

# Систематика и эволюция полихет: методы и подходы

Н.Е. Будаева, к.б.н. с.н.с.

Лаб. донной фауны океана

Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН

Marie Curie fellow, University of Bergen

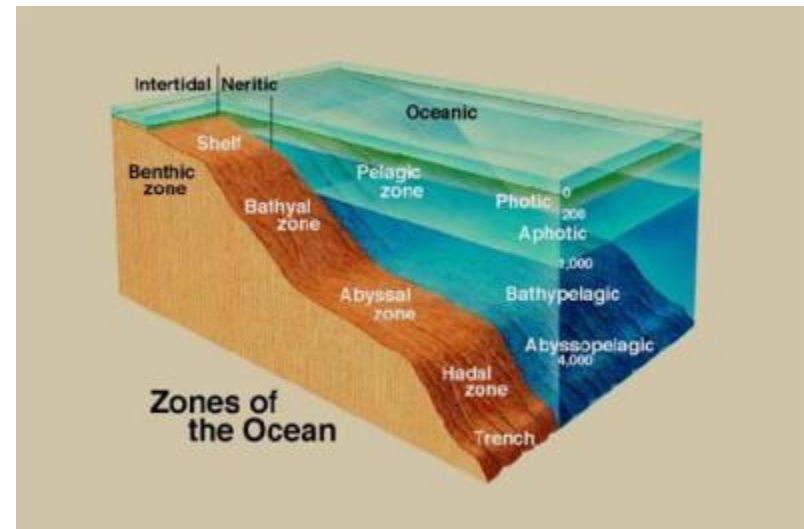


# Институт океанологии им. П.П. Ширшова Российской академии наук

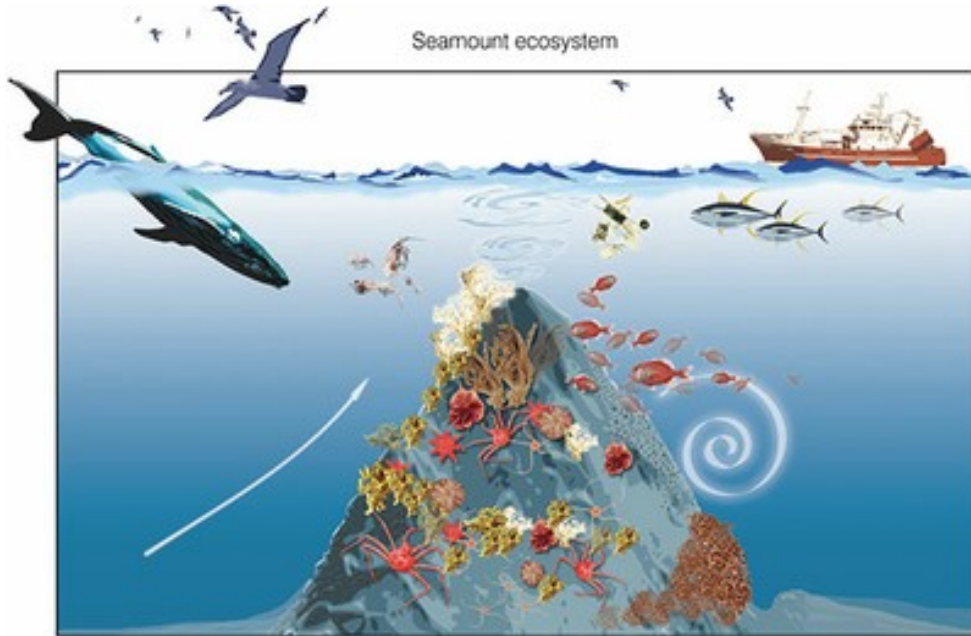
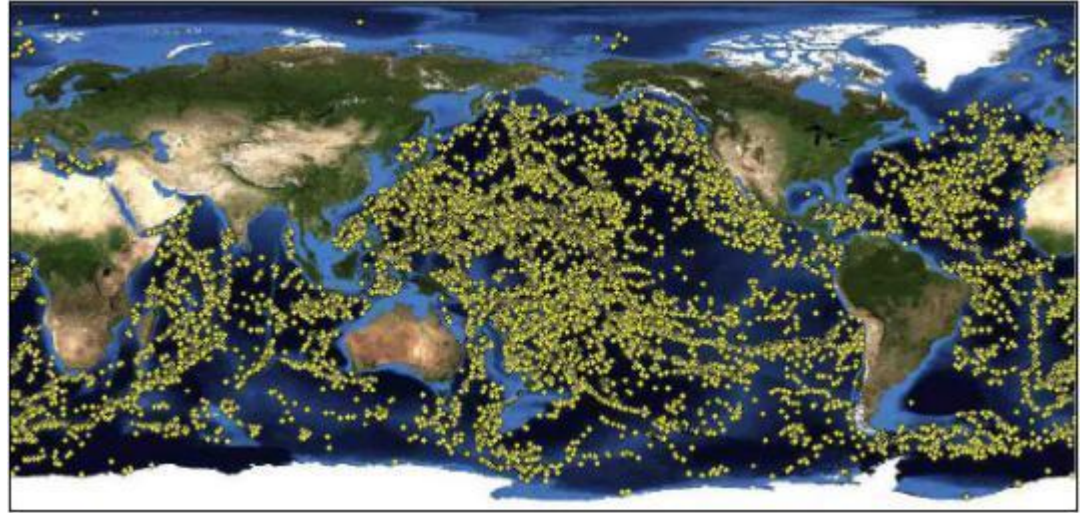
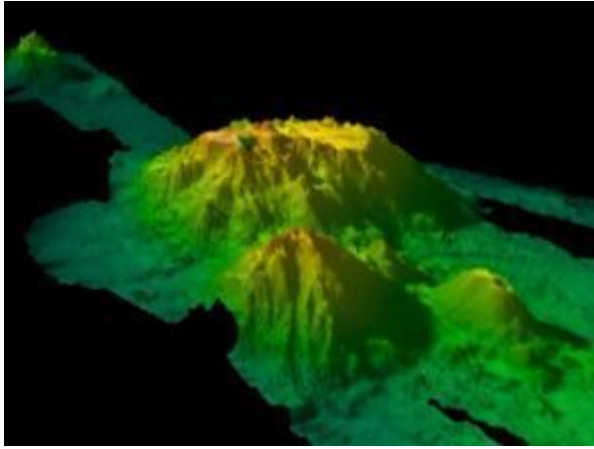
## Лаборатория донной фауны океана



Глуководная фауна океана (батраль, абиссаль и ультраабиссаль)

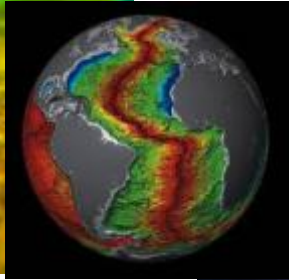
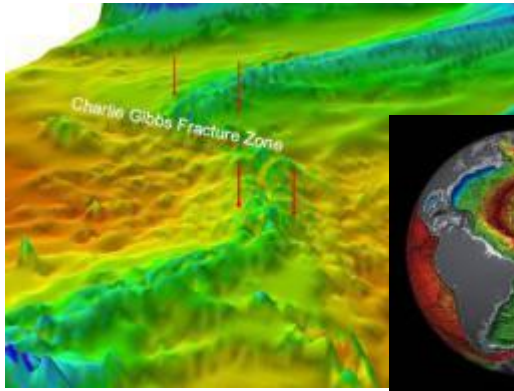


# Фауна подводных гор и хребтов



# ECOMAR (Ecosystems of the Mid-Atlantic Ridge)

## RRS "James Cook"



# Гидротермальная фауна







## University Museum of Bergen

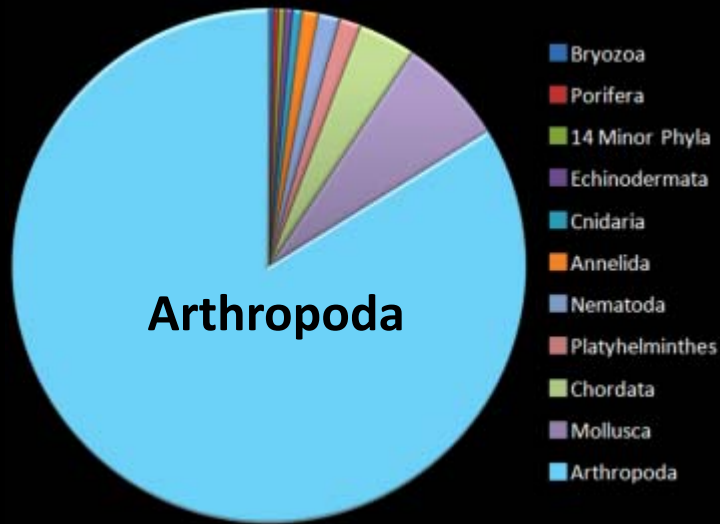


## Phylogenetic Systematics and Evolution

PolyNor - Polychaete diversity in the Norwegian Sea

MIWA – Marine invertebrates of the West Africa

# Разнообразие аннелид



## ANNELIDA (~16500 species)

**POLYCHAETA**  
9000 species



**OLIGOCHAETA**  
4000 species



**ECHIURA**



**SIPUNCULA**



**HIRUDINEA**



**BRANCHIOBELLELLIDA**



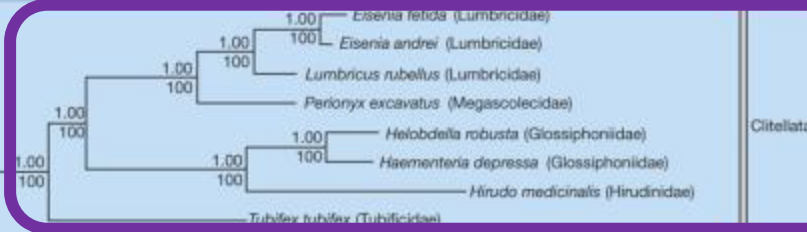
**MYZOSTOMIDA**



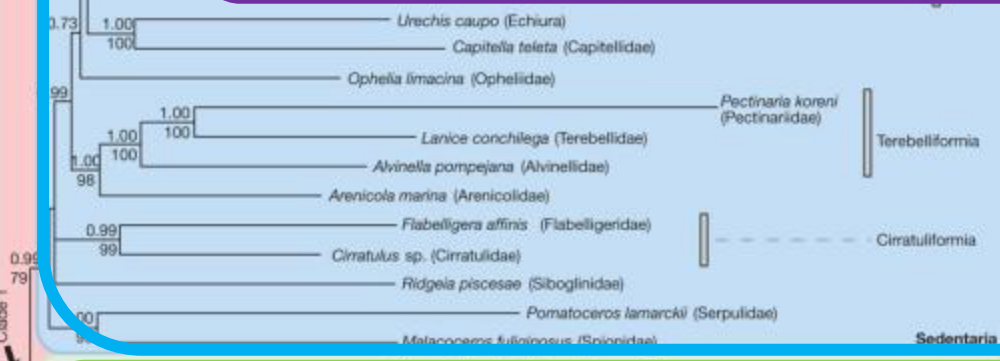


# ФИЛОГЕНИЯ АННЕЛИД

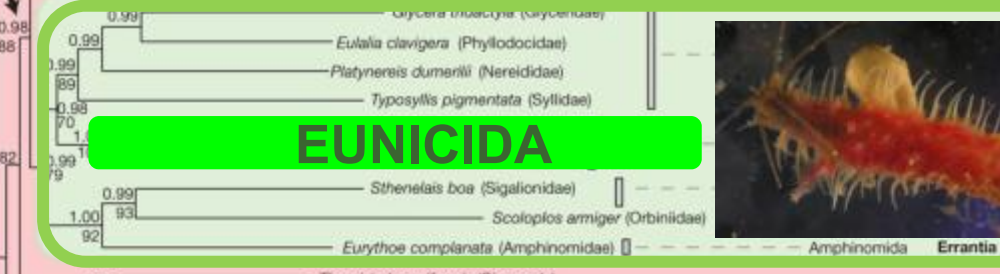
## ANNELIDS



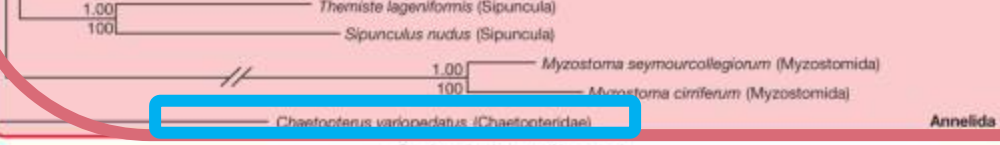
**LEECHES+  
OLIGOCHAETES**



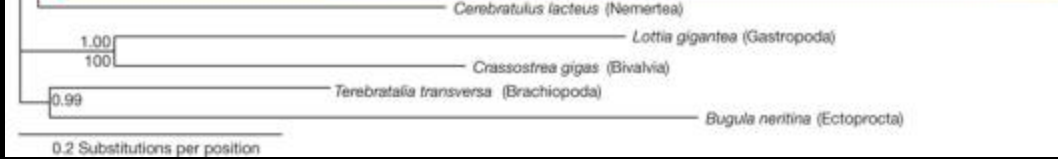
**“SEDENTARY  
POLYCHAETES”**



**“ERRANT  
POLYCHAETES”**



**SIPUNCULA MYZOSTOMIDA**



Struck et al., 2011

# Практическое использование: Мониторинг состояния окружающей среды

Оценка видового  
разнообразия до и  
после антропогенного  
влияния

Нефтяные платформы



Очистные сооружения



Рыбные фермы



Добыча полезных ископаемых  
на больших глубинах



# Использование полихет в аквакультуре

AQUABAIT

Новый Южный Уэльс, Австралия

[www.aquabait.com](http://www.aquabait.com)



*Diopatra aciculata*



# Употребление в пищу

Palolo worm (острова Индонезии)



© SeaPics.com

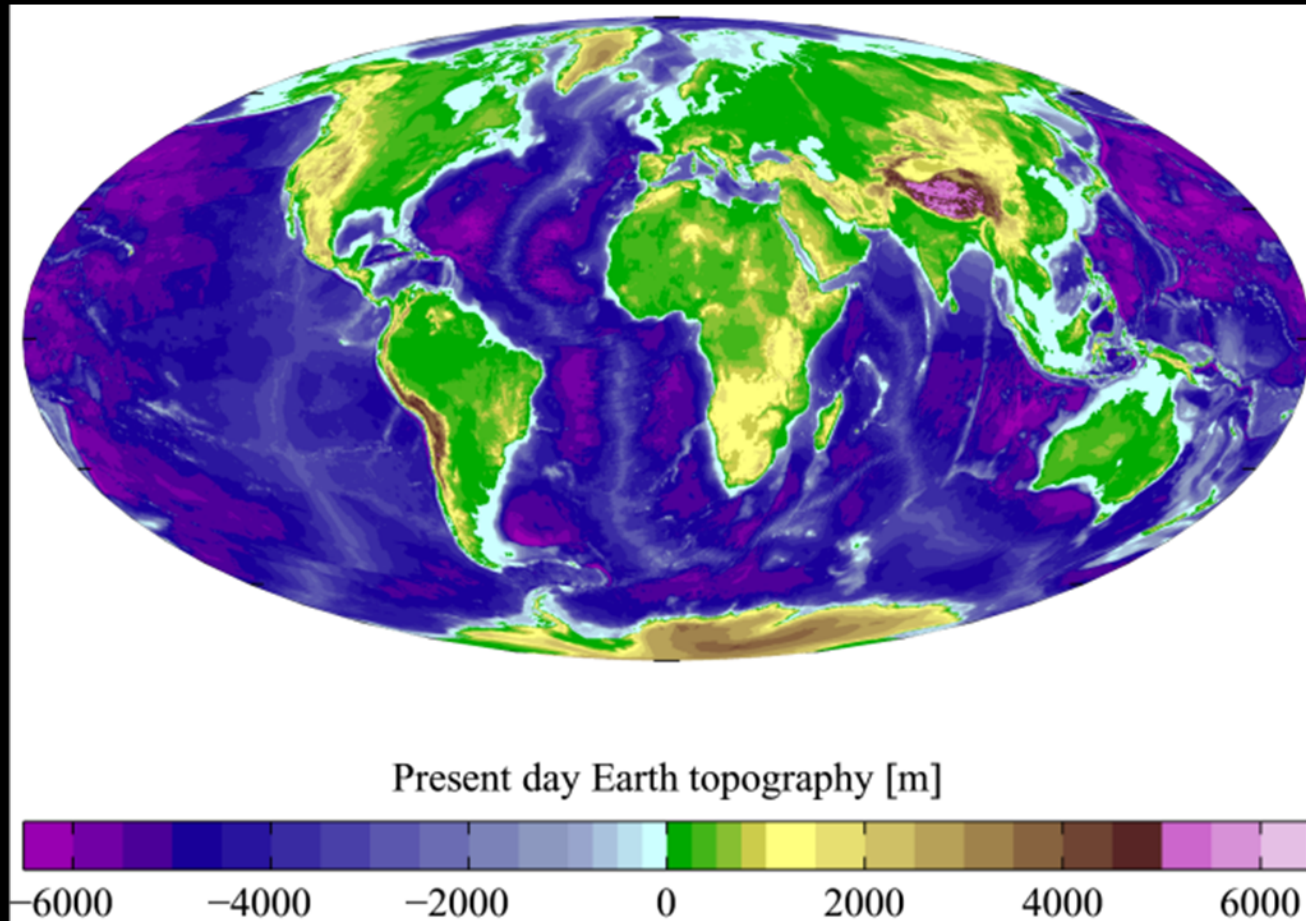


© SeaPics.com



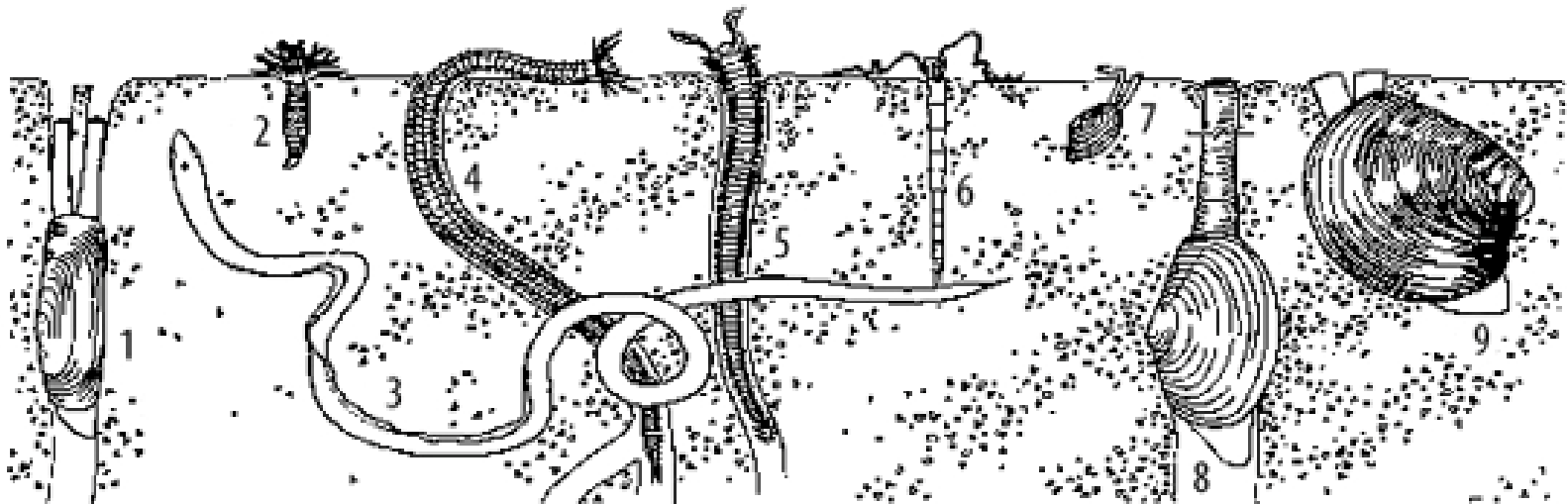
History

Мировой Океан покрывает ~71% поверхности Земли



90% океанического дна лежит на глубине более 2000 м и покрыто мягкими осадками

**Полихеты являются доминирующей группой среди морских беспозвоночных в фауне мягких осадков (по численности и видовому разнообразию)**



1. Stout razor clam

2. Burrowing anemone

3. Red ribbon worm

4. Common clam worm

5. Red-gilled mudworm

6. Glassy tube worm

7. Baltic macoma clam

8. Soft-shelled clam

9. Hard clam

# Изучение фауны мягких осадков...

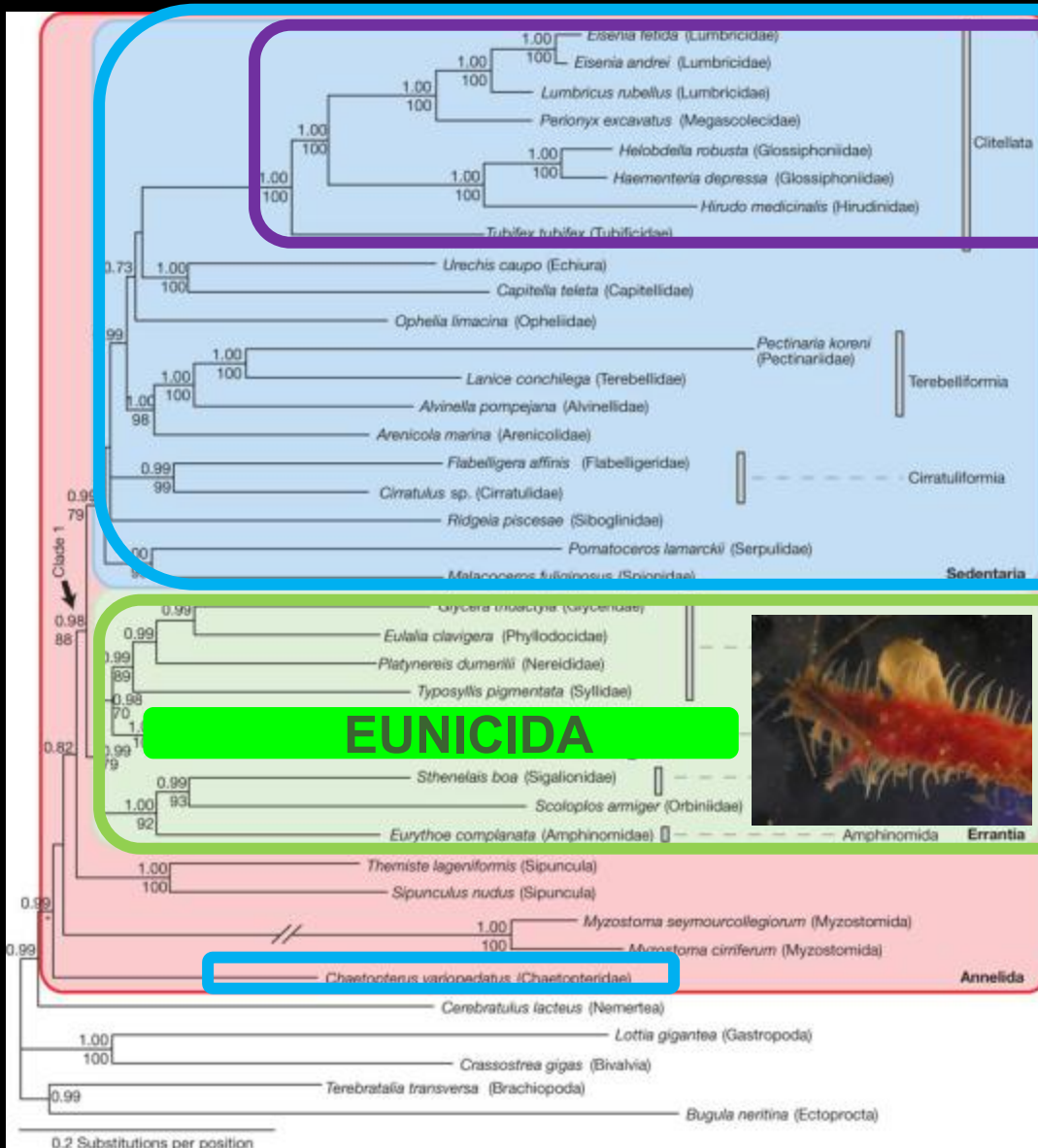


# Разнообразие полихет





# ФИЛОГЕНИЯ АННЕЛИД



**LEECHES+  
OLIGOCHAETES**



**“SEDENTARY  
POLYCHAETES”**



**EUNICIDA**



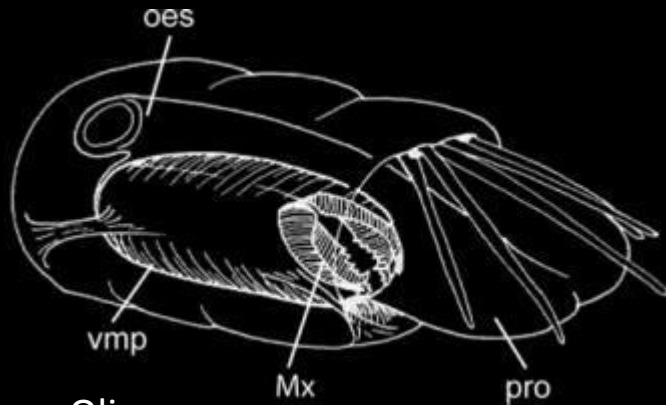
**“ERRANT  
POLYCHAETES”**



**SIPUNCULA MYZOSTOMIDA**

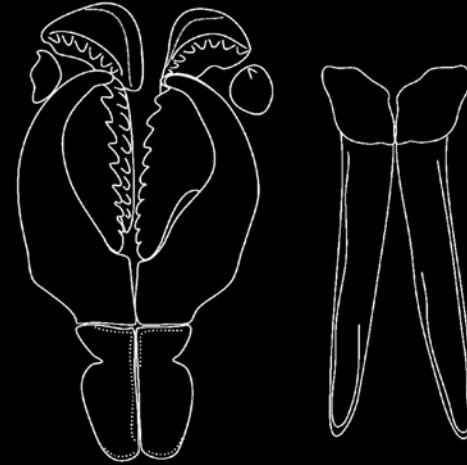
Struck et al., 2011

# Челюстной аппарат эуницидоморфных полихет (отр. EUNICIDA):



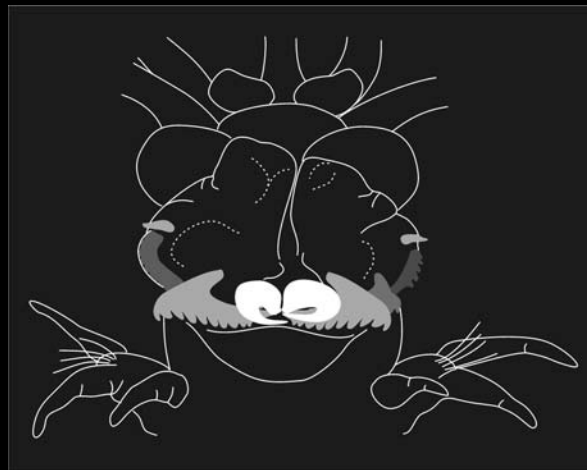
Olive,  
1980

Вентральная мускулистая глотка с дорсальными максиллами и вентральными мандибулами



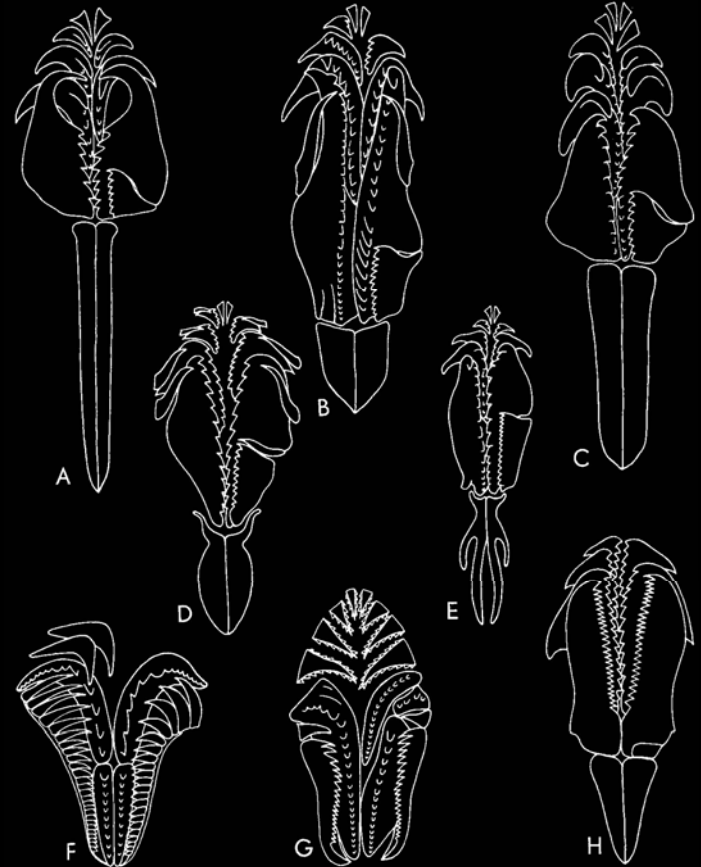
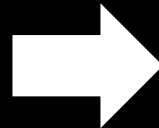
Верхние челюсти:  
максиллы

Нижние челюсти:  
мандибулы



# Палеонтологические данные

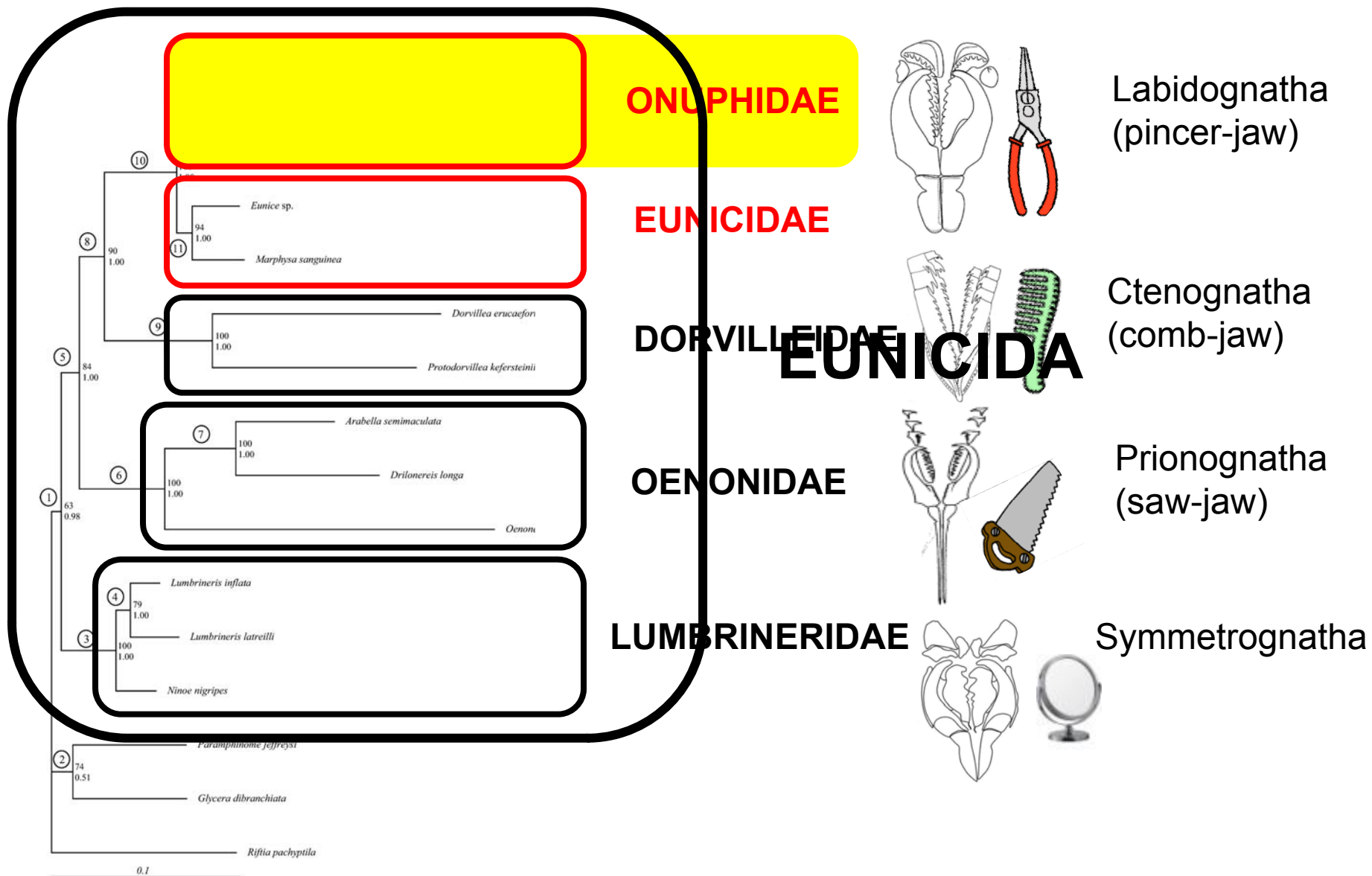
**Сколекодонты** – микрофоссилии челюстных пластинок  
эуницидоморфных полихет, известные из морских  
отложений Ордовика, Силура и Девона



Ордовик: ~443-488 млн. лет назад

Kielan-Jaworowska, 1968

# Филогения EUNICIDA



(modified from Struck et al., 2006)

# Family ONUPHIDAE



# ONUPHIDAE Kinberg, 1865



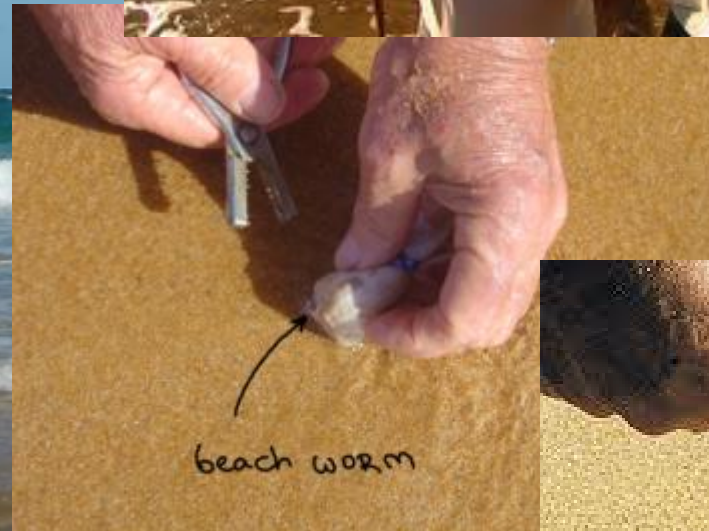
- Подавляющее большинство живет в постоянных трубках или норках
- Всесветное распространение ( 0 – 6500 м)
- Четверное по видовому разнообразию семейство полихет на больших глубинах (глубже 2000 м)
- Достигают чрезвычайно высоких плотностей поселений (до 23000 экз./ м<sup>2</sup>)
- Широко используются прибрежном рыболовстве и в аквакультуре



# Family Onuphidae: beach worms

*Australonuphis teres*

*Australonuphis parateres*



# Family Onuphidae: quill worms



Уникальная органическая трубка из полисахаридов сходных по составу с сахарами клеточной стенки бактерий

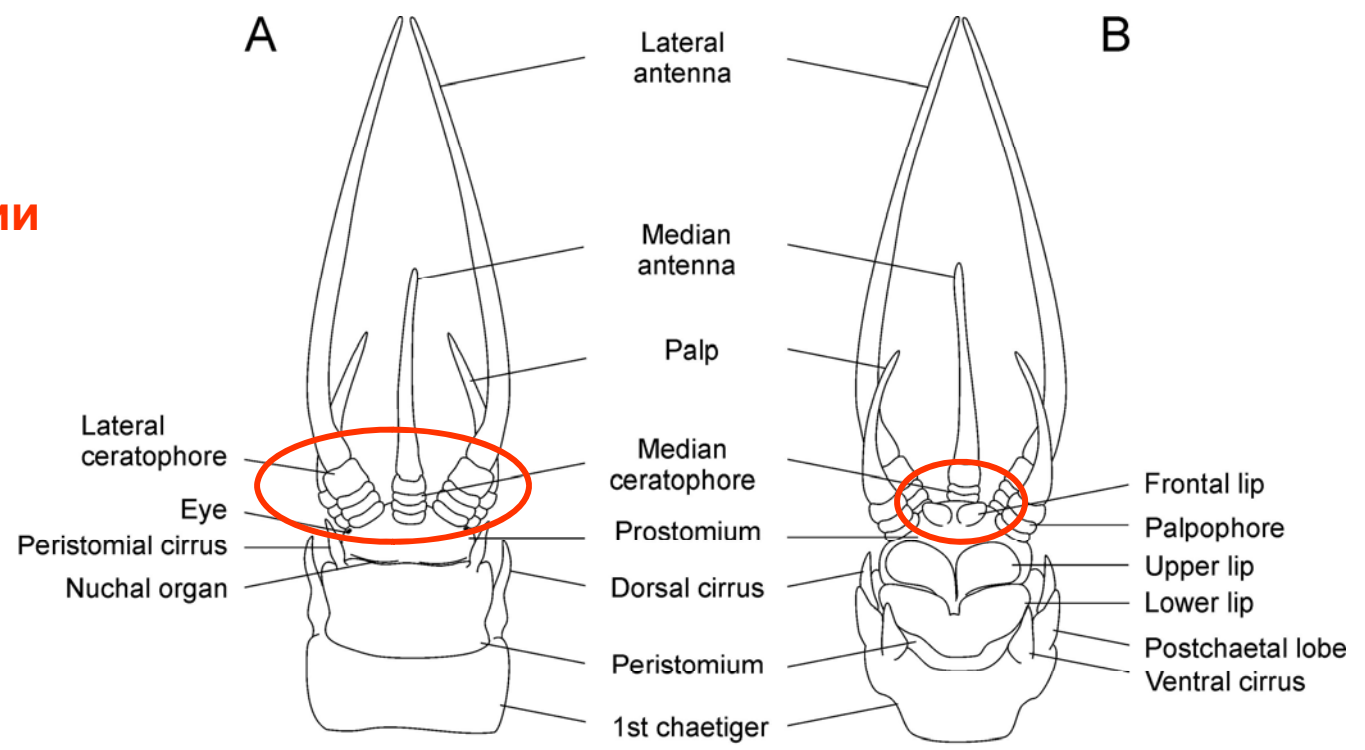
© WoRMS for SMEBD



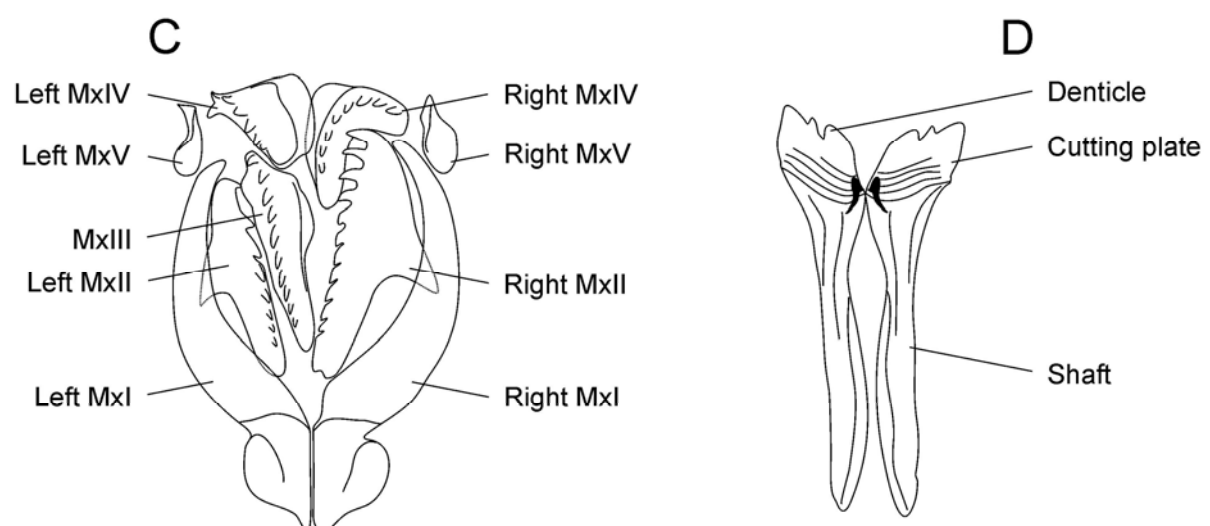


# Простомииум и перистомииум

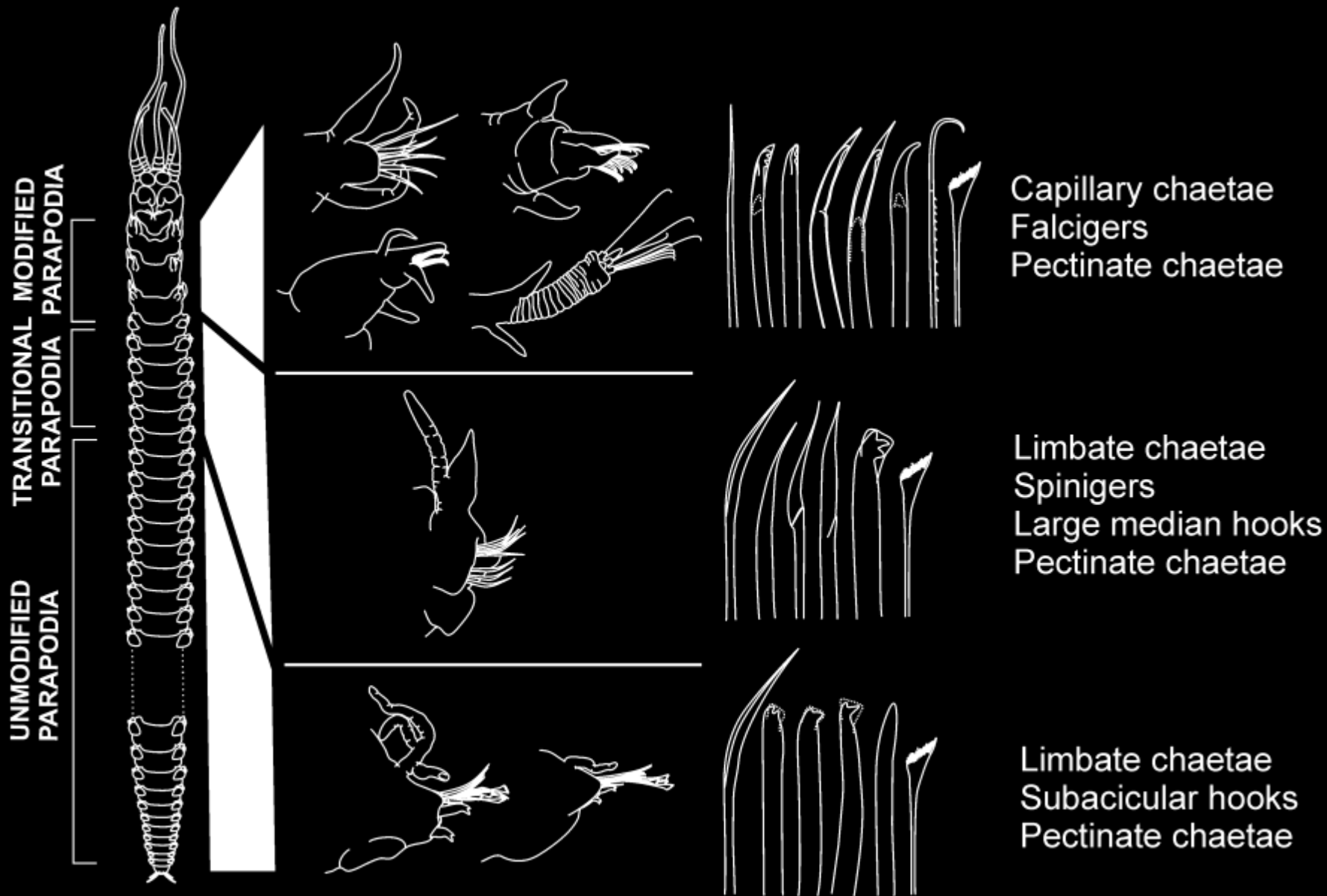
## Синапоморфии



## Челюсти



# План строения Опуриidae

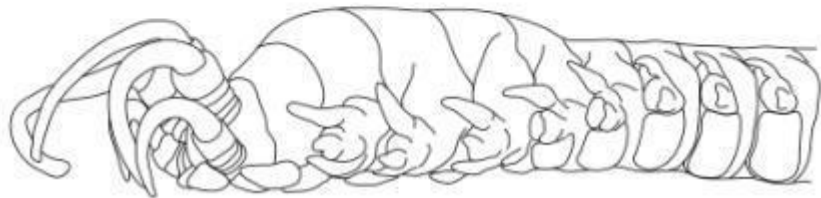
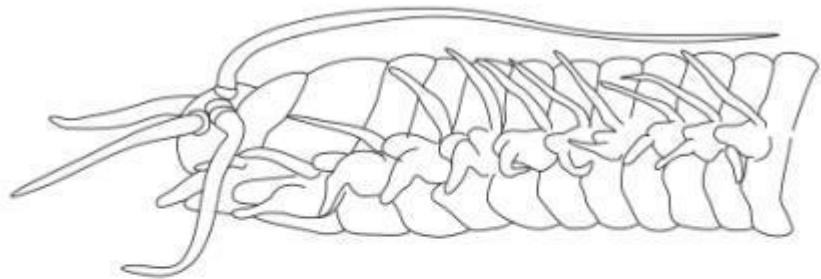


# Систематика онуфид: 23 рода, ~280 видов

Genera	Number of species
<b>HYALINOECIINAE</b>	
<i>Anchinothia</i>	12
<i>Hyalinoecia</i>	~20
<i>Hyalospinifera</i>	1
<i>Leptoecia</i>	3
<i>Neonuphis</i>	4
<i>Nothria</i>	19

**~59**

## Hyalinoeciinae



## Onuphinae

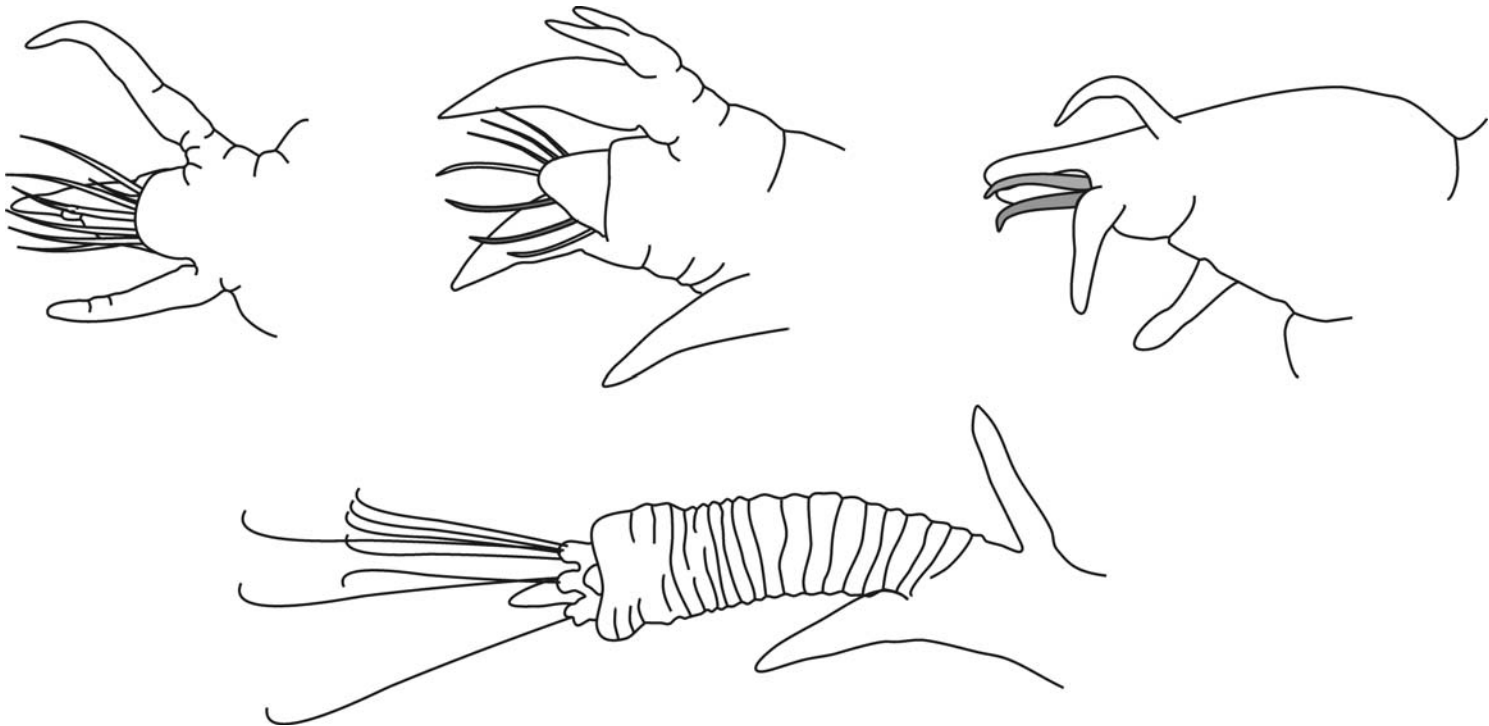
Genera	Number of species
<b>ONUPHINAE</b>	
<i>Americanuphis</i>	2
<i>Aponuphis</i>	8
<i>Asutalonuphis</i>	7
<i>Brevibrachium</i>	3
<i>Diopatra</i>	~55
<i>Fauchaldonuphis</i>	1
<i>Hartmanonuphis</i>	1
<i>Heptaceras</i>	4
<i>Hirsutonuphis</i>	8
<i>Kinbergonuphis</i>	~37
<i>Longibrachium</i>	5
<i>Mooreonuphis</i>	~19
<i>Onuphis</i>	~26
<i>Paradiopatra</i>	32
<i>Paxtonia</i>	1
<i>Protodiopatra</i>	1
<i>Rhamphobrachium</i>	12

**~222**

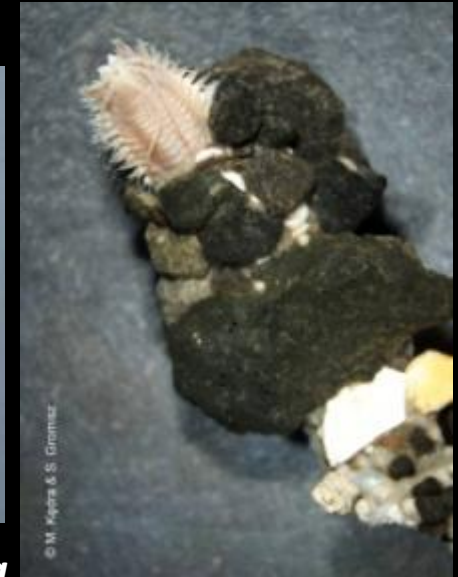
# Питание и локомоция у онурид

Основные структуры:

## 1. Передние модифицированные параподии

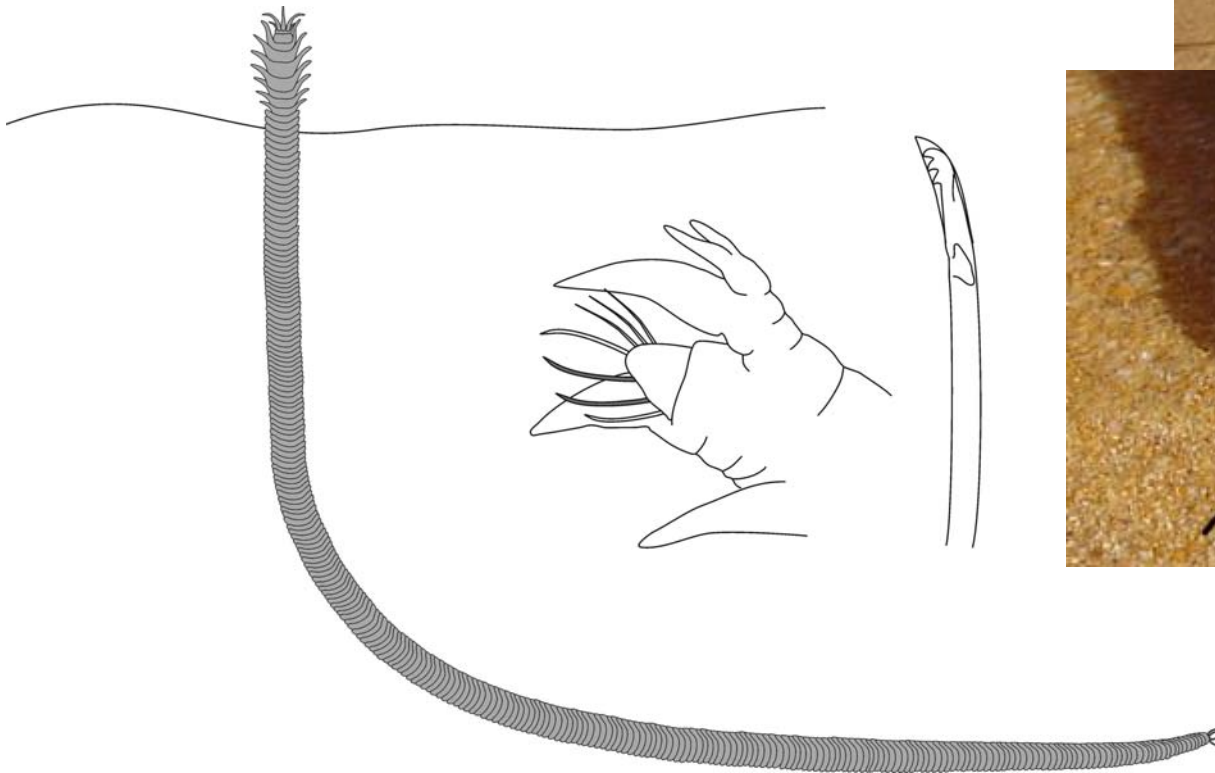


## 2. Морфология и состав трубок



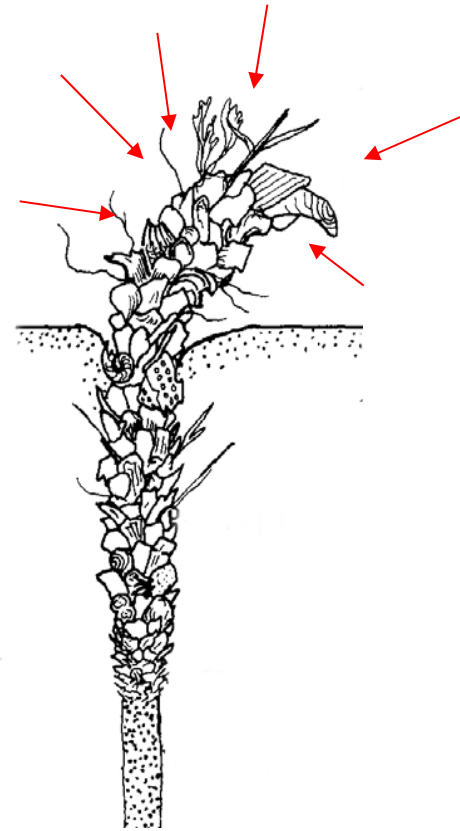
# Подвижные хищники/падальщики, живущие в толще осадка

- Строят временные тонкостенные трубки
- Передние параподии увеличены и служат для закапывания в грунт
- Крупные размеры, длинное тело (более 1000 сегментов)

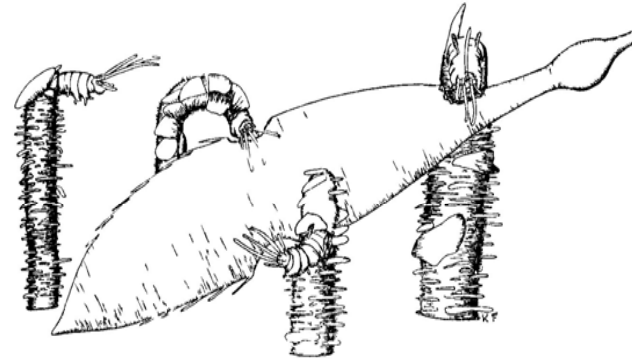


# Неподвижные всеядные/растительноядные

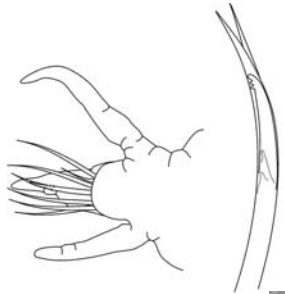
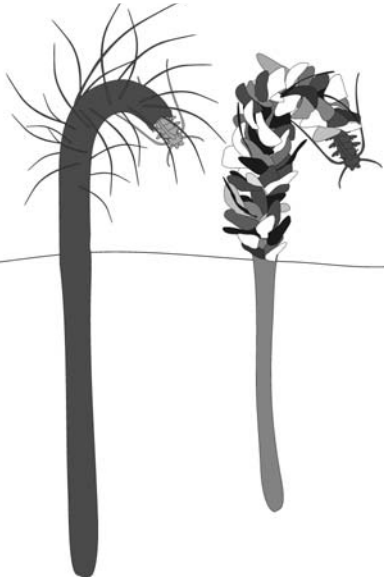
Вертикальные трубки с трехмерной эпибентосной частью – «фермы» для выращивания сообществ микроводорослей и мелких беспозвоночных



*Diopatra cuprea*



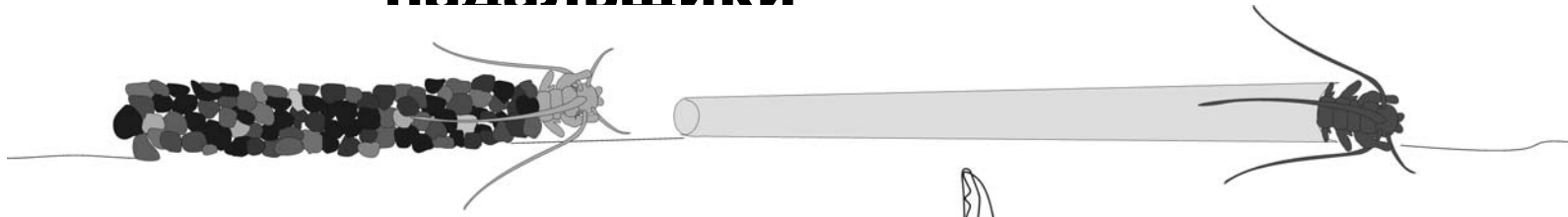
*Diopatra ornata*: растительноядные  
Питание дрейфующими макрофитами  
(бурыми водорослями)



Передние  
параподии не  
увеличены



# Эпибентосные подвижные падалышки

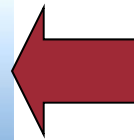


Облегченные и плоские трубки

Укороченное тело (50 сегментов)

Мощные мускулистые передние  
параподии и толстые короткие  
щетинки – для ползания

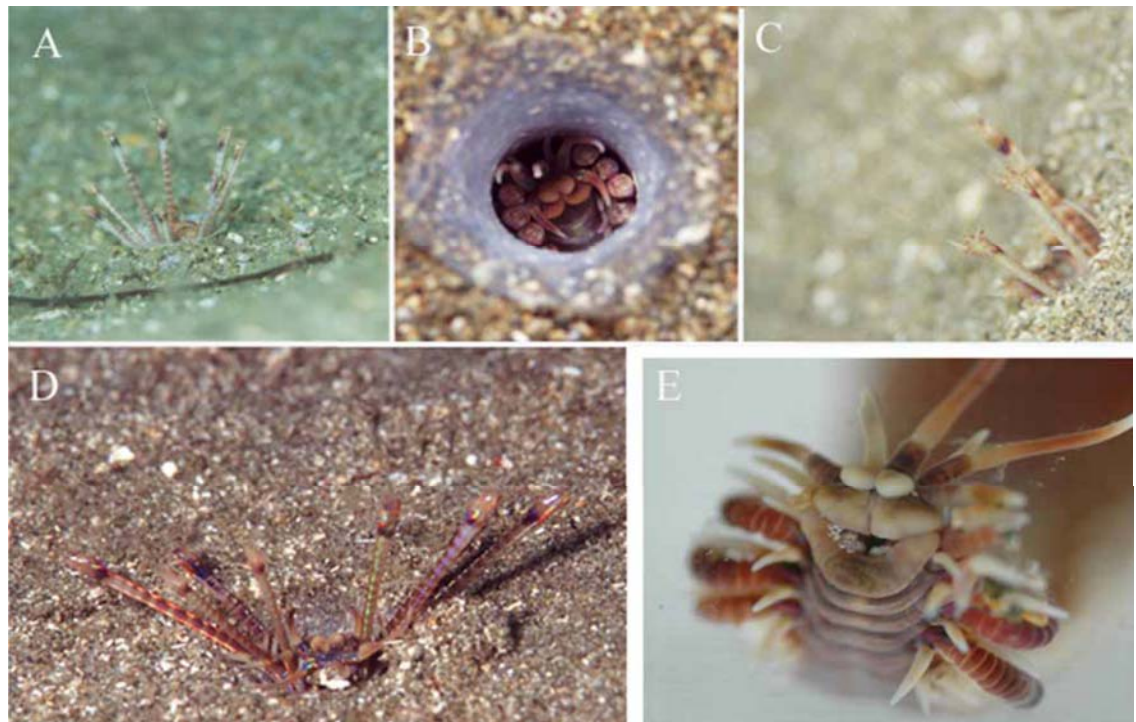
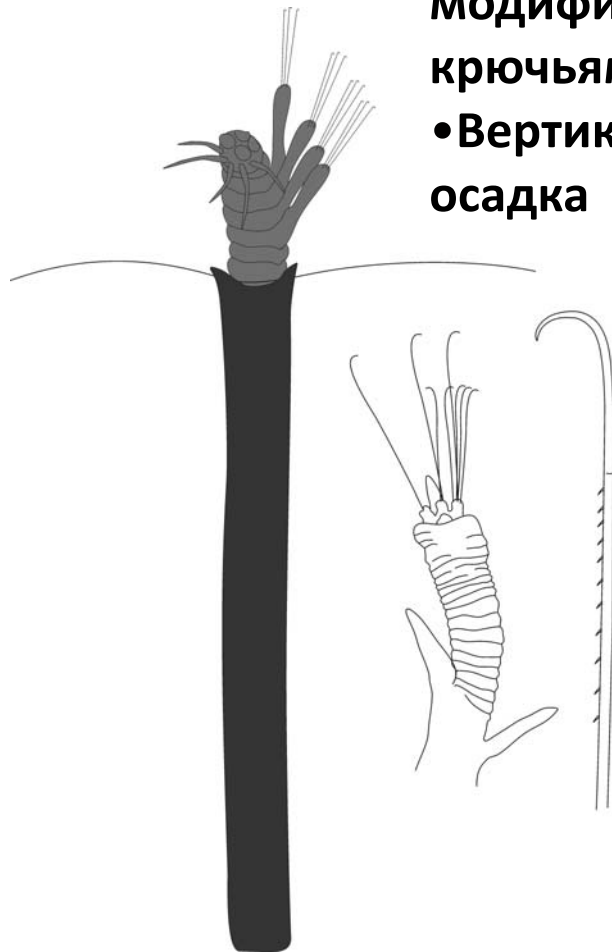
Развитые органы чувств





# Неподвижные засадные хищники

- Очень длинные сократимые передние параподии с модифицированными щетинками-крючьями
- Вертикальные трубки в толще осадка



*Longibrachium arariensis* Nishi & Kato, 2009

# Методы в систематике и филогении полихет

Световая микроскопия



Молекулярно-генетические методы



Сканирующая электронная микроскопия



Трансмиссионная электронная микроскопия



Гистология



Конфокальная лазерная сканирующая микроскопия

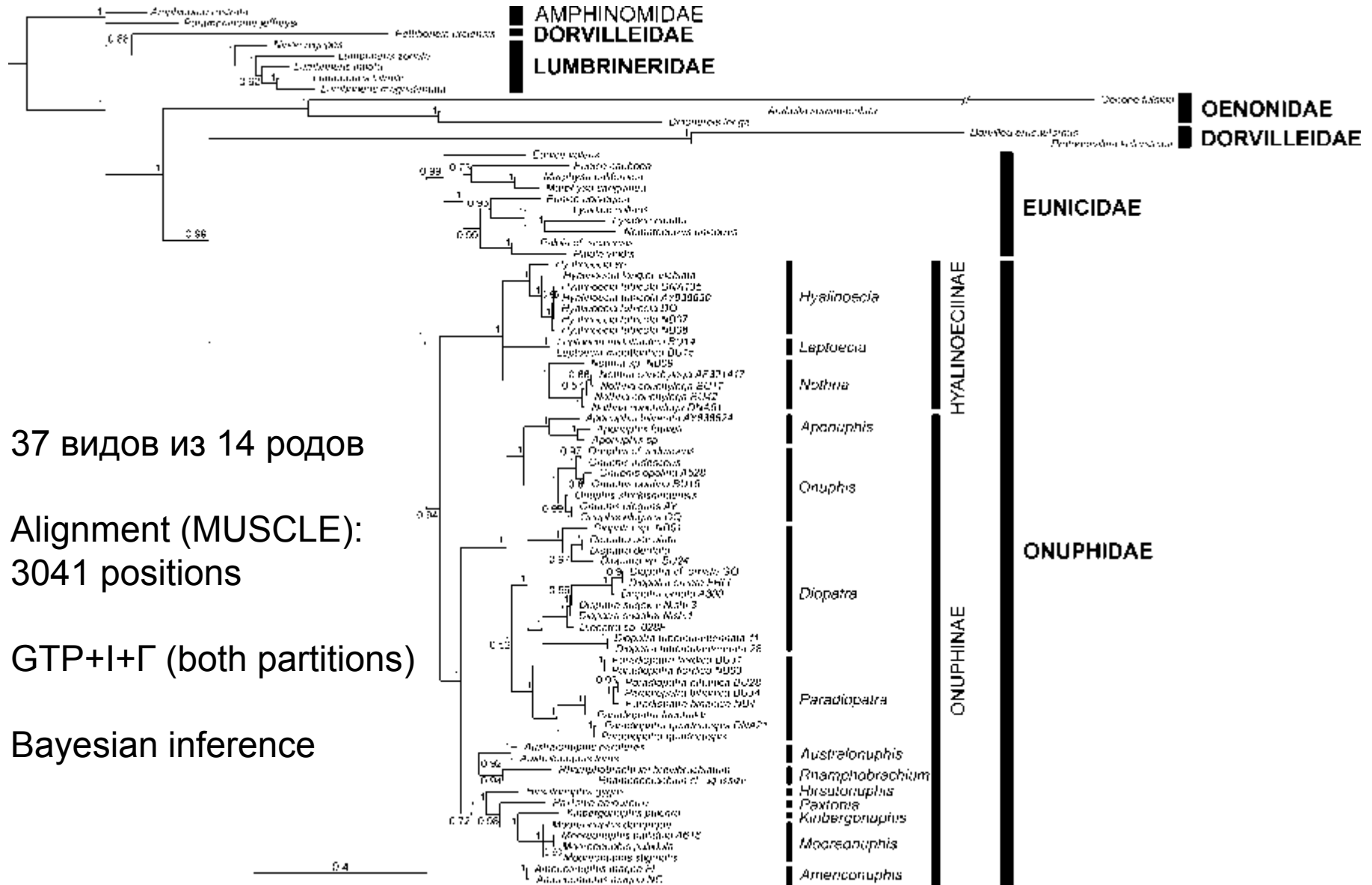
**Фаллоидин** (окрашивает актиновые филаменты, ассоциированные с клеточными мембранами и мышцами)

**Ацетилированный  $\alpha$  тубулин** (окрашивает микротрубочки в ресничках и аксонах нервов)

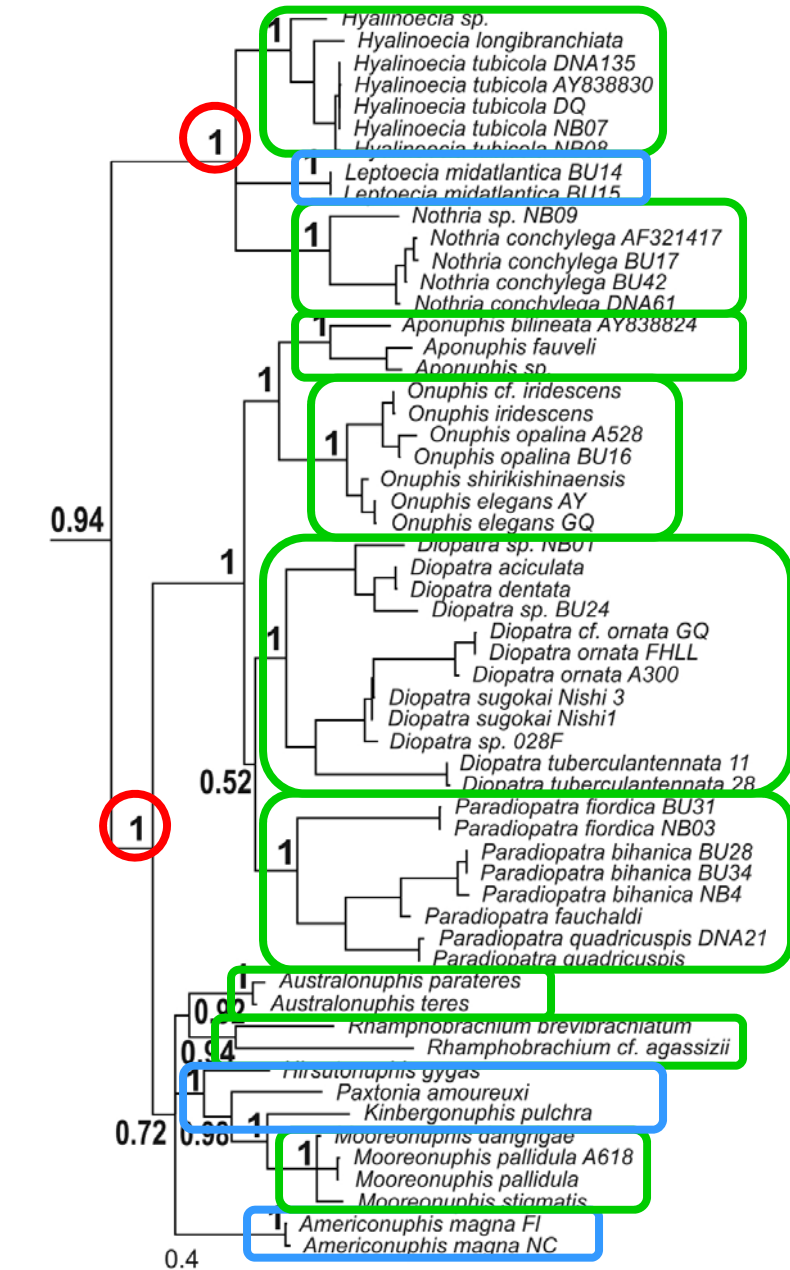


# Филогения ONUPHIDAE

## Молекулярно-генетические данные: 18S рДНК, 16S рДНК



# Монофилия родов онуфид



*Hyalinoecia* (3 spp.)

Поддержка монофилии  
основных родов

*Leptoecia* (1 spp.)

*Nothria* (2 spp.)

Два подсемейства  
**Нялиноесиінае** и  
**Онупһінае**

*Aponuphis* (3 spp.)

*Onuphis* (4 spp.)

*Diopatra* (8 spp.)

*Paradiopatra* (4 spp.)

*Australonuphis* (2 spp.)

*Rhamphobranchium* (2 spp.)

*Hirsutonuphis* (1 sp.)

*Paxtonia* (1 sp.)

*Kinbergonuphis* (1 sp.)

*Mooreonuphis* (3 spp.)

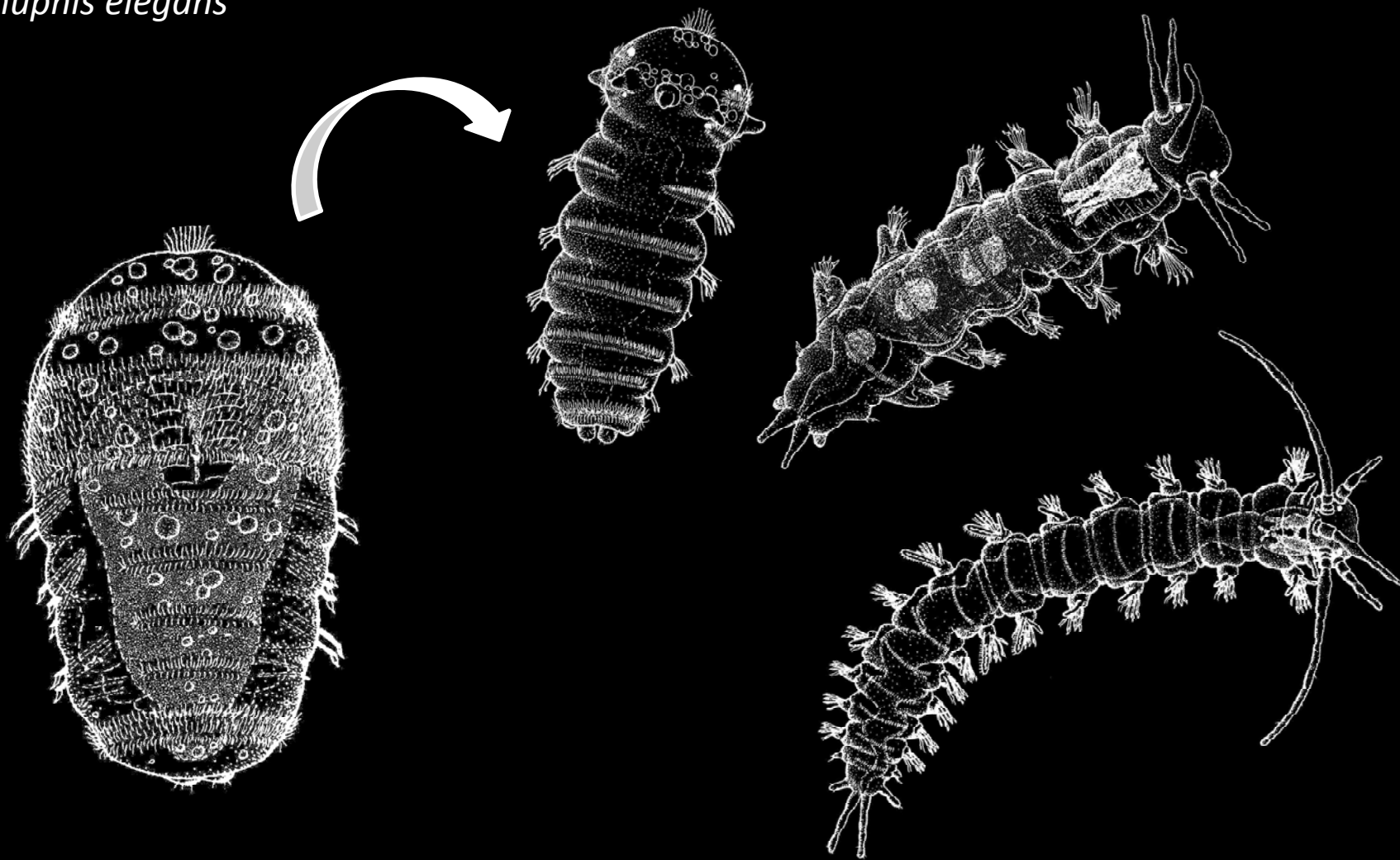
*Americanuphis* (1 sp.)



# Развитие онуфид

## Пелагические коротко живущие лецитотрофные личинки

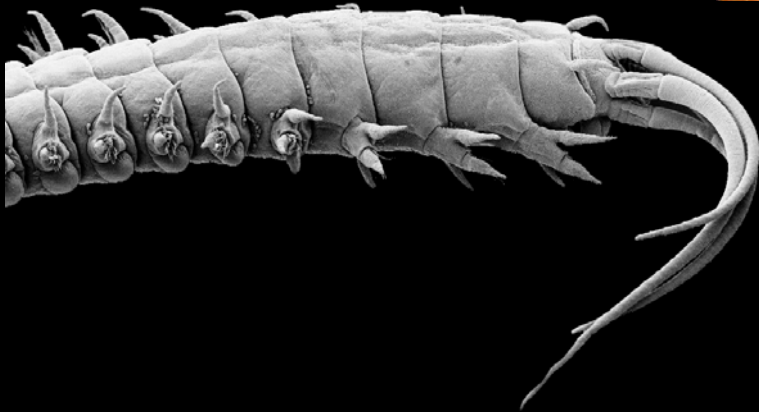
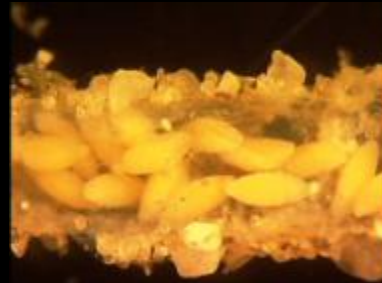
*Onuphis elegans*



Blake, 1975

# Прямое развитие в материнской трубке

## *Mooreonuphis stigmatis* (ONUPHINAE)



1-3 кладки (15-30 ювенилий в одной кладке)  
внутри трубки самки

Синхронное развитие  
ювенилий в каждой кладке до  
стадии 18-20 сегментов



Северо-восточная Пацифика

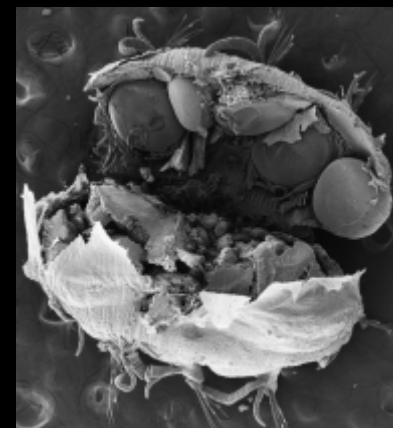
# Яичники и ооциты у *Mooreonuphis*



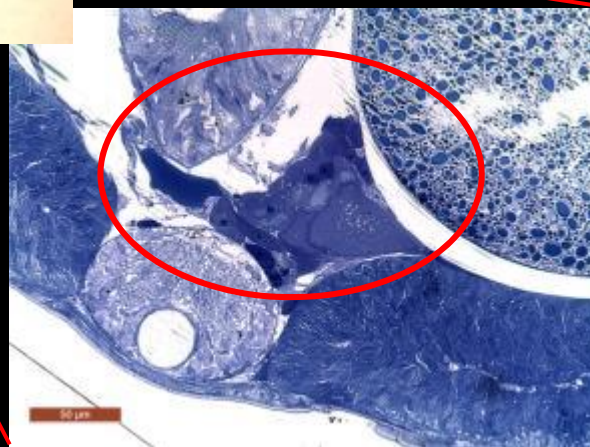
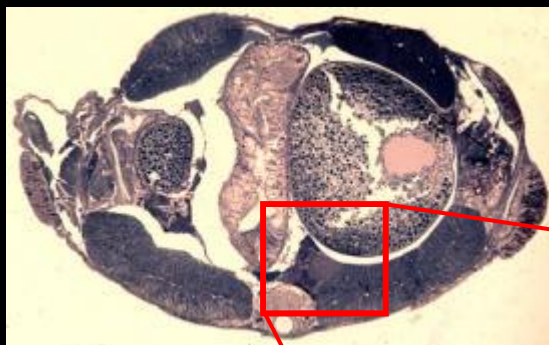
♀ генитальные сегменты



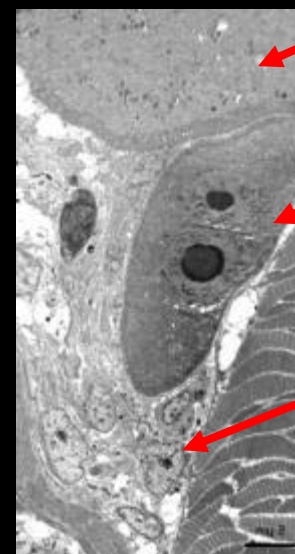
Незрелые ооциты с  
клетками-кормилками



Зрелые  
ооциты



Оогонии, ассоциированные с  
вентральным кровеносным сосудом

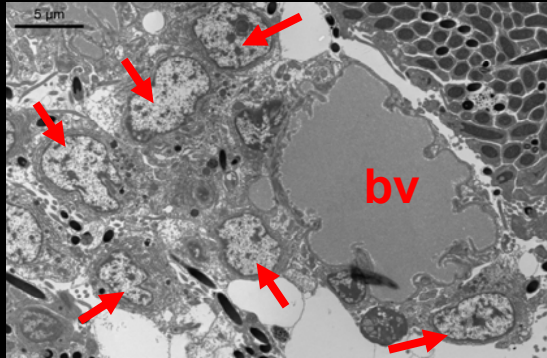


ооцит

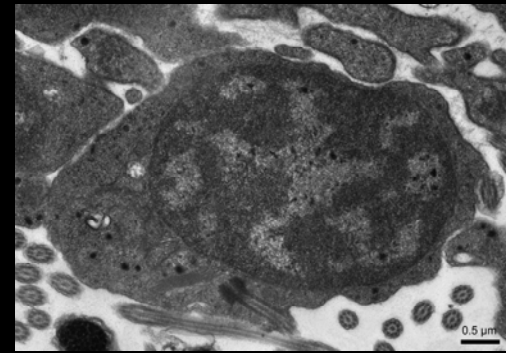
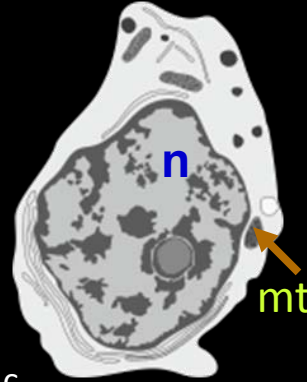
Клетки-  
кормилки

оогоний

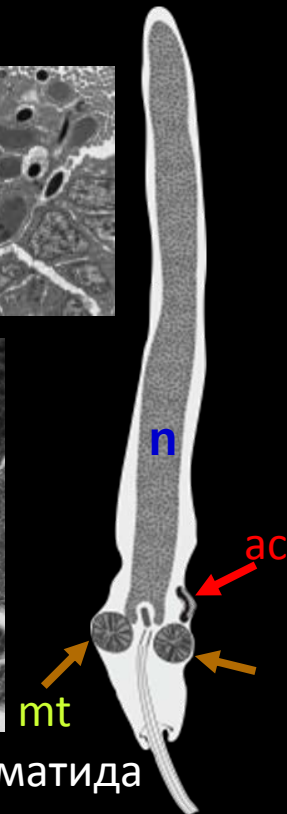
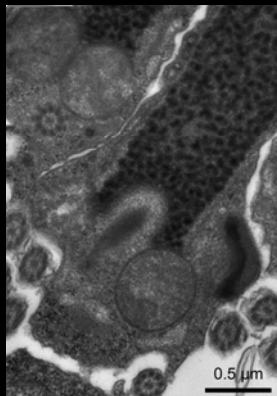
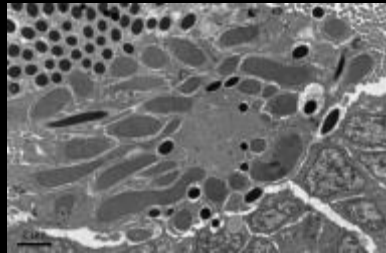
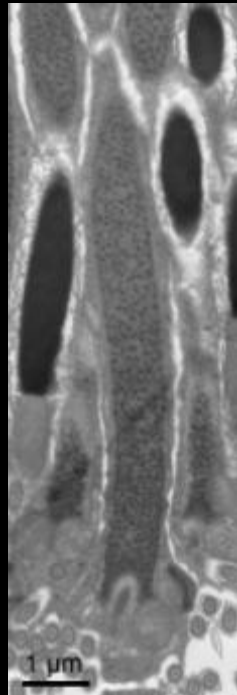
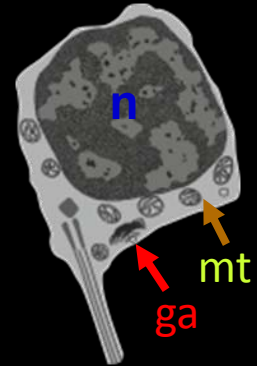
# Сперматогенез у *Mooreonuphis*



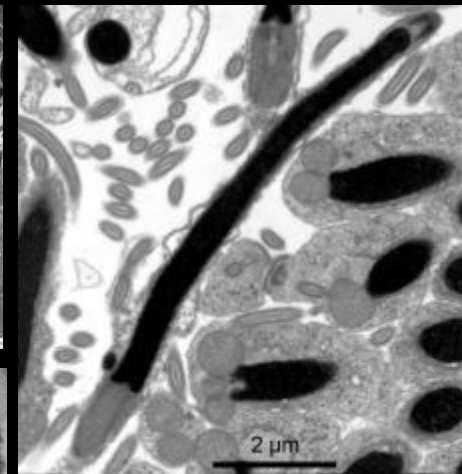
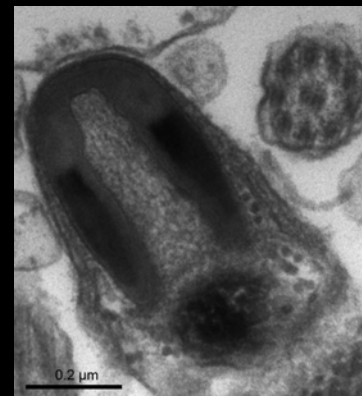
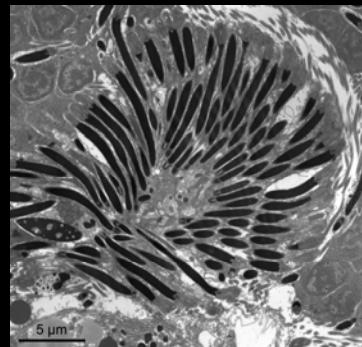
Сперматогонии, ассоциированные с кровеносными сосудами



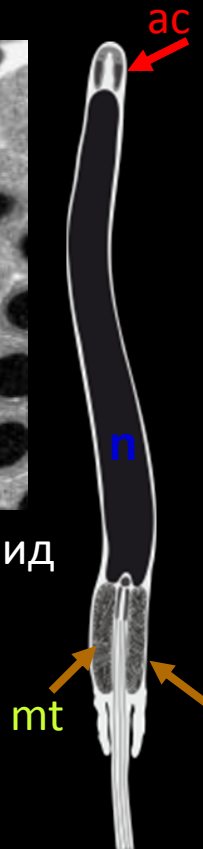
Ранняя сперматίδα



Поздняя сперматίδα



Зрелый сперматозоид  
**Ent-aquasperm**





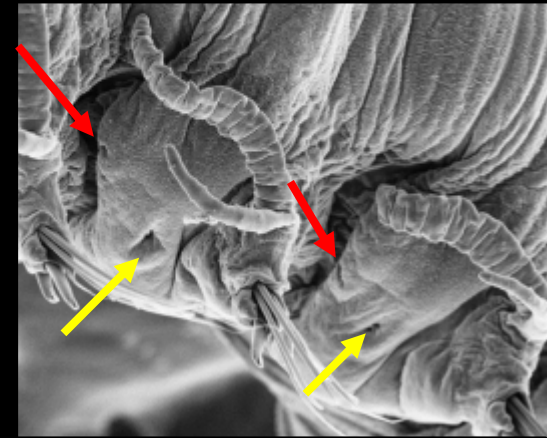
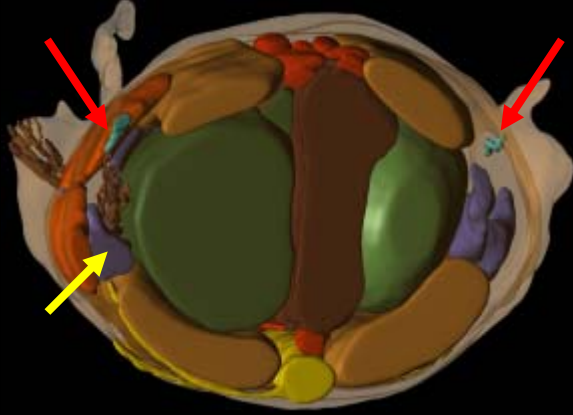
# Оплодотворение у *Mooreonuphis*

Семенные рецептакулы:

♀ genital segments

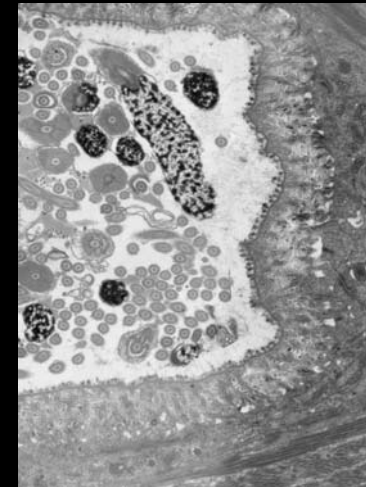
→ Метанефридии

→ Семенные рецептакулы



Парные дорзальные слепые карманы на генитальных сегментах самки

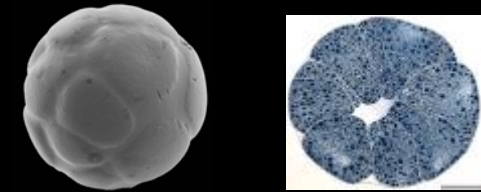
Оплодотворение проходит в трубке, куда самка откладывает яйца



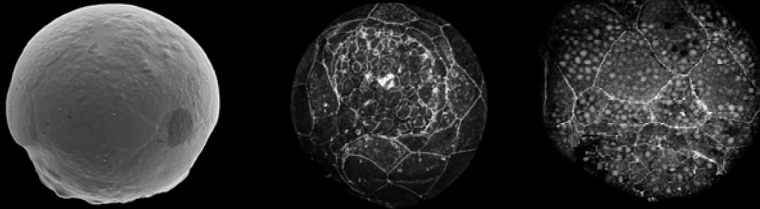
# Развитие у *Mooreonuphis*

Фаллоидин

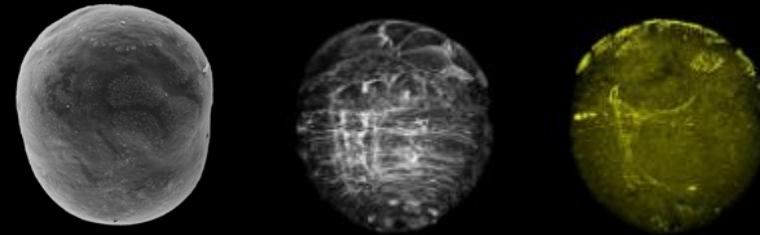
Ацетилированный  
альфа-тубулин



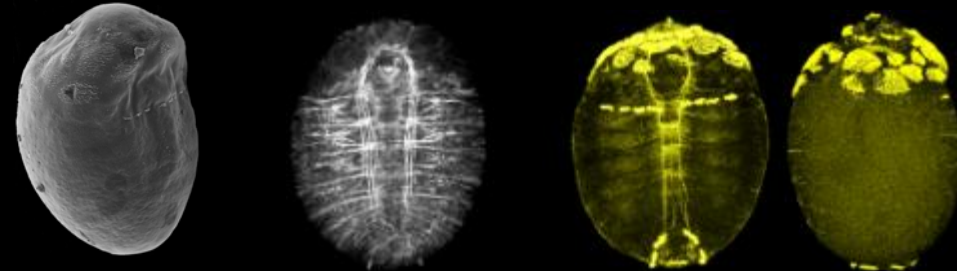
Blastula



Гаструляция



Внутренняя сегментация мускулатуры  
Апикальные ресничные поля,  
вентральная нервная цепочка



Наружная сегментация (вентральная)  
Окологлоточное нервное кольцо, ганглии  
брюшной нервной цепочки

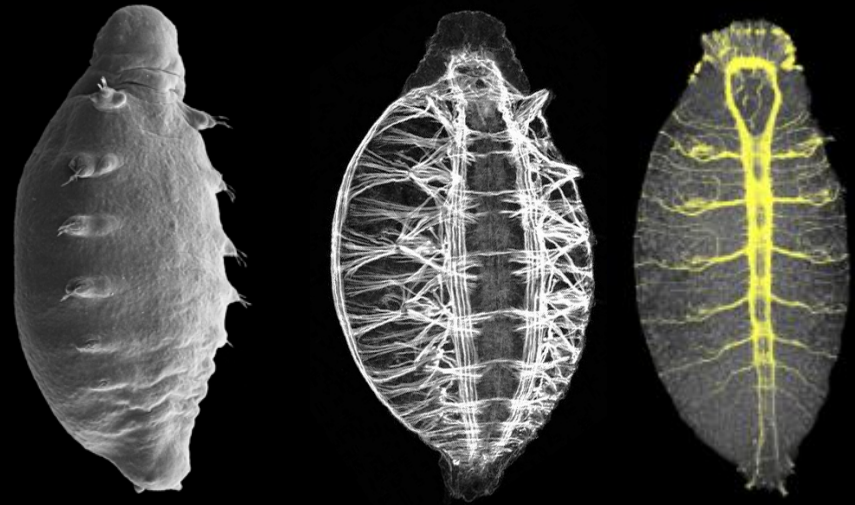


Развитие параподий, параподиальная  
и глоточная мускулатура  
Нервы сегментов

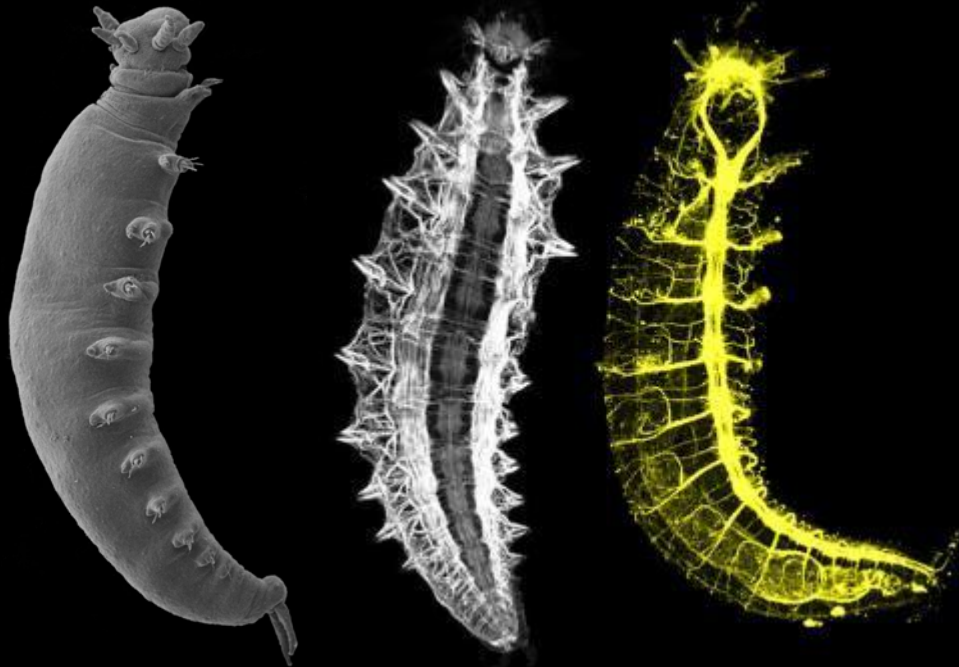
# Развитие у *Mooreonuphis*

Фаллоидин

Ацетилированный  
альфа-тубулин



Спинная продольная мускулатура,  
мышцы пароподий;  
Образование нефридиев



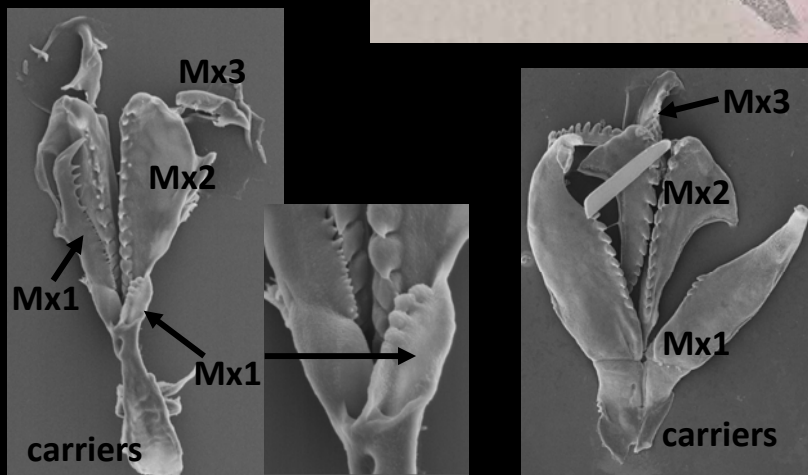
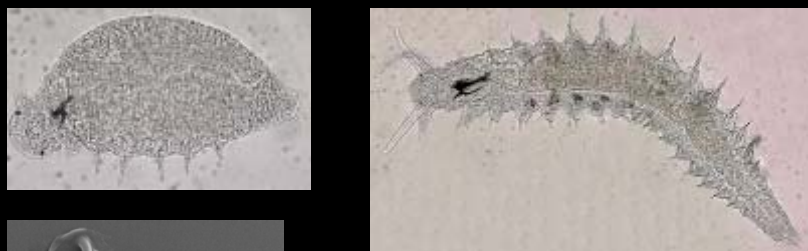
Весь желток переварен,  
образован полный комплект  
мышечных элементов;  
Развитие головного мозга,  
иннервация головных придатков

# Развитие челюстей у *Mooreonuphis*

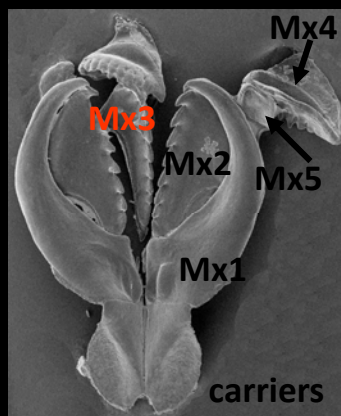
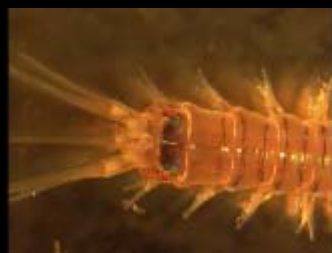
## МАКСИЛЛЫ

Смена типов максилл (по крайней мере 3 поколения)

Непитающиеся стадии внутри материнской трубки

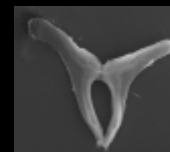


Питающиеся ювенили в окр. среде

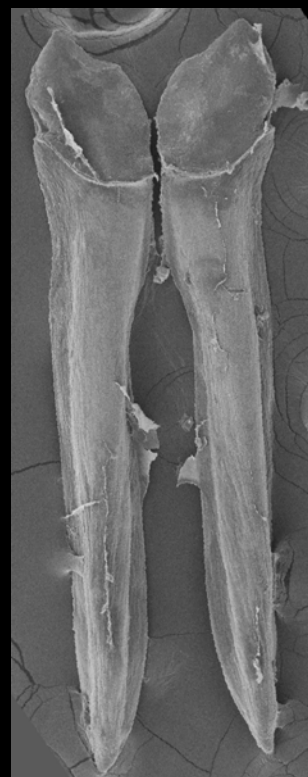


## МАНДИБУЛЫ

Растут в течение всей жизни



5-8-сегм.

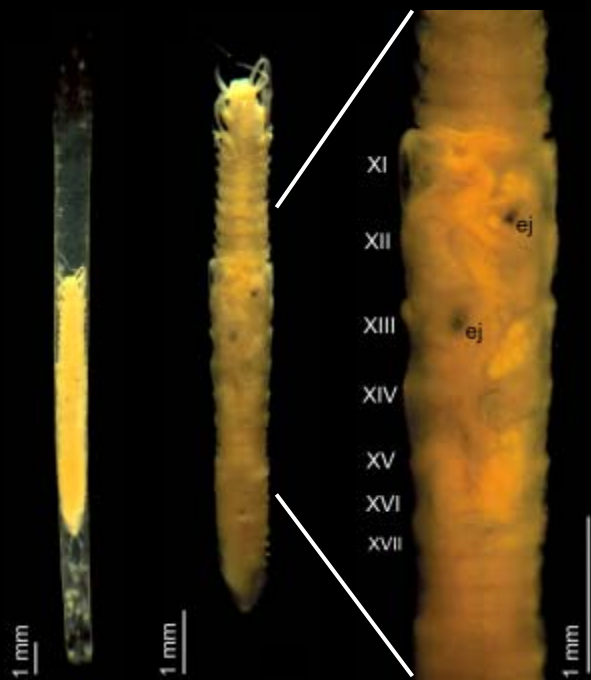


13-15-сегм.

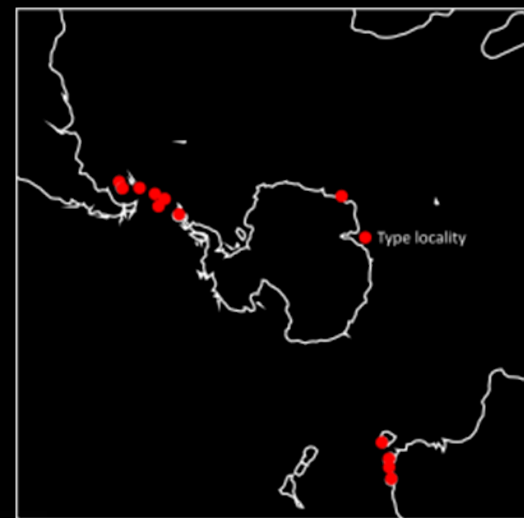
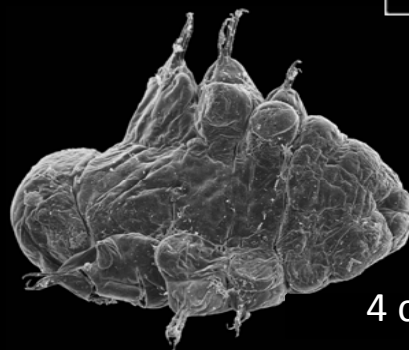
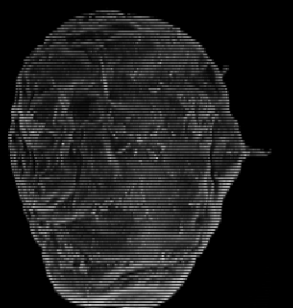
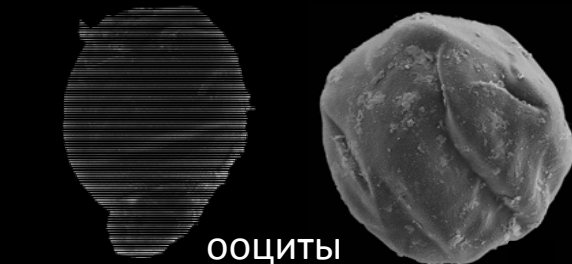
Взр.

# Живорождение

## *Leptoecia vivipara* (HYALINOECIINAE)



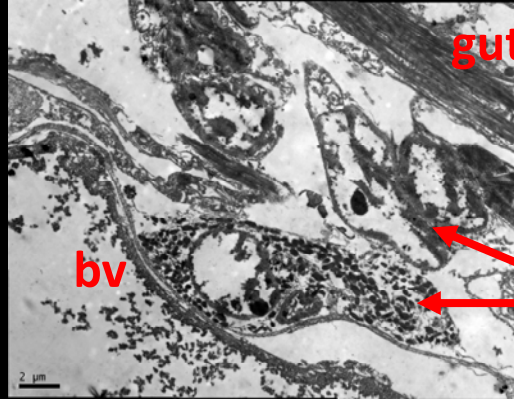
10-12 эмбрионов на разных стадиях развития (от ооцита до 13 сегментов)



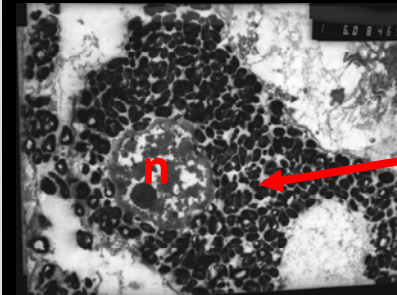
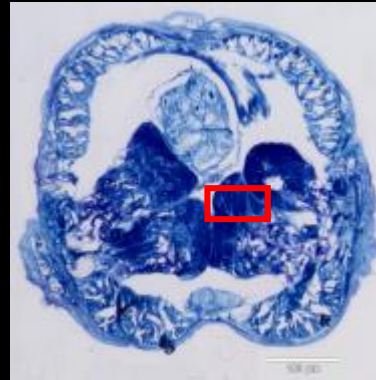
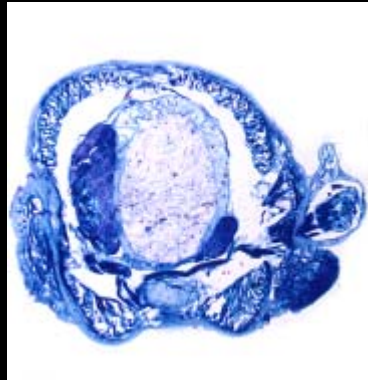
Циркум-антарктическое распространение  
363 – 4720 m

# Яичники и ооциты у *Leptoecia*

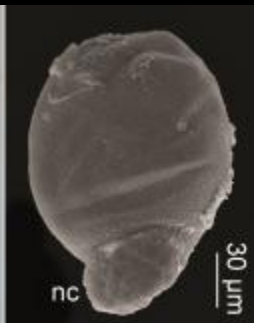
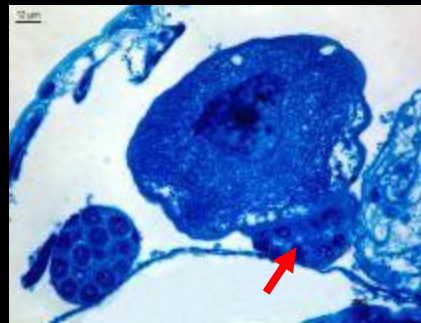
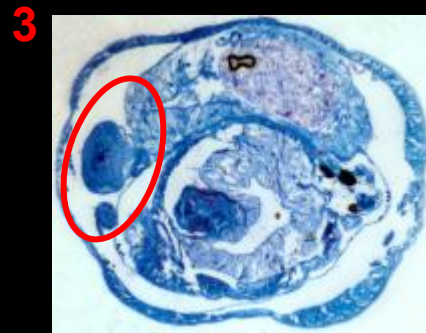
Компактные парные яичники в нескольких передних сегментах тела



Оогонии формируются между стенкой кишки и кровеносным сосудом

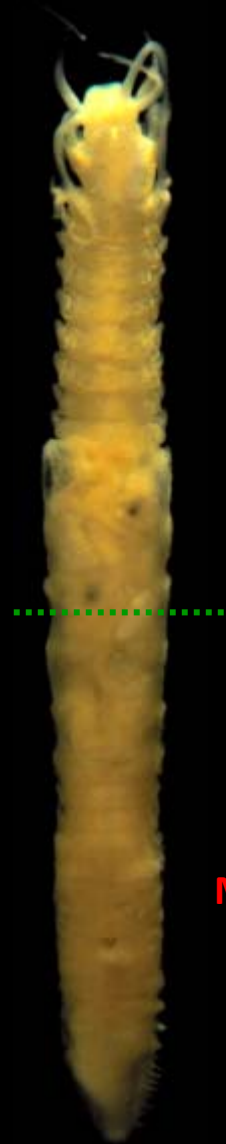


Ооцит с гранулами желтка

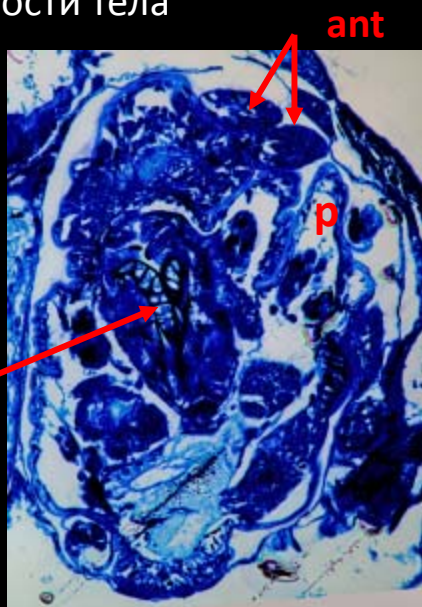


Одиночные ооциты в целомической полости с клетками-кормилками

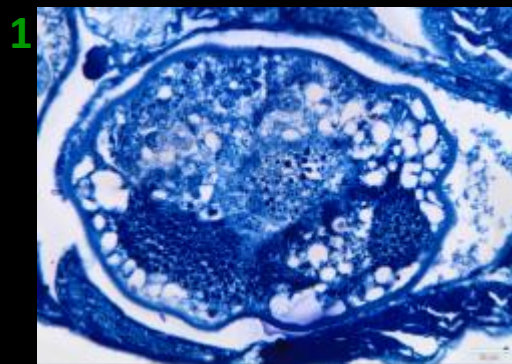
# Развитие у *Leptoecia*



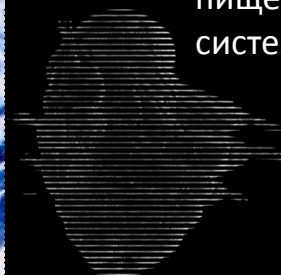
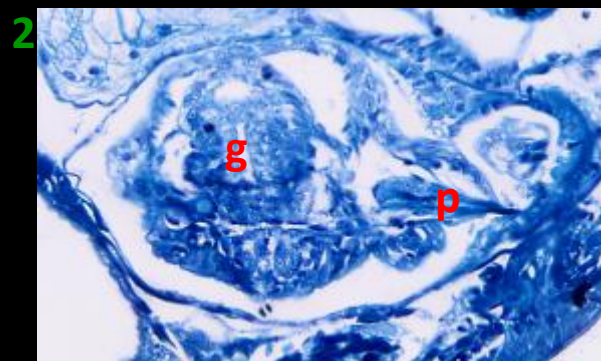
Три эмбриона в материнской полости тела



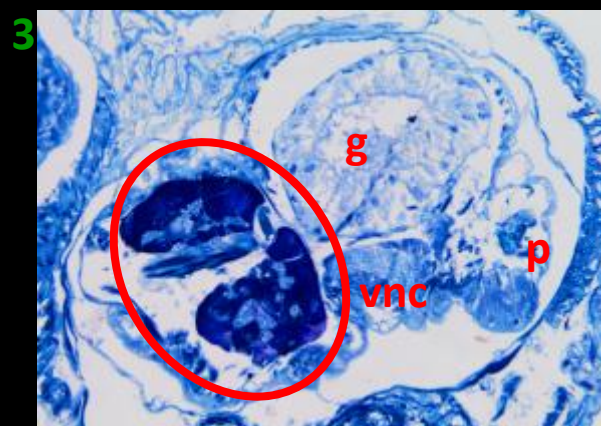
Продольный срез через глотку эмбриона



Недифференцированный эмбрион



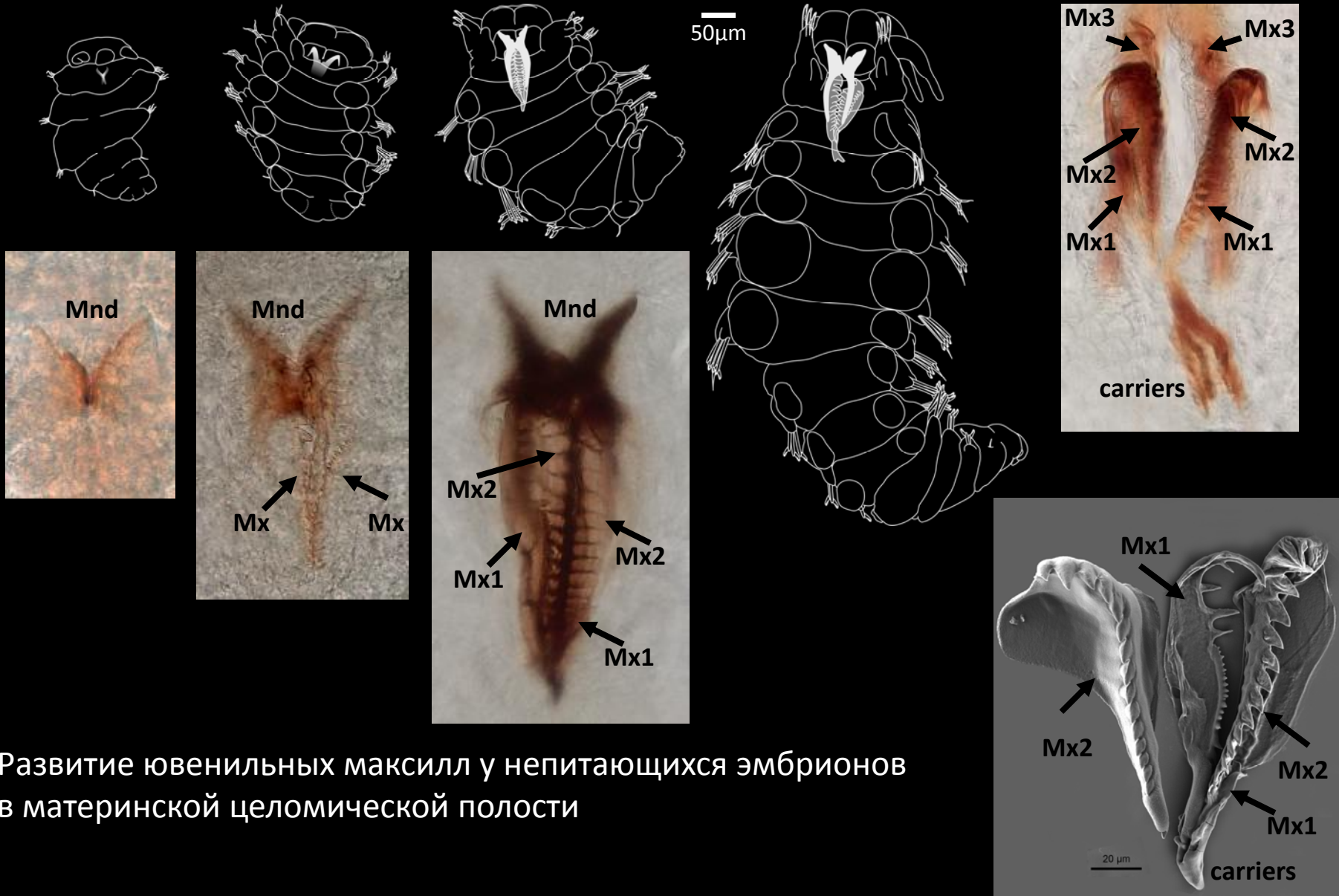
Развитие параподий и пищеварительной системы



Развитие челюстей и половой системы

**Эмбриональные яичники - ?**

# Развитие челюстей у *Leptoecia*



Развитие ювенильных максилл у непитающихся эмбрионов в материнской целомической полости