

УДК 591.4.

## ПОСТЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ ГИДРОТЕРМАЛЬНОЙ ВЕСТИМЕНТИФЕРЫ *OASISIA ALVINAЕ* JONES, 1985 (ANNELIDA: SIBOGLINIDAE)

© 2019 г. М. М. Ганцевич<sup>1</sup>, \*, Н. П. Карасева<sup>1</sup>, Н. Н. Римская-Корсакова<sup>1</sup>, В. В. Малахов<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова (МГУ),  
Москва 119234, Россия

\*e-mail: mgantsevich@gmail.com

Поступила в редакцию 30.09.2018 г.

После доработки 16.12.2018 г.

Принята к публикации 07.02.2019 г.

Исследован аллометрический рост гидротермальной вестиментиферы *Oasisia alvinae* Jones, 1985 в постэмбриональном развитии. Установлено, что в процессе роста животного длина туловищного отдела относительно общей длины тела увеличивается с 51 до 83.4%, тогда как относительные размеры обтюракулярного и вестиментального отделов, а также опистосомы уменьшаются. Это связано с усиленным развитием трофосомы и гонад в туловищном отделе. Предполагается, что преобладающий рост туловищного отдела в онтогенезе — общая закономерность для всех вестиментифер. Обсуждаются различия в пропорциях тела у вестиментифер, обитающих как в гидротермальных очагах, так и в холодных углеводородных просачиваниях.

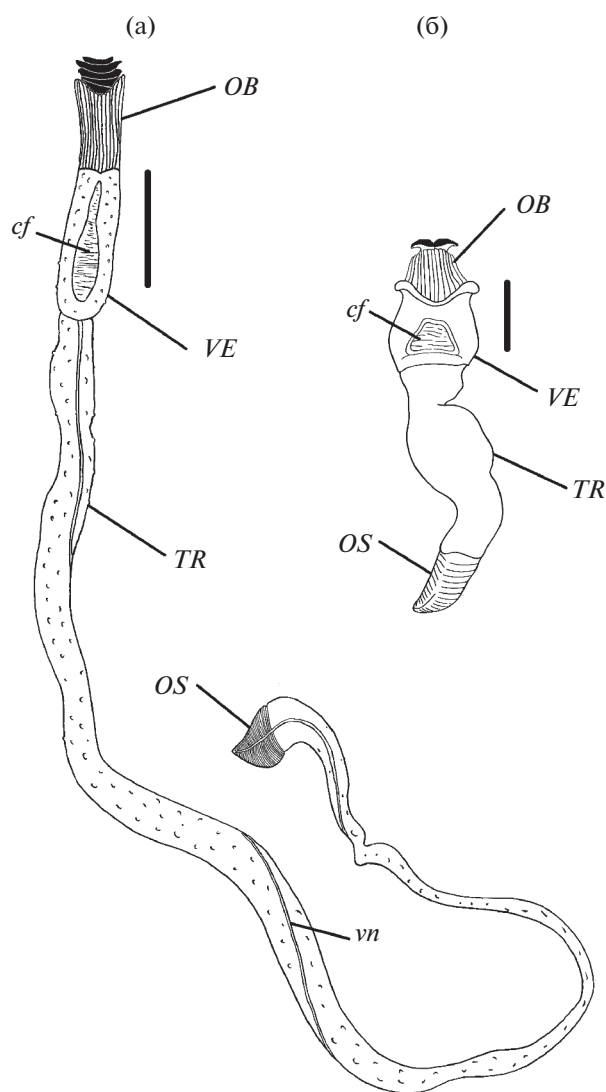
**Ключевые слова:** вестиментиферы, аллометрический рост, постэмбриональное развитие, *Oasisia alvinae*, Vestimentifera, Siboglinidae

**DOI:** 10.1134/S0134347519050048

Вестиментиферы — это крайне своеобразная группа морских беспозвоночных. Они лишены рта и кишечника и живут за счет симбиоза с внутриклеточными хемоавтотрофными бактериями, населяющими трофосому (Cavanaugh et al., 1981, 2013; Cavanaugh, 1983). Первый представитель вестиментифер был описан полвека назад и отнесен к погонофорам, которые в те годы рассматривались как отдельный тип животного царства (Webb, 1969). Впоследствии вестиментиферы некоторое время рассматривались как самостоятельный тип животного царства (Jones, 1985), но затем их таксономический ранг был сильно понижен. С середины 1990-х гг. стала укрепляться точка зрения на вестиментифер и погонофор как на представителей кольчатых червей (Bartolomaeus, 1995; Rouse, Fauchald, 1995, 1997; McHugh, 1997; Kojima, 1998; Voore, Brown, 2000; Halanych et al., 2002; Schulze, 2003; Halanych, 2005). В настоящее время вестиментиферы рассматриваются в качестве одного из четырех подсемейств в составе семейства Siboglinidae кольчатых червей (Hilário et al., 2011; Карасева и др., 2016). По современным представлениям вестиментиферы относятся к типу Annelida, однако расчленение тела у этих животных сильно отличается от такового у типичных кольчатых червей. Тело вестиментифер подразделяют на обтюракулярный отдел, несущий много-

численные щупальца; вестиментальный отдел, снабженный на дорсальной стороне кожными складками (вестиментальными крыльями) и несущий на вентральной стороне ресничное поле, а также на длинный туловищный отдел, на заднем конце которого располагается опистосома (рис. 1). Только опистосома состоит из типичных для аннелид сегментов с поперечными рядами крючковидных щетинок (Jones, 1985; Малахов, Галкин, 1998). Относительная длина отделов тела сильно различается у разных видов вестиментифер и служит важным систематическим признаком в этой группе животных (Jones, 1985; Малахов, Галкин, 1998; Карасева и др., 2016).

Постэмбриональное развитие вестиментифер до сих пор слабо изучено, в том числе отсутствует информация о закономерностях аллометрического роста вестиментифер в постэмбриональном онтогенезе. Отчасти это связано с тем, что некоторые виды известны по одному или нескольким экземплярам. Однако и для тех видов, которые присутствуют в коллекциях в большом количестве, данные сведения ограничены. Изменение относительных размеров отделов тела в постэмбриональном развитии исследовано лишь у массовой вестиментиферы гидротермальных очагов Тихого океана *Riftia pachyptila* Jones, 1980 (Andersen et al., 2002).



**Рис. 1.** Внешняя морфология *Oasisa alvinae* (с вентральной стороны). а – экземпляр с длиной тела 101 мм (масштаб 5 мм), б – экземпляр с длиной тела 5.5 мм (масштаб 1 мм). Обозначения: cf – вентральное ресничное поле, OB – обтюракулярный отдел, OS – опистосома, TR – туловищный отдел, VE – вестиментальный отдел, vn – вентральный нервный ствол.

В распоряжении авторов настоящей статьи оказалась небольшая коллекция особей вестиментиферы *Oasisa alvinae* Jones, 1985, в которой представлен полный размерный ряд – от крошечной вестиментиферы длиной 3.5 мм до крупного червя длиной более 10 см. Мы воспользовались возможностью проследить изменение пропорций тела в постэмбриональном развитии *O. alvinae*.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Особи, использованные для исследования, были собраны с использованием глубоководных обитаемых аппаратов “Мир-1” и “Мир-2” в гид-

ротермальных оазисах Восточно-Тихоокеанского поднятия в 2003 г. в ходе 49-го рейса научно-исследовательского судна “Академик Мстислав Келдыш” (табл. 1). Материал представлен 10 особями разного размера.

Сразу после подъема на борт судна червей вместе с трубками фиксировали жидкостью Буэна, в дальнейшем хранили в 70% этаноле. Перед изучением вестиментифер извлекали из трубок. Морфометрическое исследование включало следующие размерные характеристики: общая длина, длина каждого отдела тела (обтюракулярного, вестиментального, туловищного и опистосомы) и отношение длины каждого отдела к общей длине тела. Из 10 особей только 7 оказались неповрежденными, у остальных животных опистосома и, возможно, какая-то часть туловищного отдела оказались оторванными.

Для биометрического анализа использовали только целые экземпляры. В этом случае попарно сравнивали относительные длины обтюракулярного и вестиментального отделов, а также опистосомы и туловищного отдела. Результаты представлены как диаграммы, включающие линии регрессии. Согласованность в изменчивости признаков оценивали с помощью коэффициента корреляции Пирсона (Puth et al., 2014).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Сравнение внешней морфологии крупных и мелких особей вестиментиферы *Oasisa alvinae* показало, что у крупных особей относительная длина туловищного отдела была больше, чем у мелких (рис. 1, 2). По мере роста животных относительная длина туловищного отдела увеличивалась с 51% (у особи размером 5.3 мм) до 83.4% (у особи с длиной тела 101 мм) (табл. 2). Длина обтюракулярного отдела, выраженная в процентах от общей длины тела, сильно варьировала. Коэффициент Пирсона применительно к отношению длина обтюракулярного отдела/длина туловищного отдела оказался недостоверным. Относительные размеры вестиментального отдела уменьшались с 25.5% у особи с длиной тела 5.3 мм до 7.5% у особи с длиной тела 101 мм (рис. 2). Очень высокое значение негативной корреляции отношения длина вестиментального отдела/длина туловищного отдела ( $r = -0.99$ ,  $p = 0.003$ ) свидетельствует о замедлении роста вестиментального отдела по сравнению с туловищным. Относительные размеры опистосомы также заметно уменьшались. Относительная длина опистосомы у самого крупного червя была более чем в 5 раз меньше, чем у самого мелкого экземпляра. Отмечено очень высокое значение негативной корреляции применительно к паре длина опистосомы/длина туловищного отдела ( $r = -0.94$ ,  $p = 0.002$ ).

Таким образом, в процессе постэмбрионального развития *O. alvinae* характеризуется аллометрическим ростом разных отделов тела. Относительная длина туловищного отдела существенно возрастает, а относительная длина других отделов тела уменьшается.

### ОБСУЖДЕНИЕ

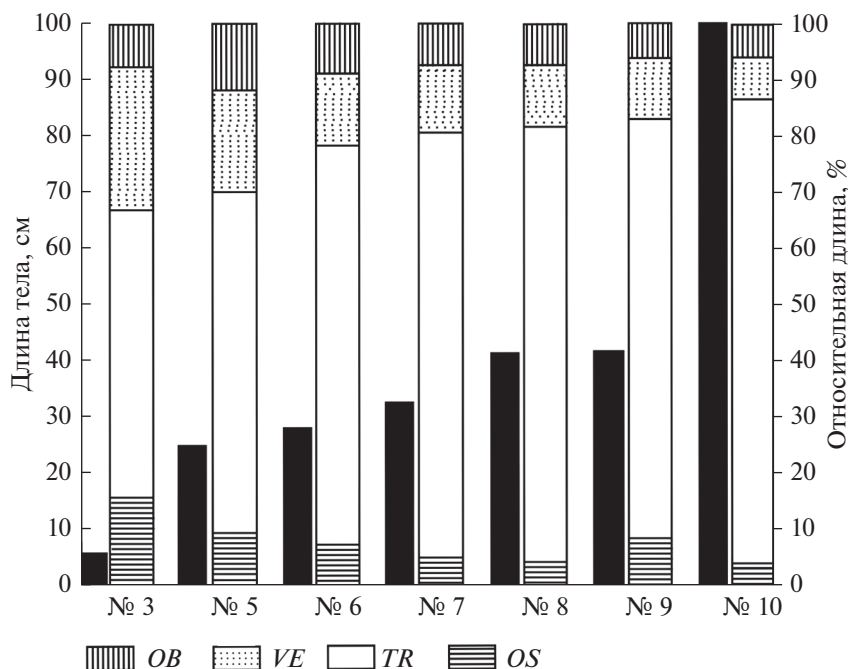
Отмеченные для *Oasisia alvinae* закономерности аллометрического роста в процессе постэмбрионального развития проявляются в онтогенезе и некоторых других вестиментифер. Так, для массовой вестиментиферы гидротермальных оазисов Тихого океана *Riftia pachyptila* сходная закономерность опережающего роста туловищного отдела отмечена Андерсеном с соавторами (см.: Andersen et al., 2002). Эти исследователи разделили выборку из 16 экз. *R. pachyptila* на три размерные группы на основе средней длины животных: мелкие особи (6.33 см), средние (11.95 см) и крупные (24.67 см). У мелких особей *R. pachyptila* длина туловищного отдела в среднем составляла 47% от общей длины тела, у крупных — 57%; относительная длина обтюракулярного отдела — соответственно 38 и 27% (Andersen et al., 2002). Результаты биометрической обработки материала для отношения длина обтюракулярного отдела/длина туловищного отдела показали наличие значимой негативной корреляции между длинами обтюракулярного и туловищного отделов в процессе постэмбрио-

**Таблица 1.** Географические координаты и глубины места сбора вестиментиферы *Oasisia alvinae*

№ экземпляра	Географические координаты	Глубина, м
1, 2, 4	9°50.80' N; 104°17.56' W	2519
3, 5, 7	9°50.53' N; 104°17.51' W	2520
6, 8	20°50' N; 109°05' W	2610
9, 10	9°50.53' N; 104°17.52' W	2524

нального развития *R. pachyptila*. Негативная корреляция между длиной вестиментального и туловищного отделов для *R. pachyptila* оказалась недостоверной (Andersen et al., 2002), а отношение длины опистосомы к длине туловищного отдела в цитированной работе не определяли.

Существенное увеличение относительных размеров туловищного отдела в постэмбриональном онтогенезе можно объяснить двумя факторами. Первый из них — это развитие трофосомы — органа симбиотрофного питания, который локализуется в туловищном отделе. Второй фактор, предположительно влияющий на преобладающий рост туловищного отдела, — развитие половой системы, которая также локализуется в туловищном отделе (Малахов, Галкин, 1998). Преобладающий рост туловищного отдела в постэмбриональном развитии в настоящее время отмечен только для *O. alvinae* и



**Рис. 2.** Изменение пропорций тела в процессе роста у *Oasisia alvinae* (представлены только целые экземпляры). Левый (черный) столбик — общая длина тела, правый столбик — относительная длина отделов тела, %. Обозначения, как на рис. 1.

**Таблица 2.** Размерные характеристики экземпляров вестиментиферы *Oasisia alvinae*

№	Общая длина тела	OB		VE		TR		OS	
		длина	%	длина	%	длина	%	длина	%
1	3.5+	0.5	—	1	—	2+	—	—	—
2	5.2+	0.7	—	1.5	—	3+	—	—	—
3	5.3	0.4	7.5	1.35	25.5	2.7	51	0.85	16
4	8.4+	1.15	—	2.25	—	5+	—	—	—
5	24.8	3	12.1	4.5	18.1	15	60.5	2.3	9.3
6	27.7	2.5	9	3.5	12.6	19.7	71.1	2	7.2
7	32.2	2.4	7.5	3.9	12.1	24.2	75.2	1.7	5.3
8	41.1	3	7.3	4.7	11.4	31.5	76.6	1.9	4.6
9	41.6	2.7	6.5	4.3	10.3	31.3	75.2	3.3	7.9
10	101	6.2	6.1	7.5	7.4	84.2	83.4	3.1	3.1

Примечание. “+” – поврежденные экземпляры; OB – обтюракулярный отдел; VE – вестиментальный отдел; TR – туловищный отдел; OS – опистосома.

*R. pachyptila*, однако не исключено, что подобная закономерность характерна для всех вестиментифер.

Заслуживает внимания уменьшение относительной длины обтюракулярного отдела, который несет щупальца и обеспечивает абсорбцию кислорода, сульфида и углекислоты, необходимых для жизнедеятельности симбионтов. Уменьшение относительной длины этого отдела не обязательно означает уменьшение относительной поверхности газообмена. Дело в том, что у взрослых вестиментифер лучше развита система пиннул (тончайших выростов на щупальцах), в результате чего рассчитанная суммарная площадь поверхности щупалец крупных особей *R. pachyptila*, отнесенная к общей поверхности тела, даже немного больше таковой у мелких особей (Andersen et al., 2002).

Ранее было показано (Малахов и др., 1996; Карасева и др., 2011), что вестиментальные крылья червей характеризуются высокой концентрацией многоклеточных грушевидных желез. Эти железы выделяют материал, из которого строится трубка, поэтому именно вестиментальный отдел играет главную роль в ее наращивании. Возможно, уменьшение относительных размеров вестиментального отдела связано с замедлением роста трубки у взрослых червей. Это наблюдается у многих видов вестиментифер, если судить по уменьшению расстояний между воротничками в дистальной части трубки (Карасева и др., 2016).

Сегментированная опистосома несет поперечные ряды крючковидных щетинок и выполняет функцию якоря, удерживающего червя в трубке. При сборе вестиментифер манипуляторами глубоководных подводных аппаратов опистосома нередко отрывается и остается на субстрате вместе с задним концом трубки. Относительно более крупные размеры опистосомы у небольших экземпляров можно объяснить тем, что для мелких червей,

обитающих в короткой трубке, заякоривающая функция щетинконосной опистосомы, вероятно, имеет большое значение.

Отношение отделов тела у разных видов вестиментифер значительно варьирует. Так, у вестиментифер из гидротермальных очагов Тихого океана отношение длины обтюракулярного и вестиментального отделов изменяется от 1 : 1 до 3 : 1 (Jones, 1985; Малахов, Галкин, 1998; Карасева и др., 2016). Относительно большие размеры обтюракулярного отдела обусловлены тем, что вестиментиферы гидротермальных очагов, прикрепляющиеся к субстрату задним концом трубки, поглощают сульфид, кислород и углекислоту только через щупальца. Следует учесть, что при высокой температуре воды в центральных участках гидротермальных очагов концентрация растворенных газов низкая, а это требует большой абсорбирующей поверхности. Рассчитано, например, что у *R. pachyptila* около 90% всей поверхности тела приходится на поверхность щупалец (Andersen et al., 2002).

У вестиментифер, обитающих в холодной воде углеводородных просачиваний и на холодной периферии гидротермальных очагов, обтюракулярный отдел меньше вестиментального в 2–5 раз (Малахов, Галкин, 1998; Карасева и др., 2016). В данных условиях растворимость газов выше, чем в горячей воде гидротермальных оазисов, поэтому обитающие в холодной воде углеводородных просачиваний вестиментиферы имеют меньшее число щупальцевых ламелл и укороченный обтюракулярный отдел. К тому же вестиментиферы из районов углеводородных просачиваний через щупальца поглощают только кислород и углекислый газ. Обтюракулярный отдел у таких форм не участвует в поглощении сульфида. Задний конец трубки у этих червей глубоко погружен в толщу

мягкого осадка. Через рыхлые стенки задней части трубки вестиментиферы сульфид диффундирует из толщи осадка и поглощается через покровы ее туловищного отдела (Julian et al., 1999; Freytag et al., 2001; Dattagupta et al., 2006). Не удивительно, что вестиментиферы, обитающие в районах холодных углеводородных просачиваний, обладают наибольшей длиной туловищного отдела. К сожалению, многие виды вестиментифер до сих пор известны только по экземплярам с оторванным задним концом. У неповрежденных особей вестиментифер, обитающих в этих районах, протяженность туловищного отдела может составлять 97% от общей длины тела, как, например, у *Lamellibrachia barhami* (Webb, 1969). Таким образом, размерные отношения отделов могут служить отражением характерных особенностей экологии вестиментифер и заслуживают специального внимания исследователей.

#### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

#### СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ 18-14-00141.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую благодарность ведущему научному сотруднику Института океанологии РАН им. П.П. Ширшова доктору биологических наук С.В. Галкину.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Карасева Н.П., Малахов В.В., Галкин С.В.* Морфология и анатомия вестиментиферы *Oasisia alvinae* Jones, 1985 (Annelida: Siboglinidae). I. Внешняя морфология, обтюракулы, щупальца // Биол. моря. 2011. Т. 37. № 6. С. 413–422.
- Карасева Н.П., Римская-Корсакова Н.Н., Галкин С.В., Малахов В.В.* Таксономия, географическое и батиметрическое распространение вестиментифер (Annelida: Siboglinidae) // Зоол. журн. 2016. Т. 95. № 6. С. 624–659.
- Малахов В.В., Галкин С.В.* Вестиментиферы – бескишечные беспозвоночные морских глубин. М.: КМК Scientific Press. 1998. 205 с.
- Малахов В.В., Попеляев И.С., Галкин С.В.* Микроскопическая анатомия вестиментиферы *Ridgeia phaeophiale* и проблема положения вестиментифер в системе животного царства. I. Общая анатомия, обтюракулы, щупальца // Биол. моря. 1996. Т. 22. № 2. С. 71–81.
- Andersen A.C., Jolivet S., Claudinot S., Lallier F.H.* Biometry of the branchial plume in the hydrothermal vent tubeworm *Riftia pachyptila* (Vestimentifera: Annelida) // Can. J. Zool. 2002. V. 80. P. 320–332.
- Bartolomeaus T.* Structure and formation of the uncini in *Pectinaria koreni*, *Pectinaria auricoma* (Terebellida) and *Spirorbis spirorbis* (Sabellida): implications for annelid phylogeny and the position of the Pogonophora // Zoomorphology. 1995. V. 115. P. 161–177.
- Boore J.L., Brown W.M.* Mitochondrial genomes of *Galathealinum*, *Helobdella*, and *Platynereis*: sequence and gene arrangement comparisons indicate that Pogonophora is not a phylum and Annelida and Arthropoda are not sister taxa // Mol. Biol. Evol. 2000. V. 17. № 1. P. 87–106.
- Cavanaugh C.M., Gardiner S.L., Jones M.L. et al.* Prokaryotic cells in the hydrothermal vent tube worm *Riftia pachyptila* Jones: possible chemoautotrophic symbionts // Science. 1981. V. 213. № 4505. P. 340–342.
- Cavanaugh C.M.* Symbiotic chemoautotrophic bacteria in marine invertebrates from sulfide-rich habitats // Nature. (Lond.). 1983. V. 302. № 3. P. 58–61.
- Cavanaugh C.M., McKiness Z.P., Newton I.L.G., Stewart F.J.* Marine chemosynthetic symbioses // The Prokaryotes. Prokaryotic biology and symbiotic associations. Fourth Edition. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag. 2013. P. 579–626.
- Dattagupta S., Miles L.L., Barnabei M.S., Fisher Ch.R.* The hydrocarbon seep tubeworm *Lamellibrachia luymsi* primarily eliminates sulfate and hydrogen ions across its roots to conserve energy and ensure sulfide supply // J. Exp. Biol. 2006. V. 209. P. 3795–3805.
- Freytag J.K., Girguis P.R., Bergquist D.C. et al.* A paradox resolved: Sulfide acquisition by roots of seep tubeworms sustains net chemoautotrophy // Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 2001. V. 98. № 23. P. 13408–13413.
- Halanych K.M., Dahlgren T.G., McHugh D.* Unsegmented Annelids? Possible origins of four lophotrochozoan worm taxa // Integ. Comp. Biol. 2002. V. 42. № 3. P. 678–684.
- Halanych K.M.* Molecular phylogeny of siboglinid annelids (a.k.a. pogonophorans): a review // Hydrobiologia. 2005. V. 535/536. P. 297–307.
- Hilário A., Capa M., Dahlgren T.G. et al.* New perspectives on the ecology and evolution of Siboglinid Tubeworms // PLoS One. 2011. V. 6. Issue. 2. P. 1–13.
- Jones M.L.* On the Vestimentifera, new phylum: Six new species, and other taxa, from hydrothermal vents and elsewhere // Bull. Biol. Soc. Wash. 1985. V. 6. P. 117–158.
- Julian D., Gaill F., Wood E. et al.* Roots as a site of hydrogen sulphide uptake in the hydrocarbon seep vestimentiferan *Lamellibrachia* sp. // J. Exp. Biol. 1999. V. 202. P. 2245–2257.
- Kojima S.* Paraphyletic status of Polychaeta suggested by phylogenetic analysis based on the amino acid sequences of elongation factor-1 $\alpha$  // Mol. Phylogenet. Evol. 1998. V. 9. P. 255–261.
- McHugh D.* Molecular evidence that echiurans and pogonophorans are derived annelids // Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 1997. V. 94. № 15. P. 8006–8009.

- Puth M.T., Neuhauser M., Ruxton G.D.* Effective use of Pearson's product-moment correlation coefficient // *Animal Behaviour*. 2014. V. 93. P. 183–189.
- Rouse G.W., Fauchald K.* The articulation of annelids // *Zoologica Scripta*. 1995. V. 24. № 4. P. 269–301.
- Rouse G.W., Fauchald K.* Cladistics and polychaetes // *Zoologica Scripta*. 1997. V. 26. P. 139–204.
- Schulze A.* Phylogeny of Vestimentifera (Siboglinidae, Annelida) inferred from morphology // *Zoologica Scripta*. 2003. V. 32. № 4. P. 321–342.
- Webb M.* *Lamellibrachia barhami*, gen. nov., sp. nov. (Pogonophora), from the Northeast Pacific // *Bull. Mar. Sci.* 1969. V. 19. P. 18–47.

## Postembryonic Development of Hydrothermal Vestimentiferan *Oasisia alvinae* Jones, 1985 (Annelida: Siboglinidae)

M. M. Gantsevich<sup>a</sup>, N. P. Karaseva<sup>a</sup>, N. N. Rimskaya-Korsakova<sup>a</sup>, and V. V. Malakhov<sup>a</sup>

<sup>a</sup>*Lomonosov Moscow State University, Moscow 119234, Russia*

Allometric growth in post-embryonic development was studied in the hydrothermal vestimentiferan *Oasisia alvinae* Jones, 1985. In the process of growth, the length of the trunk region increases relatively to the total body length from 51 to 83.4%, whereas the relative sizes of the obturacular region, vestimental region, and the opisthosoma reduce. This is connected with a strong development of the trophosome and gonads in the trunk region. It is suggested that the predominant growth of the trunk region during ontogeny is a common pattern for all vestimentiferans. We discuss the differences in body proportions of vestimentiferans that live in hydrothermal vents and vestimentiferans of cold hydrocarbon seeps.

**Keywords:** vestimentiferans, allometric growth, postembryonic development, *Oasisia alvinae*, Vestimentifera, Siboglinidae