

Министерство науки и высшего образования Российской Федерации
Федеральное государственное автономное образовательное
учреждение высшего образования
«КАЗАНСКИЙ (ПРИВОЛЖСКИЙ) ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

ИНСТИТУТ ФУНДАМЕНТАЛЬНОЙ МЕДИЦИНЫ И БИОЛОГИИ
КАФЕДРА ЗООЛОГИИ И ОБЩЕЙ БИОЛОГИИ

Направление подготовки 06.03.01 Биология

ВЫПУСКНАЯ КВАЛИФИКАЦИОННАЯ РАБОТА
КАНАФИНОЙ МАДИНЫ МАРАТОВНЫ

ИЗУЧЕНИЕ ОТДЕЛЬНЫХ СТАДИЙ ОНТОГЕНЕЗА АРКТИЧЕСКОЙ
ПОГОНОФОРЫ *NEREILINUM MURMANICUM* (IVANOV, 1961)

Работа завершена:

«__» _____ 2020 г. *Канафина* (М. М. Канафина)

Работа допущена к защите:

Научный руководитель

Кандидат биологических наук, доцент

«__» _____ 2020 г. *Голиков* (А. В. Голиков)

Научный консультант

Кандидат биологических наук, вед. науч. сотрудник, МГУ

«__» _____ 2020 г. *Римская-Корсакова* (Н. Н. Римская-Корсакова)

Заведующий кафедрой

Кандидат биологических наук, доцент

«__» _____ 2020 г. _____ (Р. М. Сабиров)

Казань – 2020

СОДЕРЖАНИЕ

РЕФЕРАТ.....	4
ВВЕДЕНИЕ	5
ЦЕЛИ И ЗАДАЧИ.....	6
1. ФИЗИКО-ГИДРОЛОГИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ БАРЕНЦЕВА МОРЯ.....	8
1.1. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ	8
1.2. ГИДРОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА.....	11
1.3. ГИДРОХИМИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ.....	18
2. БИОЛОГИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ ТАКСОНА SIBOGLINIDAE.....	19
2.1. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ И ФОРМИРОВАНИЯ ВЗГЛЯДОВ О ТАКСОНОМИИ SIBOGLINIDAE.....	19
2.2. ОСНОВНЫЕ ЧЕРТЫ МОРФОЛОГИИ SIBOGLINIDAE.....	26
2.2.1. ВНЕШНЕЕ СТРОЕНИЕ.....	26
2.2.2. ОБЩИЙ ПЛАН ВНУТРЕННЕГО СТРОЕНИЯ.....	31
2.2.3. ОСОБЕННОСТИ ПИТАНИЯ	35
2.3. РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ И РАЗВИТИЕ.....	40
2.3.1. РАЗВИТИЕ FRENULATA	42
2.2.3. РАЗВИТИЕ VESTIMENTIFERA	52
3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ	59
3.1. МАТЕРИАЛЫ	59
3.2. МЕТОДЫ ОБРАБОТКИ	61
4. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ.....	66
4.1. ИЗУЧЕНИЕ ВЗРОСЛЫХ ОСОБЕЙ <i>NEREILINUM MURMANICUM</i> ...66	
4.1.1. ВНЕШНЯЯ МОРФОЛОГИЯ <i>NEREILINUM MURMANICUM</i>66	
4.1.2. СТРОЕНИЕ ПОСТАНУЛЯРНОГО ОТДЕЛА МЕТАСОМЫ И ТРОФОСОМЫ.....	69
4.2 ОПИСАНИЕ СТАДИЙ РАЗВИТИЯ <i>NEREILINUM MURMANICUM</i> ...72	
4.2.1. ОПИСАНИЕ ЭМБРИОНОВ.....	72
4.2.2. ОПИСАНИЕ ЛИЧИНОЧНЫХ СТАДИЙ.....	73
4.2.3. ОПИСАНИЕ ЮВЕНИЛЬНЫХ СТАДИЙ	77

4.3. ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИИ <i>NEREILINUM MURMANICUM</i>	78
5. ОБСУЖДЕНИЕ	79
6. ВЫВОДЫ.....	83
7. БЛАГОДАРНОСТИ.....	85
8. СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	86

РЕФЕРАТ

Ключевые слова: Арктика, Баренцево море, Annelida, Pogonophora, Siboglinidae, Frenulata, *Nereilinum murmanicum*, морфология, трофосома, бактерии-симбионты, онтогенез, стадии развития, личинки-нектосомы.

Исследована морфология взрослых стадий *Nereilinum murmanicum* и пересмотрена сегментация тела в связи с включением Siboglinidae в тип Annelida. Тело взрослых червей состоит из: головной лопасти (протосома), переднего отдела (мезосома), туловища (метасома) и сегментов опистосомы (более 5). Наиболее длинным отделом является метасома, в постаннулярном участке которой расположен орган симбиотрофного питания – трофосома.

Произведено исследование строения постаннулярного отдела тела и трофосомы взрослых червей на тонком и ультратонком уровнях. Эпителий постаннулярного отдела однослойный, сверху покрыт кутикулой. Мускулатура данного отдела развита слабо. Центральную часть занимает сквозная трофосома, покрытая с наружной стороны перитонеальным эпителием. Трофосома образована клетками-бактериоцитами, внутри которых располагаются палочковидные бактерии-симбионты.

Описано строение ранних и личиночных стадий развития. Эмбрионы крупные, могут превышать по размерам эмбрионы других френулят. Ранние личинки несут прототрох, напоминает трохофору аннелид. Поздние личинки выглядят как нектосомы аннелид, несут 2 ресничных шнура и 2 пары опистосомальных хет, но не имеют пароподий. Ювенильные особи имеют такую же сегментацию, как и взрослые, отличаются меньшими размерами тела. Ювенили живут в собственных трубках и имеют развитую трофосому.

Выпускная квалификационная работа состоит из 94 страниц, включает 21 рисунок и 1 таблицу. Список литературы включает 98 источников, 75 из которых на иностранном языке.

По теме выпускной квалификационной работы имеется 4 публикации.

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность исследования. Погонофоры – удивительные морские существа, обладающие тонким нитевидным телом, заключенным в плотную хитиновую трубку (Иванов, 1960; Southward et al., 2005). Погонофоры могут обитать на таких глубинах, куда не проникает солнечный свет, где наблюдаются стабильно низкие концентрации кислорода и высокие концентрации сероводорода, метана и тяжелых металлов. При этом поселения погонофор могут занимать колоссальные площади морского дна (Малахов, 1997; Southward et al., 2005). В таких условиях животные в основном питаются органикой «сверху», но у взрослых представителей погонофор полностью отсутствуют органы пищеварительной системы. Вместо этого у них развивается уникальный орган трофосома, клетки которой содержат хемоавтотрофных бактерий-симбионтов. Бактерии в трофосоме используют энергию, полученную при окислении восстановленных соединений серы (поставляемых кровеносной системой червя), для фиксации углекислого газа, тем самым производя органические соединения. Впоследствии органические соединения переносятся в окружающие клетки животных и поддерживают жизнь животного (Southward, 1982, 1986; Eichinger et al, 2013). Адаптации к таким условиям жизни естественным образом повлияли на план строения данных животных, скрывая общие черты филогенетически близких групп, и тем самым долгое время мешали понять систематическое положение погонофор (Малахов, 1997; Southward, 1999; Southward et al. 2005).

С момента своего открытия (Caullery, 1914), таксономический ранг погонофор постоянно изменялся: они были и классом, и самостоятельным типом, их приравнивали к вторичноротым и сближали с полухордовыми, и с форонидами (Johanson, 1937, 1939; Иванов, 1960; Southward et al., 2005). Последние данные молекулярно-кладистического анализа позволили поместить погонофор в систему кольчатых червей в качестве подсемейства Siboglinidae в кладе Sabellida. Однако морфология и анатомия погонофор в

свете понижения статуса с типа до подсемейства так и не была окончательно пересмотрена. Кроме того, положение погонофор в типе аннелид все еще является неустойчивым, не разработана система бывших классов и семейств типа погонофор в рамках типа аннелид (Rouse, Fauchald, 1997, Southward et al, 2005; Rousset et al, 2004; Hilario et al, 2011).

Несмотря на то, что погонофоры с самого открытия стали довольно популярным объектом для разнообразных исследований, все еще остаются достаточно слабо изученные аспекты морфологии, эмбриологии и экологии, в частности, это касается представителей арктических френулят (Southward, 1982, 1986; Southward, et al. 2005; Малахов, 1997; Hilario, 2011). Особенную актуальность имеют вопросы, посвященные онтогенезу и жизненному циклу френулят, к которым принадлежит изучаемая нами *Nereilinum murmanicum*. Большая часть развития френулят происходит в материнской трубке до формирования пост-ларвальной оседающей стадии. В связи с этим, остается неразрешенным вопрос о типе жизненной формы личинок френулят, их питании и заражении бактериями, способе закладки трофосомы и времени ее формирования.

Таким образом, тщательное изучение онтогенетического развития погонофор поможет прояснить не только вопросы морфологии и анатомии, которые все еще остались не изучены для многих представителей погонофор, но также выяснить формирование уникальных особенностей, приобретенных предками погонофор в процессе эволюции. Более того, такие исследования могут помочь понять филогенетическое положение погонофор.

Цели и задачи. Целью данного исследования является изучение строения и формирования трофосомы, органа симбиотрофного питания, в онтогенезе погонофоры *Nereilinum murmanicum*

Для достижения этой цели поставлены следующие задачи:

1. Исследовать внешнюю морфологию и анатомию взрослых особей погонофоры *Nereilinum murmanicum*;
2. Изучить строение эмбриональных стадий развития, личинок и ювенилей *Nereilinum murmanicum*;
3. Исследовать гистологию и произвести морфометрические промеры постаннулярного отдела метасомы и трофосомы органа симбиотрофного питания;
4. Исследовать ультраструктуру трофосомы и ее клетки-бактериоциты с помощью электронной микроскопии.

6. ВЫВОДЫ

1. Исследована организация взрослых особей погонофоры *Nereilinum turmanicum*. Тело взрослых особей включает: головную лопасть (протосома), передний отдел (мезосома), туловище (метасома) и несколько сегментов опистосомы. Последняя встречается на фиксированных объектах довольно редко, в связи с повышенной ломкостью. Наиболее длинным отделом тела является метасома, состоящая из преаннулярного и постаннулярного участков.
2. Описано строение ранних стадий жизненного цикла погонофоры *N. turmanicum*. Эмбрионы *N. turmanicum* крупные, могут превышать по размерам эмбрионы других френулят. Ранняя стадия личинок по размерам соответствует эмбрионам и несет прототрох. Ее облик представляет собой трохофору кольчатых червей. Более поздняя личиночная стадия представляет собой нектосому кольчатых червей, в движении которой принимает участие мускулатура тела. Параподии отсутствуют, имеются два ресничных шнура, прототрох и телотрох, и две пары щетинок. Туловищный сегмент обособлен от опистосомы.
3. Ювенильные особи похожи на взрослых особей, но отличаются от них малыми размерами и некольчатым строением трубки. В онтогенезе *N. turmanicum* трофосома появляется на стадии ювенили, тогда как на ранних стадиях жизненного цикла трофосома отсутствует.
4. Исследовано строение постаннулярного отдела взрослых и ювенильных особей погонофоры *N. turmanicum*. Покровы постаннулярного отдела погонофоры включают одноклеточный эпителий с плотным слоем кутикулы. Под эпителием находятся слои плохо развитой кольцевой мускулатуры и продольной мускулатуры. Вентральные продольные пучки мышц особенно хорошо развиты. Центральную часть постаннулярного отдела занимает трофосома, представляющая собой извитой цилиндрический тяж, пролегающий между аннулой и началом опистосомы. Трофосома сквозная, несет центральную полость.

5. С помощью электронной трансмиссионной микроскопии показано, что трофосома образована клетками бактериоцитами, окруженными перитонеальным эпителием. Бактериоциты имеют плохо различимые границы и небольшие ядра с большим количеством гранул гетерохроматина. Внутри бактериоцитов располагаются группы вытянутых палочковидных сероводородокисляющих бактерий. Бактерии окружены многослойными и однослойными гранулами.