. Количественное распределение многощетинковых червей в южной части Баренцева моря//Состав и распределение бентоса Баренцева моря. Апатиты. С. 71—90. Цетлин А. Б. 1981. Фауна и распределение многощетинковых червей Белого моря: Автореф. канд. дис. М. Цетлин А. Б. 1989. Морфофункциональный анализ строения пищедобывательного аппарата у многощетинковых червей рода *Praxillura* (Polychaeta, Maldanidae)//Докл. АН СССР. 309, № 3. 757—759. Цетлин А. Б., Маркелова Н. П. 1985. Некоторые аспекты распространения и биологии *Nicomache minor* (Polychaeta, Maldanidae) в Белом море//Исслед. фауны морей. Т. 34(42). Л. С. 136—138. Casaux C. 1972. Developpement larvaire d'Annelides Polychetes (Bassin d'Arcachon)//Arch. Zool. Exp. et Gen. 113, N 1. 71—108. Кнох G. A. 1977. The role of Polychaetes in benthic soft bottom communities//Essays on polychaetous annelids. Los Angeles. P. 547—604. Newell G. E. 1951. The life history of *Clymenella torquata* (Leidy) (Polychaeta)//Proc. Zool. Soc. Lond. 121, pt. 111. 561. Wilson W. H. 1983. Life history evidence for sibling species in *Axiiothella rubrocincta* (Polychaeta, Maldanidae)//Mar. Biol. 76, N 2. 297—300.

Поступила в редакцию
26.04.90

A. B. Tzetlin

DEVELOPMENT OF THE LARVAE OF *NICOMACHE MINOR* (POLYCHAETA, MALDANIDAE)

Morphology of the larvae of *Nicomache minor* was studied with the use of SEM and TEM techniques. Larvae of *N. minor* in the White Sea are lecithotrophic and live on the bottom. In artificial condition the time of development from fertilization to metamorphosis takes more than 1 month. This work is the first study of the larvae of subfam. Nicomachinae.