

ОРИГИНАЛЬНАЯ СТАТЬЯ

УДК 591.142.2:591.4:591.8

doi: 10.26907/2542-064X.2021.4.655-672

**ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ И ЭКОЛОГИЯ
АРКТИЧЕСКОЙ ПОГОНОФОРЫ *Nereilinum murmanicum* Ivanov,
1961 (Siboglinidae, Annelida)**

М.М. Канафина¹, Р.И. Габидуллина², Н.Н. Римская-Корсакова¹,
Д.В. Захаров^{3,4}, Р.М. Сабиров², А.В. Голиков²

¹Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,
г. Москва, 119991, Россия

²Казанский (Приволжский) федеральный университет, г. Казань, 420008, Россия

³Полярный филиал Всероссийского НИИ рыбного хозяйства и океанографии,
г. Мурманск, 183038, Россия

⁴Мурманский морской биологический институт РАН, г. Мурманск, 183010, Россия

Аннотация

Исследована внешняя и внутренняя морфология взрослых стадий *Nereilinum murmanicum* Ivanov, 1961. В связи с включением таксона Siboglinidae в тип Annelida пересмотрены принятые в современной зоологической науке представления о сегментации тела погонофор данного вида, в том числе впервые описана опистосома. Кроме того, у взрослых червей проанализированы особенности организации постаннулярного отдела тела и трофосомы на тонком и ультратонком уровнях. На основе данных о строении и расположении трофосомы сделано предположение о ее энтодермальном происхождении. Рассмотрены основные морфологические признаки ранних и личиночных стадий развития. Установлено, что ранние личинки напоминают трохофор аннелид. Поздние личинки близки по своему общему плану строения к поздним метатрохофорам аннелид, лишены пароподий. Ювенильные особи похожи на небольших взрослых червей, не имеют личиночных черт. Получены новые данные по экологии *N. murmanicum* (увеличен диапазон глубин обитания) и уточнены границы ареала ее распространения в Баренцевом море. Показано распределение численности вида в Баренцевом море (30–40 экз./м² на большей части изученной акватории, до 72–113 экз./м² в отдельные годы на некоторых участках).

Ключевые слова: Баренцево море, Annelida, Siboglinidae, Frenulata, *Nereilinum murmanicum*, морфология, трофосома, бактерии-симбионты, онтогенез

Введение

Представители таксона Siboglinidae (Annelida) – уникальные морские черви, поселения которых могут занимать колоссальные площади морского дна даже в условиях стабильно низкой насыщенности водной среды кислородом, а также высоких концентраций сероводорода, метана и тяжелых металлов [1, 2]. У взрослых зибоглинид полностью отсутствуют органы пищеварительной системы. Их жизнедеятельность поддерживается за счет симбиоза с хемоавтотрофными бактериями, населяющими специализированный орган симбиотрофного питания – трофосому. У всех известных зибоглинид в трофосоме присутствуют сульфидо-

кисляющие симбионты, за исключением *Siboglinum poseidoni* Flügel & Langhof, 1983 [3] и *Oligobrachia haakonmosbiensis* Smirnov, 2000 [4], для трофосомы которых характерны метаноокисляющие бактерии. Окисляя восстановленные соединения серы (или метана), поставляемые кровеносной системой червя, бактериальные симбионты получают энергию для фиксации углекислого газа и синтеза органических соединений. Впоследствии органические соединения разносятся по кровеносной системе в окружающие клетки животного-хозяина [5–7].

Адаптации к таким условиям жизни естественным образом повлияли на план строения зибоглинид, скрывая общие черты филогенетически близких групп, и тем самым долгое время мешали правильному пониманию их систематического положения [1, 2, 8]. С момента открытия погонофор Морисом Коллери в 1914 г. [9] их таксономический ранг постоянно изменялся: они были и классом, и самостоятельным типом; их приравнивали к вторичноротым и сближали с полухордовыми и фороидами [2, 10, 11]. Последние данные молекулярно-кладистического анализа позволили поместить погонофор в систему кольчатых червей в качестве подсемейства Siboglinidae в кладе Sedentaria [12, 13]. Однако морфология и анатомия зибоглинид, в особенности френулят, в свете понижения статуса с типа до подсемейства так и не была окончательно пересмотрена. Ряд исследователей подтверждают сестринское положение френулятных погонофор (Frenulata) по отношению к остальным группам внутри Siboglinidae (Monilifera: Vestimentifera + Sclerolinum; Osedax) [14–17]. Вышесказанное позволяет утверждать, что френуляты являются ключевой группой для изучения эволюции зибоглинид и установления филогенетического положения зибоглинид на общем древе аннелид.

Особенную актуальность имеют вопросы, посвященные онтогенезу и жизненному циклу френулятных погонофор, к которым принадлежит и вид *Nereilinum turmanicum* Ivanov, 1961, ставший объектом нашего исследования. Развитие френулят происходит в материнской трубке вплоть до постларвальной оседающей стадии. В связи с этим остаются неразрешенными вопросы о типе жизненной формы личинок френулят, их питании и заражении бактериями, способе закладки трофосомы и времени ее формирования [1, 2, 5, 6, 17]. Изучение онтогенеза зибоглинид поможет разрешить сомнения, связанные с морфологией и анатомией многих представителей погонофор, а также прояснить процесс формирования уникальных особенностей, приобретенных ими в процессе эволюции. Более того, такие исследования способны пролить свет на филогенетическое положение зибоглинид.

Целью настоящей работы являлось изучение внешней морфологии взрослых, ранних и личиночных стадий развития *N. turmanicum* и внутренней морфологии взрослых особей данного вида с акцентом на детальное описание строения и формирования трофосомы в онтогенезе, а также уточненное описание вида в рамках таксона Annelida. Приведены новые сведения по экологии *N. turmanicum* и впервые произведена оценка численности погонофор этого вида в Баренцевом море.

Материалы и методы

Материалом для работы послужили особи арктической погонофоры *N. turmanicum*, собранные в рамках программы бентосной съемки Баренцева моря научно-исследовательскими судами Полярного филиала ФГБНУ «ВНИРО»

(«ПИНРО» им. Н.М. Книповича, г. Мурманск) с августа 2003 г. по июль 2019 г. В качестве орудия лова использовали дночерпатель ван-Вина с площадью захвата 0.1 м^2 . Погонофоры были найдены на различных широтах ($69^{\circ}50' - 78^{\circ}03' \text{ NN}$; $16^{\circ}25' - 51^{\circ}01' \text{ EE}$) в диапазоне глубин от 75.2 до 375 м. Полученные пробы фиксировали в 4%-ном формалине.

Всего изучены 299 ювенильных и взрослых особей, 128 эмбрионов на стадии дробления, 7 трохофороподобных личинок и 170 личинок на стадии поздней метатрохофоры: структуру трофосомы исследовали у 14 особей на тонком и ультратонком уровнях с помощью световой и трансмиссионной электронной микроскопии. Препараты для световой микроскопии изготавливались по стандартной методике: дегидратация этиловыми спиртами возрастающих концентраций; пропитка раствором спирта и толуола, толуолом и раствором толуола и заливочной среды Histomix; заливка в Histomix. Нарезку парафинового блока осуществляли на ротационном микротоме Carl Zeiss Нурах М325 (Carl Zeiss AG, Германия). Полученные гистологические срезы окрашивали гематоксилин-эозином и методом Маллори. Микроскопирование гистологических препаратов проводилось на микроскопах Carl Zeiss Primo Star (Carl Zeiss AG, Германия) и Carl Zeiss Axio Imager A2 (Carl Zeiss AG, Германия). Препараты для трансмиссионной микроскопии промывали от фиксатора (4%-ный формалин), пропитывали фосфатным буфером, глутаровым альдегидом и 1%-ным раствором OsO_4 , после чего проводили через растворы этанола возрастающих концентраций, пропитывали ацетоном и смесью ацетона с эпоксидной смолой (Epon 812), в которую затем заливали. Патроны микроскопировали на электронном микроскопе JEOL JEM 100 CX (JEOL Ltd., Япония). Полутонкие срезы окрашивали метиленовой синью. Внешняя морфология была изучена с помощью растровой электронной микроскопии на РЭМ Hitachi TM-1000. Пробоподготовка материала для РЭМ включала: двухэтапную фиксацию в 2.5%-ном глутаральдегиде и 1%-ном OsO_4 , дегидратацию этанолом и ацетоном, высушивание в критической точке и напыление смесью тяжелых металлов. Фотографии внешнего вида погонофор были сделаны на цифровом видеомикроскопе Hirox KH-7700 (Hirox Europe, Франция). Статистическую обработку и анализ данных выполняли с помощью программ Microsoft Office Excel 2007 и Past 3.15. Работа с графическими изображениями проводилась в программах Adobe Photoshop CS6, AxioVision Rel. 4.8 и ImageJ.

Результаты

1. Морфологические исследования взрослых особей

1.1. Внешняя морфология. Взрослые особи *N. murmanicum* обладают тонким нитевидным телом, до 105 мм в длину и не более 0.3 мм в ширину, которое сегментировано и состоит из: головной лопасти (протосомы), передней части (мезосомы), туловища (метасомы) и сегментированной опистосомы.

Головная лопасть. Дистальный конец головной лопасти имеет треугольную форму и уплощен в дорсо-вентральном направлении. Проксимальный конец цилиндрический. Длина головной лопасти может превышать ширину в десятки раз: длина варьирует в диапазоне 0.20–0.91 (0.47 ± 0.03) мм, в то время как ширина составляет 0.04–0.24 (0.11 ± 0.01) мм. С дорсальной стороны от переднего конца головной лопасти отходит пара тонких и очень длинных щупалец, которые часто

ломаются у фиксированных животных. Пиннулы на щупальцах отсутствуют. Щупальца полые, внутри них проходит целомический канал. Ширина щупалец составляет 0.01–0.09 (0.04 ± 0.003) мм.

Передний отдел. Первый отдел тела сжат в дорсо-вентральном направлении, имеет цилиндрическую форму. Его длина (0.24–1.29 (0.57 ± 0.04) мм) также значительно превышает ширину (0.04–0.29 (0.11 ± 0.01) мм). За головной лопастью на переднем конце тела расположена уздечка (френулом), образованная соединенными на брюшной стороне утолщенными участками кутикулы (кутикулярными киями). Кили окрашены преимущественно в темно-коричневые, буроватые тона, на вентральной стороне проходят прямо, а на дорсальной образуют V-образный изгиб. Ниже уздечки располагаются железистые полосы, тянущиеся вплоть до туловища и вырабатывающие секрет для постройки трубки.

Туловище. Туловище является вторым и самым длинным отделом тела у всех френулятных погонофор. Между передним отделом и туловищем имеется небольшая выпуклая бороздка (диафрагма). Туловище состоит из преаннулярного и постаннулярного участков, различающихся по структуре. Ширина преаннулярной части 0.03–0.25 (0.09 ± 0.01) мм. В преаннулярном отделе туловища выделяют метамерную и неметамерную области. На дорсальной стороне метамерного отдела располагаются валики, на каждом из которых находится ряд папилл с кутикулярными бляшками. Между валиками залегает дорсальный желобок. В начале туловища могут быть участки скопления железистых папилл. В неметамерной части папиллы разбросаны беспорядочно. Ширина постаннулярной части туловища 0.03–0.21 (0.08 ± 0.01) мм. Преаннулярный и постаннулярный отделы туловища разграничены парой вентральных поясков, имеющих форму полуколец, покрытых щетинками. Перед поясками располагается зона сгущения папилл. В постаннулярном отделе туловище резко сужается, сквозь эпидермис просвечивает трофосома. На дорсальной стороне можно обнаружить конические темно-коричневые папиллы, расположенные приблизительно через равные промежутки, а на вентральной стороне находятся железистые щитки.

Опистосома. Последний отдел тела, опистосома, зарегистрирован у *N. turmanicum* впервые (рис. 1, а). Из 299 экземпляров опистосома была найдена только у двух взрослых особей из сентябрьских сборов 2006 г., а также у большинства ювенильных особей. Данный сегмент редко встречается в сборах ввиду его высокой травматичности при отборе проб: он часто отрывается от туловища и остается в части трубки, хорошо укоренившейся в грунте. Опистосома представляет собой самый короткий отдел тела, имеющий форму близкую к овалу: его длина составляет 0.33–0.83 (0.58 ± 0.25) мм и ширина 0.07–0.11 (0.09 ± 0.02) мм. Опистосома изгибается подобно постаннулярному участку туловища и включает более пяти сегментов, однако подсчитать точное количество сегментов не представляется возможным.

Трубка. Тело заключено в хитиновую трубку цилиндрической формы. Диаметр трубки составляет около 0.2–0.33 мм. Трубка открыта с одного конца, другим концом она прикрепляется к субстрату. Цвет трубки внутри вида может изменяться от желтого до коричневого. У *N. turmanicum* трубка лишена сегментов. Ее передний конец довольно мягкий, напоминает прозрачную пленку, остальная поверхность имеет кольчатость. Кольца коричневого цвета: в начале

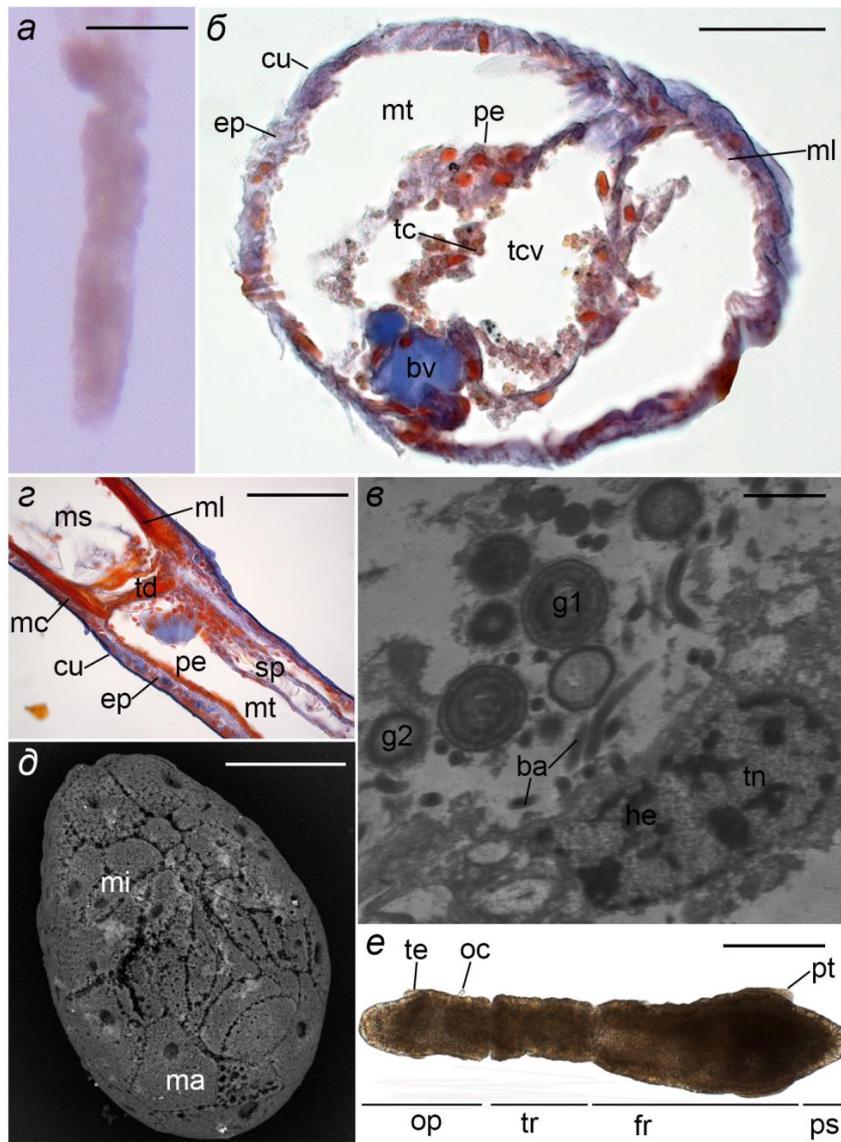


Рис. 1. Функциональная морфология различных стадий развития погонофгоры *Nereilinum turmanicum* Ivanov, 1961: а) опистосома; б) поперечный срез постаннулярной части туловища; в) ультратонкое строение трофосомы; г) продольный срез в области соединения переднего отдела и туловища; д) эмбрион; е) личинка на стадии поздней метатрохофоры. Обозначения: ба – бактерии; bv – кровеносный сосуд; cu – кутикула; ep – эпителий; fr – передний отдел тела; g1 – гранулы первого типа; g2 – гранулы второго типа; he – гетерохроматин; ma – макромер; mc – кольцевая мускулатура; mi – микромер; ml – продольная мускулатура; ms – целом переднего отдела тела; mt – целом туловища; oc – опистосомальные щетинки; op – опистосома; pe – перитонеальный эпителий; ps – головная лопасть; pt – прототрох; sp – семяпровод со сперматофорами; tc – бактериоциты; tcv – внутренняя полость трофосомы; td – поперечная мускульная диафрагма; te – телотрох; tn – ядро бактериоцита; tr – туловище. Шкала: а, б, г, д – 100 мкм; в – 2 мкм; е – 200 мкм

трубки кольца более светлые, ближе к заднему концу становятся темнее. Ширина колец соответствует ширине трубки. Промежутки между кольцами бесцветные и морщинистые. Секрет для постройки трубки выделяется одноклеточными (железистыми эпидермальными клетками) и многоклеточными тубипарными железами. Рост трубки происходит с обоих концов [18].

Передние части трубок, в которых были обнаружены личинки и яйца, имеют более плотные стенки и более темную окраску в темно-оранжевые или темно-бурые тона. У некоторых особей на переднем конце трубки были обнаружены целые поселения Foraminifera.

1.2. Внутреннее строение. Снаружи тело *N. turmanicum* покрыто плотным слоем **кутикулы**, прилегающей к эпителию (рис. 1, б, з). **Эпителий** однослойный, образован кубическими клетками с крупными, чаще всего вытянутыми темноокрашенными ядрами, хорошо заметными при окраске метиленовой синью и гематоксилин-эозином (рис. 1, б, з). На ультратонком уровне хорошо видно, что стенки эпителиальных клеток неровные, плотно прилегают друг к другу. Внутри клеток можно заметить множество небольших темных гранул. **Базальная пластинка** представляет собой тонкий бесструктурный белковый слой. Далее располагаются **мышечные волокна** (продольные и кольцевые) (рис. 1, б, з). В головной лопасти присутствует только тонкий слой кольцевой мускулатуры. Наиболее хорошо мускулатура развита в переднем отделе. Кольцевая мускулатура переднего отдела представлена рядами клеток, отличающихся хорошо оформленными ядрами. Под ней лежат мощные слои продольной мускулатуры, ядра которой могут быть вынесены в полость тела. В районе перехода из переднего отдела в туловище образуется довольно широкий поперечный мускульный валик, который во внешней морфологии соответствует диафрагме (рис. 1, з). Стоит отметить, что в туловище, а особенно в его постаннулярном отделе, мускулатура в целом развита очень слабо. Сохраняются и кольцевая, и продольная мускулатура, имеющая более толстые слои на вентральной стороне. Деградация мышечных слоев в туловище связана, скорее всего, с тем, что погонофоры редко используют данный сегмент для движения, обычно он всегда располагается неподвижно в трубке.

Целомы. *N. turmanicum* имеет целомы щупалец, головной лопасти, переднего конца тела, туловища, половые целомы и целом. В целоме головной лопасти находятся два боковых кровеносных сосуда, которые ближе к заднему концу головной лопасти сливаются и выполняют роль сердца. В сердце содержатся мышечные волокна. С дорсальной стороны к сердцу примыкает перикардий. От непарного целома головной лопасти отходят целомические каналы в щупальца. Целомы переднего конца тела и туловища образованы парными целомическими мешками, на мезентериях которых подвешены два главных кровеносных сосуда: брюшной и спинной. Последний, как правило, в несколько раз крупнее (рис. 1, б). И дорсальный, и вентральный сосуды снаружи окружены слоем мышечных клеток. Главные сосуды соединяются сосудами трофосомы и опистосомы. Целомическая полость переднего конца тела изнутри выстлана тонким слоем перитонеальных эпителиоцитов. Внутри целомических полостей переднего конца тела и туловища имеются грушевидные тубипарные железы.

Они состоят из секретирующих клеток, богатых микровиллями, производящими секрет для постройки трубки. Органы половой системы располагаются в туловище. У самцов в передней части метамерной области туловища располагались семяпроводы, набитые сперматофорами (рис. 1, з). Строение сперматофоров соответствовало ранее описанному для данного вида [19]. Максимальное отмеченное количество сперматофоров на срезе – 23. У самок в передней части метамерного туловищного отдела находились яйцеводы. Зрелые ооциты были отмечены у нескольких особей в неметамерном отделе. Они имели вытянутую форму и занимали большую часть туловища.

Центральную часть постаннулярного отдела занимает **трофосома** (рис. 1, б, в). Ширина трофосомы 0.03–0.18 (0.08 ± 0.003) мм. Ее объем определялся по площади полого цилиндра и составил 0.001–0.120 мм³. Она имеет вид извитой нити с внутренней центральной полостью, аналогичной кишечной полости. Снаружи трофосома покрыта перитонеальным эпителием. Клетки перитонеального эпителия неправильной формы, с крупными круглыми ядрами. В данных клетках содержится множество многослойных гранул, в которых предположительно могут накапливаться минералы, металлы, гликоген [5, 6], благодаря чему трофосома приобретает темный цвет. С внутренней стороны полость трофосомы выстлана специализированной рыхлой тканью, в клетках которой располагаются скопления сероводородоксиляющих симбиотических **бактерий** [5] (рис. 1, в). По данным электронной микроскопии бактерии имеют продолговатую палочковидную форму, их длина варьирует в диапазоне 0.95–2.10 (1.50 ± 0.16) мкм, а диаметр в сечении – 0.27–0.43 (0.36 ± 0.03) мкм. Бактериальные клетки окружены гранулами хозяйской клетки двух типов. Гранулы 1-го типа имеют плотную мембрану, многослойны: их содержимое различается по плотности от периферии к центру, по внешнему виду сильно напоминают микровилли секреторных клеток (рис. 1, в). Гранулы 2-го типа обладают более толстой мембраной, однослойны: содержимое равномерно распределено в полости гранулы (рис. 1, в). Диаметр гранул 1-го и 2-го типов составляет 0.93–2.47 (2.05 ± 0.23) и 1.14–2.10 (1.77 ± 0.09) мкм соответственно. Состав и функции данных гранул до сих пор неизвестны [20]. Бактериоциты обладают небольшими ядрами овальной формы с множеством глыбок гетерохроматина. Цитоплазма, окружающая ядро, имеет плотную, зернистую структуру.

2. Морфологические исследования ранних стадий

Эмбрионы. В трубках шести взрослых особей *N. turmanicum* из сборов 2006 г. и одной особи из сборов 2003 г. было найдено 128 эмбрионов. При этом все они были выловлены в разное время с июня по сентябрь. Количество эмбрионов у одной особи варьирует от 1 до 31. Эмбрионы имеют светло-желтую окраску и продолговатую форму, один конец немного вытянут, другой наоборот скруглен (рис. 1, д). Сквозь покровы просвечивает большое количество желточных гранул. Длина яиц составляет 0.25–0.45 (0.34 ± 0.01) мм, а ширина 0.10–0.25 (0.19 ± 0.003) мм. Все исследованные эмбрионы находились на стадии дробления. Бластомеры имеют неправильную форму и неровные границы (рис. 1, д).

Трохофороподобные личинки. В трубках одной особи, найденной в июне 2006 г., было обнаружено семь личинок, сходных по своей морфологии со стадией трохофоры полихет. Внешне эта стадия довольно сильно напоминает эмбриональную. Однако при изучении препаратов под сканирующим микроскопом было отмечено, что форма личинки меняется. Она вытягивается, начинает формироваться головной отдел, на котором появляется прототрох – апикальное кольцо ресничек. Размерные характеристики трохофороподобных личинок соответствуют таковым у самых крупных яиц: 0.38–0.45 (0.41 ± 0.01) мм в длину, 0.18–0.20 (0.20 ± 0.004) мм в ширину.

Поздние метатрохофоры. В трубках взрослых особей *N. murmanicum* было обнаружено 170 личинок на стадии поздней метатрохофоры. Личинки были найдены у 14 особей, выловленных в разные месяцы с июня по ноябрь: у двух особей в 2003, 2006 и 2019 гг.; у одной особи в 2008 и 2011 гг.; и у шести особей в 2018 г. Количество личинок в трубках варьировало от 1 до 53. Личинки располагались в верхней части трубки, прикрепляясь к щупальцам материнской особи и нередко запутываясь между ними. Специальных матотрофных органов крепления к материнским щупальцам у личинок не выявлено, поэтому на данный момент предполагается, что данную функцию может выполнять слизь, выделяемая материнским организмом.

Тело личинок состоит из нескольких участков (головной лопасти, туловища, опистосомы) (рис. 1, е). Головная лопасть, довольно хорошо развита. У наиболее крупных личинок можно заметить, что головная лопасть постепенно начинает обособляться от туловищного сегмента. Ее передний конец имеет треугольную форму и несколько уплощен. Головная лопасть несет кольцо апикальных ресничек, прототрох (рис. 1, е). Зачатков щупалец на данной стадии не было замечено. Далее располагается туловищный отдел. На этом этапе в туловищном отделе начинают формироваться несколько небольших сегментов, которые, предположительно, дадут начало переднему и туловищному отделам взрослого червя. Туловище обособлено хорошо выраженной первой септой (бороздой) от опистосомы. Опистосома несет две пары палочковидных опистосомальных щетинок, располагающихся дорсо-латерально и вентро-латерально (рис. 1, е). Позади щетинок имеется еще одно кольцо ресничек – телотрох (рис. 1, е). Согласно литературным данным, на туловище личинок близких видов погонофор также располагается ресничная полоска (нейротрох), которая затем преобразуется в вентральную ресничную полоску [21]. Однако нами данное образование найдено не было. Длина личинок варьирует от 0.35–0.88 (0.55 ± 0.01) мм, ширина головной лопасти в районе ее дистальной части составляет 0.03–0.15 (0.07 ± 0.002) мм, а в районе прототроха 0.10–0.23 (0.17 ± 0.002) мм; ширина дистальной части опистосомы 0.04–0.15 (0.07 ± 0.002) мм. Самой длинной и широкой частью тела является передний отдел.

Ювенильные особи. Разделение тела на сегменты и пропорциональное соотношение сегментов у ювенильных и взрослых особей сходны. Главным отличием являются меньшие размеры тела у первых. Головная лопасть ювенильных особей имеет более вытянутую форму по сравнению со взрослыми. Оба щупальца уже развиты, уздечка сформирована. Постаннулярный отдел туловища еще не так хорошо развит, его размеры сильно уступают длине постаннулярного отдела

взрослых особей, однако трофосома развита. Как правило, у ювенильных особей опистосома всегда сохраняется. Трубки ювенильных особей более тонкие и прозрачные, кольчатость не выражена.

3. Экология

Все изученные нами экземпляры *N. turmanicum* были найдены на акватории 69°50'–78°03' NN и 16°25'–51°01' EE, что расширяет известные границы ареала данного вида в Баренцевом море. Диапазон глубин в местах сбора материала также был гораздо шире описанного ранее (75.2–375 м). На протяжении всего периода исследований численность *N. turmanicum* на большинстве участков не превышала 30–40 экз./м², лишь изредка достигая высоких значений в отдельных районах Баренцева моря: в августе 2003 г. максимальная численность погонофор наблюдалась в юго-западной части Мурманской возвышенности (до 72 экз./м²); в сентябре 2006 г. они стали наиболее многочисленны в северной и восточной частях Демидовской возвышенности (107 и 80 экз./м² соответственно); в ноябре 2018 г. наибольшая численность погонофор приходилась на северо-восточную часть Центральной впадины (83–113 экз./м²).

Обсуждение

Первые представители *N. turmanicum* были найдены в Баренцевом море в 1961 г. на акватории 69°–75° NN и 35°–40° EE и глубине от 170 до 325 м [19, 22]. Позднее *N. turmanicum* была обнаружена и в Норвежском море, на глубине 1300 м [20]. Полученные нами данные позволяют говорить о более широких границах ареала вида и диапазона глубин его обитания в Баренцевом море. Сравнив наши находки с опубликованными данными по экологии *N. turmanicum*, можно сделать вывод о том, что в Баренцевом море данная погонофора населяет более мелководные участки, чем в Норвежском море. Стоит отметить, что субарктические глубоководные виды довольно часто предпочитают менее глубокие места в более высоких широтах [23, 24].

Впервые внешняя морфология взрослых особей *N. turmanicum* была описана А.В. Ивановым [19]. Однако на тот момент еще не было известно о существовании последнего отдела тела погонофор (опистсомы), а протосома (головная лопасть) рассматривалась как первый сегмент их тела. Восприятие ориентации тела погонофор также отличалось от современного: за вентральную сторону принималась сторона щупалец, тогда как нервный тяж считался дорсальным. В 1990 г. Х. Флюгель в своем исследовании, в основном посвященном новым видам рода *Siboglinum*, частично пересмотрел описания некоторых отделов тела погонофор, выделив не дорсальную и вентральную его стороны, а сторону со щупальцами (tentacular side) и сторону без щупалец (atentacular side) [20].

В настоящем исследовании проведен детальный анализ внешнего строения взрослых особей *N. turmanicum*, у которых впервые была обнаружена опистосома. Представлено уточненное описание вида. Таким образом, рассмотрен план строения френулят (на примере изучаемого вида) в рамках изменения их таксономического статуса с момента их первоописания и введения в тип Annelida. Изученные нами ювенильные особи напоминают более поздние стадии, описанные

у других видов зибоглинид [8, 25, 26]: их морфологическое строение схоже с таковым у взрослых особей, личиночных черт не обнаружено.

Нами также изучены ранние стадии онтогенеза – эмбрионы и личинки. Полученные результаты еще раз подтверждают, что *N. murmanicum* относится к френулятам, личинки которых проходят большую часть своего развития в материнской трубке. К сожалению, в литературе недостаточно данных по онтогенезу таких френулят [8, 17, 27, 28]. Последние исследования, посвященные данной тематике, датируются 60–90-ми годами прошлого века, при этом детально изучено развитие *S. caulleryi* Ivanov, 1957 [29–31], *S. fiordicum* Webb, 1963 [21, 32–37] и *S. poseidoni* [38, 39]. Развитие нереилинума проходит по плану, схожему с развитием зибоглинид, но имеются и некоторые видовые особенности. В трубках *N. murmanicum* могут находиться до 31 эмбриона, а у *S. fiordicum* их количество может быть до 42 [21, 33]. Размеры эмбрионов *N. murmanicum* довольно крупные (250–450 × 100–250 мкм), в несколько раз превышают размеры эмбрионов *S. poseidoni* (120 × 100 мкм). Некоторые эмбрионы *N. murmanicum* могут быть крупнее эмбрионов *Oligobrachia mashikoi* Imajima, 1973 (430 × 270 мкм), но они существенно меньше эмбрионов *S. fiordicum* (600 × 160 мкм) и *S. caulleryi* (650 × 130 мкм). Несколько стадий дробления (стадия 55 бластомеров) были описаны М.А. Гуревой, размер эмбрионов составлял 400 × 250 мкм ([40], цит. по [31]). Изученные нами ранние личиночные стадии сопоставимы с трохофорой аннелид. Однако, в отличие от трохофороподобных стадий *S. poseidoni* (200 мкм) и *S. fiordicum* (400 мкм), трохофороподобные личинки *N. murmanicum* имеют всего одно развитое кольцо ресничек (прототрох) и могут достигать больших размеров (до 450 мкм). Более поздние личиночные стадии похожи на третью стадию *S. fiordicum* [21]: наблюдаются глубокое сужение между туловищным отделом и опистосомой и развитые опистосомальные хеты. Тем не менее у личинок *N. murmanicum* отсутствуют зубчатые хеты на туловищном отделе и не был обнаружен невротрох. Данная стадия по своей морфологии занимает промежуточное положение между второй и третьей стадиями, описанными у *S. poseidoni* [39], так как опистосомальные хеты у личинок уже развиты, но щупальцевых зачатков не обнаружено. По своей морфологии данная стадия близка к поздней метатрохофоре [26, 39, 41].

Внутренняя анатомия взрослых стадий *N. murmanicum* изучена довольно слабо. В работе О.В. Бубко и Ю.С. Миничевой [42] дается детальное описание строения нервной системы нереилинума. Х. Флюгель отмечал наличие палочковидных бактерий в трофосоме *N. murmanicum* [20]. Основные черты, характерные для других видов френулят, свойственны и *N. murmanicum*. Как и у других френулят, самым длинным отделом тела оказался туловищный, лишь в задней части которого располагается трофосома. Данный орган был описан нами на тонком и ультратонком уровнях. По положению и строению клеток-бактериоцитов можно предположить, что трофосома имеет энтодермальное происхождение, что уже предполагалось некоторыми авторами при изучении других зибоглинид [2, 8, 26, 39, 43]. Однако проведенные ранее исследования трофосомы указывали на ее мезодермальное происхождение [41, 44, 45].

Заключение

Нами описана внешняя и внутренняя морфология *N. turmanicum*, особое внимание уделено органу симбиотрофного питания взрослых особей – трофосоме. Рассмотрено строение ювенильных особей, личиночных и ранних стадий развития. По результатам работы выдвинуто предположение об энтодермальном происхождении трофосомы, что имеет в различных литературных источниках как подтверждение, так и опровержение. Для более точного и детального анализа требуется дальнейшее изучение особенностей формирования тканей и органов погонофор в онтогенезе. Полное сравнительно-анатомическое исследование поможет устранить имеющиеся на настоящий момент пробелы, связанные с пониманием строения и развития френулятных погонофор, а также определить положение данной группы в системе филогении кольчатых червей.

Благодарности. Авторы выражают благодарность «ПИНРО» им. Н.М. Книповича (Полярного филиала ФГБНУ «ВНИРО») за предоставленную возможность поработать с материалом, и сотрудникам Казанского федерального университета кандидату биологических наук А.Г. Порфирьеву и кандидату биологических наук М.М. Сальниковой, а также студентам Казанского федерального университета Д.Н. Шарафутдиновой и Московского государственного университета А.И. Яковлевой за оказанную помощь в пробоподготовке материала.

Работа Н.Н. Римской-Корсаковой и М.М. Канафиной поддержана Российским научным фондом (проект № 18-14-00141-П).

Литература

1. Малахов В.В. Вестиментиферы – автотрофные животные // Сорос. образ. журн. – 1997. – № 9. – С. 18–26.
2. Southward E.C., Schulze A., Gardiner S.L. Pogonophora (Annelida): Form and function // Bartolomaeus T., Purschke G. (Eds.) Morphology, Molecules, Evolution and Phylogeny in Polychaeta and Related Taxa. Developments in Hydrobiology. – Dordrecht: Springer, 2005. – V. 179. – P. 227–251. – doi: 10.1007/1-4020-3240-4_13.
3. Schmaljohann R., Faber E., Whiticar M.J., Dando P.R. Co-existence of methane- and sulphur-based endosymbioses between bacteria and invertebrates at a site in the Skagerrak // Mar. Ecol.: Prog. Ser. – 1990. – V. 61. – P. 119–124. – doi: 10.3354/meps061119.
4. Savvichev A.S., Kadnikov V.V., Kravchishina M.D., Galkin S.V., Novigatskii A.N., Sigalevich P.A., Merkel A.Yu., Ravin N.V., Pimenov N.V., Flint M.V. Methane as an organic matter source and the trophic basis of a Laptev Sea cold seep microbial community // Geomicrobiol. J. – 2018. – V. 35, No 5. – P. 411–423. – doi: 10.1080/01490451.2017.1382612.
5. Southward E.C. Bacterial symbionts in Pogonophora // J. Mar. Biol. Assoc. U. K. – 1982. – V. 62, No 4. – P. 889–906. – doi: 10.1017/S0025315400044131.
6. Southward A.J., Southward E.C., Dando P.R., Barret R.L., Ling R. Chemoautotrophic function of bacterial symbionts in small Pogonophora // J. Mar. Biol. Assoc. U. K. – 1986. – V. 66, No 2. – P. 415–438. – doi: 10.1017/s0025315400043046.
7. Eichinger I., Hourdez S., Bright M. Morphology, microanatomy and sequence data of *Sclerolinum contortum* (Siboglinidae, Annelida) of the Gulf of Mexico // Org. Diversity Evol. – 2013. – V. 13. – P. 311–329. – doi: 10.1007/s13127-012-0121-3.

8. Southward E.C. Development of Perviata and Vestimentifera (Pogonophora) // *Hydrobiologia*. – 1999. – V. 402. – P. 185–202. – doi: 10.1023/A:1003796626851.
9. Caullery M. Sur les Siboglinidae, type nouveau d’Invertébrés recueilli par l’expédition du Siboga // *C. R. Hebd. Seances Acad. Sci.* – 1914. – V. 158. – P. 2014–2017.
10. Johansson K.E. *Lamellisabella zachsi* Uschakow, ein Vertreter eine neuen Tierklasse Pogonophora // *Zool. Bidr. Uppsala*. – 1939. – V. 18. – P. 253–268.
11. Иванов А.В. Фауна СССР. Погонофоры. Новая серия № 75 / Ред. Е.Н. Павловский. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1960. – 285 с.
12. Rouse G.W., Fauchald K. Cladistics and polychaetes // *Zool. Scr.* – 1997. – V. 26, No 2. – P. 139–204. – doi: 10.1111/j.1463-6409.1997.tb00412.x.
13. Rousset V., Rouse G.W., Siddall M.E., Tillier A., Pleijel F. The phylogenetic position of Siboglinidae (Annelida) inferred from 18S rRNA, 28S rRNA and morphological data // *Cladistics*. – 2004. – V. 20, No 6. – P. 518–533. – doi: 10.1111/j.1096-0031.2004.00039.x.
14. Halanych K.M. Molecular phylogeny of siboglinid annelids (a.k.a. pogonophorans): A review // *Hydrobiologia*. – 2005. – V. 535/536. – P. 297–307. – doi: 10.1007/s10750-004-1437-6.
15. Worsaae K., Rimskaya-Korsakova N.N., Rouse G.W. Neural reconstruction of bone-eating *Osedax* spp. (Annelida) and evolution of the siboglinid nervous system // *BMC Evol. Biol.* – 2016. – V. 16. – Art. 83, P. 1–23. – doi: 10.1186/s12862-016-0639-7.
16. Li Y., Kocot K.M., Whelan N.V., Santos S.R., Waits D.S., Thornhill D.J., Halanych K.M. Phylogenomics of tubeworms (Siboglinidae, Annelida) and comparative performance of different reconstruction methods // *Zool. Scr.* – 2016. – V. 46, No 2. – P. 200–213. – doi: 10.1111/zsc.12201.
17. Hilario A., Capa M., Dahlgren T.G., Halanych K.M., Little C.T.S., Thornhill D.J., Verna C., Glover A.G. New perspectives on the ecology and evolution of siboglinid tubeworms // *PLoS ONE*. – 2011. – V. 6, No 2. – Art. e16309, P. 1–14. – doi: 10.1371/journal.pone.0016309.
18. Смирнов Р.В. Класс Погонофора – Погонофоры // Иллюстрированные определители свободноживущих беспозвоночных евразийских морей и прилежащих глубоководных частей Арктики. Т. 2: Немертины, головохоботные, малощетинковые черви, пиявки, погонофоры, эхиуры, сипункулы, форониды, плеченогие / Ред. Б.И. Сиренко. – М.; СПб.: Тов-во науч. изд. КМК, 2010. – С. 114–131.
19. Ivanov A.V. Deux genres nouveaux de Pogonophores diplobranchiaux *Nereilinum* et *Siboglinoides* // *Cah. Biol. Mar.* – 1961. – V. 2. – P. 381–397.
20. Flügel H.J. A new species of *Siboglinum* (Pogonophora) from the North Atlantic and notes on *Nereilinum murmanicum* Ivanov // *Sarsia*. – 1990. – V. 75, No 3. – P. 233–241. – doi: 10.1080/00364827.1990.10413452.
21. Webb M. The posterior extremity of *Siboglinum fiordicum* (Pogonophora) // *Sarsia*. – 1964. – V. 15, No 1. – P. 33–36. – doi: 10.1080/00364827.1964.10409526.
22. Москалев Л.И. Погонофоры в Баренцевом море // Докл. Акад. наук СССР. – 1961. – Т. 137, № 3. – С. 730–731.
23. Høisaeter T. The shell-bearing benthic gastropods on the southern part of the continental slope of Norway // *J. Molluscan Stud.* – 2010. – V. 76, No 3. – P. 234–244. – doi: 10.1093/mollus/eyq003.
24. Oug T., Bakken T., Kongsrud J. A., Alvestad T. Polychaetous annelids in the deep Nordic Seas: Strong bathymetric gradients, low diversity and underdeveloped taxonomy // *Deep-Sea Res., Part II*. – 2017. – V. 137. – P. 102–112. – doi: 10.1016/j.dsr2.2016.06.016.
25. Southward E.C. Growth of a pogonophore: A study of *Polybrachia canadensis* with a discussion of the development of taxonomic characters // *J. Zool.* – 1969. – V. 157, No 4. – P. 449–467. – doi: 10.1111/j.1469-7998.1969.tb01715.x.

26. Southward E.C. Development of the gut and segmentation of newly settled stages of *Ridgeia* (Vestimentifera): Implications for the relationship between Vestimentifera and Pogonophora // J. Mar. Biol. Assoc. U. K. – 1988. – V. 68, No 3. – P. 465–487. – doi: 10.1017/S0025315400043344.
27. Hilário A., Young C.M., Tyler P.A. Sperm storage, internal fertilization and embryonic dispersal in vent and seep tubeworms (Polychaeta: Siboglinidae: Vestimentifera) // Biol. Bull. – 2005. – V. 208, No 1. – P. 20–28. – doi: 10.2307/3593097.
28. Drozdov A.L., Galkin S.V. Morphology of gametes and insemination in the vestimentiferan *Riftia pachyptila* // Open J. Mar. Sci. – 2012. – V. 2, No 3. – P. 96–102. – doi: 10.4236/ojms.2012.23013.
29. Иванов А.В. Наблюдение над эмбриональным развитием Pogonophora. Сообщение. 1. Развитие зародыша и личинки // Зоол. журн. – 1975. – Т. 54, Вып. 7. – С. 973–993.
30. Ivanov A.V. Pogonophora. – London: Acad. Press, 1963. – 479 p.
31. Ivanov A.V. Analysis of the embryonic development of Pogonophora in connection with the problems of phylogenetics // J. Zool. Syst. Evol. Res. – 1988. – V. 26, No 3. – P. 161–185. – doi: 10.1111/j.1439-0469.1988.tb00308.x.
32. Jagersten G. On the larva of *Siboglinum*: With some remarks on the nutrition of the Pogonophora // Zool. Bidr. Uppsala. – 1957. – V. 32. – P. 67–79.
33. Webb M. *Siboglinum fiordicum* sp. nov. (Pogonophora) from the Raunefjord, Western Norway // Sarsia. – 1963. – V. 13, No 1. – P. 33–44. – doi: 10.1080/00364827.1963.10409515.
34. Webb M. Additional notes on the adult and larva of *Siboglinum fiordicum* and on the possible mode of tube formation // Sarsia. – 1965. – V. 20, No 1. – P. 21–34. – doi: 10.1080/00364827.1965.10409553.
35. Nørrevang A. On the embryology of *Siboglinum* and its implications for the systematic position of the Pogonophora // Sarsia. – 1970. – V. 42, No 1. – P. 7–16. – doi: 10.1080/00364827.1970.10411159.
36. Bakke T. Settling of the larvae of *Siboglinum fiordicum* Webb (Pogonophora) in the laboratory // Sarsia. – 1974. – V. 56, No 1. – P. 57–70. – doi: 10.1080/00364827.1974.10411262.
37. Bakke T. The early embryos of *Siboglinum fiordicum* Webb (Pogonophora) reared in the laboratory // Sarsia. – 1976. – V. 60, No 1. – P. 1–12. – doi: 10.1080/00364827.1976.10411291.
38. Langhof I. Licht- und elektronmikroskopische Untersuchungen zur Reproduktionsbiologie der Pogonophoren. *Dissertation aus der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät, Universität Kiel*. – Kiel: Univ. Kiel, 1987. – 193 S.
39. Callsen-Cencic P., Flügel H.J. Larval development and the formation of the gut of *Siboglinum poseidoni* Flügel & Langhof (Pogonophora, Perviata). Evidence of protostomian affinity // Sarsia. – 1995. – V. 80, No 2. – P. 73–89. – doi: 10.1080/00364827.1995.10413582.
40. Гуреева М.А. Материалы по эмбриональному развитию *Nereilinum murmanicum* Ivanov, 1961 (Pogonophora) // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. – 1979. – Т. 84. – С. 63–72.
41. Bright M., Eichinger I., Salvini-Plawen L. The metatrochophore of a deep-sea hydrothermal vent vestimentiferan (Polychaeta: Siboglinidae) // Org. Diversity Evol. – 2013. – V. 13. – P. 163–188. – doi: 10.1007/s13127-012-0117-z.
42. Бубко О.В., Миничев Ю.С. Нервный аппарат *Nereilinum murmanicum* Ivanov, 1961 и систематическое положение Pogonophora // Зоол. журн. – 1977. – Т. 56, Вып. 9. – С. 1277–1287.
43. Gardiner S.L., Jones M.L. Vestimentifera // *Microscopic Anatomy of Invertebrates, Onychophora, Chilopoda, and Lesser Protostomata* / Harrison F.W., Rice M.E. (Eds.). – N. Y.: Wiley-Liss, 1993. – P. 371–460.

44. Малахов В.В., Ганцевич М.М. Трофосома у вестиментиферы *Ridgeia piscesae* Jones, 1985 (Annelida, Siboglinidae) развивается из клеток целомической выстилки // Докл. Акад. наук. – 2019. – Т. 485, № 4. – С. 519–522. – doi: 10.31857/S0869-56524854519-522.
45. Nussbaumer A.D., Fisher C.R., Bright M. Horizontal endosymbiont transmission in hydrothermal vent tubeworms // Nature. – 2006. – V. 441. – P. 345–348. – doi: 10.1038/nature04793.

Поступила в редакцию
09.07.2021

Канафина Мадина Маратовна, магистр кафедры зоологии беспозвоночных биологического факультета

Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова
ул. Ленинские Горы, д. 1, г. Москва, 119991, Россия
E-mail: mariankanafina@gmail.com

Габидуллина Регина Ирековна, аспирант кафедры зоологии и общей биологии

Казанский (Приволжский) федеральный университет
ул. Кремлевская, д. 18, г. Казань, 420008, Россия
E-mail: regi.gabidullina2011@yandex.ru

Римская-Корсакова Надежда Николаевна, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник кафедры зоологии беспозвоночных биологического факультета

Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова
ул. Ленинские Горы, д. 1, г. Москва, 119991, Россия
E-mail: nadezdarkorsakova@gmail.com

Захаров Денис Васильевич, кандидат биологических наук, заведующий лабораторией гидро-биологии центра экологического мониторинга; старший научный сотрудник

Полярный филиал Всероссийского НИИ рыбного хозяйства и океанографии
ул. Академика Книповича, д. 6, г. Мурманск, 183038, Россия
Мурманский морской биологический институт Кольского научного центра РАН
ул. Владимирская, д. 17, г. Мурманск, 183010, Россия
E-mail: zakharden@yandex.ru

Сабиров Рушан Мирзович, кандидат биологических наук, заведующий кафедрой зоологии и общей биологии

Казанский (Приволжский) федеральный университет
ул. Кремлевская, д. 18, г. Казань, 420008, Россия
E-mail: rushan.sabirov@mail.ru

Голиков Алексей Валентинович, кандидат биологических наук, доцент кафедры зоологии и общей биологии

Казанский (Приволжский) федеральный университет
ул. Кремлевская, д. 18, г. Казань, 420008, Россия
E-mail: golikov.ksu@gmail.com

ORIGINAL ARTICLE

doi: 10.26907/2542-064X.2021.4.655-672

**Functional Morphology and Ecology of the Arctic Pogonophore
Nereilinum murmanicum Ivanov, 1961 (Siboglinidae, Annelida)**

M.M. Kanafina^{a*}, R.I. Gabidullina^{b**}, N.N. Rimskaya-Korsakova^{a***}, D.V. Zakharov^{c,d****},
R.M. Sabirov^{b*****}, A.V. Golikov^{b*****}

^aMoscow State University, Moscow, 119991 Russia

^bKazan Federal University, Kazan, 420008 Russia

^cPolar Branch of the All-Russian Scientific and Research Institute of Fisheries and Oceanography,
Murmansk, 183038 Russia

^dMurmansk Marine Biological Institute, Russian Academy of Sciences, Murmansk, 183010 Russia

E-mail: ^{*}mariankanafina@gmail.com, ^{**}regi.gabidullina2011@yandex.ru,

^{***}nadezdakorsakova@gmail.com, ^{****}zakharden@yandex.ru, ^{*****}rushan.sabirov@mail.ru,

^{*****}golikov.ksu@gmail.com

Received July 9, 2021

Abstract

This article deals with the external and internal morphology in the adult stages of *Nereilinum murmanicum* Ivanov, 1961, a widespread species of Siboglinidae in the Barents Sea. Since Siboglinidae is currently a taxon within the phylum Annelida, we revised the commonly held view of the body segmentation pattern typical of the species and provided the first description of its opisthosoma. Furthermore, the postannular region and trophosome were structurally analyzed using histology and electron microscopy. The endodermal origin of the trophosome was suggested from its structure and position. The juvenile and larval stages of the species were described. The early larvae were found to resemble the trochophores in Annelida. The late larvae look like the late metatrochophora in Annelida and lack parapodia. The juvenile specimens retain no larval traits and are morphologically comparable to the adult stages. New data on the ecology of the species were obtained: it appears to also inhabit deeper water layers. The boundaries of its range in the Barents Sea were expanded and specified. The abundance distribution of the species in the Barents Sea (30–40 ind/m² for the major part of the sea, up to 72–113 ind/m² for certain areas of the sea in particular years) was considered.

Keywords: Barents Sea, Annelida, Siboglinidae, Frenulata, *Nereilinum murmanicum*, morphology, trophosome, symbiotic bacteria, ontogenesis

Acknowledgments. We are grateful to the staff of the Polar Branch of the All-Russian Scientific and Research Institute of Fisheries and Oceanography for providing us with the materials on the Arctic pogonophore *N. murmanicum*, as well as to our colleagues from Kazan Federal University A.G. Porfiriev (PhD in Biology) and M.M. Salnikova (PhD in Biology), Kazan Federal University student D.N. Sharafutdinova, and Moscow State University student A.I. Yakovleva for their kind assistance during sample preparation.

N.N. Rimskaya-Korsakova and M.M. Kanafina's work was supported by the Russian Science Foundation (project no. 18-14-00141-P).

Figure Captions

Fig. 1. Functional morphology of *Nereilinum murmanicum* Ivanov, 1961 at different ontogenetic stages: a) opisthosoma; b) cross section of the postannular part of the trunk; c) ultrathin structure of the trophosome; d) longitudinal section of the connection between the forepart and trunk; e) embryo; f) larva at the late metatrochophora stage. Abbreviations: ba – bacteria; bv – blood vessel; cu – cuticle;

ep – epithelium; fr – forepart; g1 – type 1 granules; g2 – type 2 granules; he – heterochromatin; ma – macromere; mc – circular musculature; mi – micromere; ml – longitudinal musculature; ms – celom of forepart; mt – celom of trunk; oc – opisthosomal chetae; op – opisthosoma; pe – perithoneal epithelium; ps – cephalic lobe; pt – prototroch; sp – sperm duct with spermatophores; tc – bacteriocytes; tcv – inner cavity of trophosome; td – transverse muscular diaphragm; te – telotroch; tn – bacteriocyte nucleus; tr – trunk. Scale: *a, b, d, e* – 100 µm; *c* – 2 µm; *f* – 200 µm.

References

1. Malakhov V.V. Vestimentifera as autotrophic animals. *Sorosovskii Obraz. Zh.*, 1997, no. 9, pp. 18–26. (In Russian)
2. Southward E.C., Schulze A., Gardiner S.L. Pogonophora (Annelida): Form and function. In: *Morphology, Molecules, Evolution and Phylogeny in Polychaeta and Related Taxa. Developments in Hydrobiology*. Vol. 179. Bartolomaeus T., Purschke G. (Eds.). Dordrecht, Springer, 2005, pp. 227–251. doi: 10.1007/1-4020-3240-4_13.
3. Schmaljohann R., Faber E., Whitticar M.J., Dando P.R. Co-existence of methane- and sulphur-based endosymbioses between bacteria and invertebrates at a site in the Skagerrak. *Mar. Ecol.: Prog. Ser.*, 1990, vol. 61, pp. 119–124. doi: 10.3354/meps061119.
4. Savvichev A.S., Kadnikov V.V., Kravchishina M.D., Galkin S.V., Novigatskii A.N., Sigalevich P.A., Merkel A.Yu., Ravin N.V., Pimenov N.V., Flint M.V. Methane as an organic matter source and the trophic basis of a Laptev Sea cold seep microbial community. *Geomicrobiol. J.*, 2018, vol. 35, no. 5, pp. 411–423. doi: 10.1080/01490451.2017.1382612.
5. Southward E.C. Bacterial symbionts in Pogonophora. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, 1982, vol. 62, no. 4, pp. 889–906. doi: 10.1017/S0025315400044131.
6. Southward A.J., Southward E.C., Dando P.R., Barret R.L., Ling R. Chemoautotrophic function of bacterial symbionts in small Pogonophora. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, 1986, vol. 66, no. 2, pp. 415–438. doi: 10.1017/s0025315400043046.
7. Eichinger I., Hourdez S., Bright M. Morphology, microanatomy and sequence data of *Sclerolinum contortum* (Siboglinidae, Annelida) of the Gulf of Mexico. *Org. Diversity Evol.*, 2013, vol. 13, pp. 311–329. doi: 10.1007/s13127-012-0121-3.
8. Southward E.C. Development of Perviata and Vestimentifera (Pogonophora). *Hydrobiologia*, 1999, vol. 402, pp. 185–202. doi: 10.1023/A:1003796626851.
9. Caullery M. Sur les Siboglinidae, type nouveau d’Invertébrés recueilli par l’expédition du Siboga. *C. R. Hebd. Seances Acad. Sci.*, 1914, vol. 158, pp. 2014–2017. (In French)
10. Johansson K.E. *Lamellisabella zachsi* Uschakow, ein Vertreter eine neuen Tierklasse Pogonophora. *Zool. Bidr. Uppsala*, 1939, vol. 18, pp. 253–268. (In German)
11. Ivanov A.V. *Fauna SSSR. Pogonofory. Novaya seriya nomer 75* [Fauna of the USSR. Pogonophora. New Series No. 75]. Pavlovskii E.N. (Ed.). Moscow, Leningrad, Izd. Akad. Nauk SSSR, 1960. 285 p. (In Russian)
12. Rouse G.W., Fauchald K. Cladistics and polychaetes. *Zool. Scr.*, 1997, vol. 26, no. 2, pp. 139–204. doi: 10.1111/j.1463-6409.1997.tb00412.x.
13. Rousset V., Rouse G.W., Siddall M.E., Tillier A., Pleijel F. The phylogenetic position of Siboglinidae (Annelida) inferred from 18S rRNA, 28S rRNA and morphological data. *Cladistics*, 2004, vol. 20, no. 6, pp. 518–533. doi: 10.1111/j.1096-0031.2004.00039.x.
14. Halanych K.M. Molecular phylogeny of siboglinid annelids (a.k.a. pogonophorans): A review. *Hydrobiologia*, 2005, vol. 535/536, pp. 297–307. doi: 10.1007/s10750-004-1437-6.
15. Worsaae K., Rimskaya-Korsakova N.N., Rouse G.W. Neural reconstruction of bone-eating *Osedax* spp. (Annelida) and evolution of the siboglinid nervous system. *BMC Evol. Biol.*, 2016, vol. 16, art. 83, pp. 1–23. doi: 10.1186/s12862-016-0639-7.
16. Li Y., Kocot K.M., Whelan N.V., Santos S.R., Waits D.S., Thornhill D.J., Halanych K.M. Phylogenomics of tubeworms (Siboglinidae, Annelida) and comparative performance of different reconstruction methods. *Zool. Scr.*, 2016, vol. 46, no. 2, pp. 200–213. doi: 10.1111/zsc.12201.

17. Hilario A., Capa M., Dahlgren T.G., Halanych K.M., Little C.T.S., Thornhill D.J., Verna C., Glover A.G. New perspectives on the ecology and evolution of siboglinid tubeworms. *PLoS ONE*, 2011, vol. 6, no. 2, art. e16309, pp. 1–14. doi: 10.1371/journal.pone.0016309.
18. Smirnov R.V. Class Pogonophora – pogonophores. In: *Ilyustrirovannye opredeliteli svobodnozhivushchikh bespozvonochnykh evraziiskikh morei i prilizhashchikh glubokovodnykh chastei Arktiki* [Illustrated Keys to Free-Living Invertebrates of Eurasian Arctic Seas and Adjacent Deep Waters]. Vol. 2: Nemertea, Cephalorhyncha, Oligochaeta, Hirudinida, Pogonophora, Echiura, Sipuncula, Phoronida, and Brachiopoda. Sirenko B.I. (Ed.). Moscow, St. Petersburg, Tov-vo Nauchn. Izd. KMK, 2010, pp. 114–131. (In Russian)
19. Ivanov A.V. Deux genres nouveaux de Pogonophores diplobranchiaux *Nereilinum* et *Siboglinoides*. *Cah. Biol. Mar.*, 1961, vol. 2, pp. 381–397. (In French)
20. Flügel H.J. A new species of *Siboglinum* (Pogonophora) from the North Atlantic and notes on *Nereilinum murmanicum* Ivanov. *Sarsia*, 1990, vol. 75, no. 3, pp. 233–241. doi: 10.1080/00364827.1990.10413452.
21. Webb M. The posterior extremity of *Siboglinum fiordicum* (Pogonophora). *Sarsia*, 1964, vol. 15, no. 1, pp. 33–36. doi: 10.1080/00364827.1964.10409526.
22. Moskalev L.I. Pogonophora in the Barents Sea. *Dokl. Akad. Nauk SSSR*, 1961, vol. 137, no. 3, pp. 730–731. (In Russian)
23. Høisæter T. The shell-bearing benthic gastropods on the southern part of the continental slope of Norway. *J. Molluscan Stud.*, 2010, vol. 76, no. 3, pp. 234–244. doi: 10.1093/mollus/eyq003.
24. Oug T., Bakken T., Kongsrud J. A., Alvestad T. Polychaetous annelids in the deep Nordic Seas: Strong bathymetric gradients, low diversity and underdeveloped taxonomy. *Deep-Sea Res., Part II*, 2017, vol. 137, pp. 102–112. doi: 10.1016/j.dsr2.2016.06.016.
25. Southward E.C. Growth of a pogonophore: A study of *Polybrachia canadensis* with a discussion of the development of taxonomic characters. *J. Zool.*, 1969, vol. 157, no. 4, pp. 449–467. doi: 10.1111/j.1469-7998.1969.tb01715.x.
26. Southward E.C. Development of the gut and segmentation of newly settled stages of *Ridgeia* (Vestimentifera): Implications for the relationship between Vestimentifera and Pogonophora. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, 1988, vol. 68, no. 3, pp. 465–487. doi: 10.1017/S0025315400043344.
27. Hilário A., Young C.M., Tyler P.A. Sperm storage, internal fertilization and embryonic dispersal in vent and seep tubeworms (Polychaeta: Siboglinidae: Vestimentifera). *Biol. Bull.*, 2005, vol. 208, no. 1, pp. 20–28. doi: 10.2307/3593097.
28. Drozdov A.L., Galkin S.V. Morphology of gametes and insemination in the vestimentiferan *Riftia pachyptila*. *Open J. Mar. Sci.*, 2012, vol. 2, no. 3, pp. 96–102. doi: 10.4236/ojms.2012.23013.
29. Ivanov A.V. Observations of Pogonophora embryogenesis. 1. Embryo and larva development. *Zool. Zh.*, 1975, vol. 54, no. 7, pp. 973–993. (In Russian)
30. Ivanov A.V. *Pogonophora*. London, Acad. Press, 1963. 479 p.
31. Ivanov A.V. Analysis of the embryonic development of Pogonophora in connection with the problems of phylogenetics. *J. Zool. Syst. Evol. Res.*, 1988, vol. 26, no. 3, pp. 161–185. doi: 10.1111/j.1439-0469.1988.tb00308.x.
32. Jagersten G. On the larva of *Siboglinum*: With some remarks on the nutrition of the Pogonophora. *Zool. Bidr. Uppsala*, 1957, vol. 32, pp. 67–79.
33. Webb M. *Siboglinum fiordicum* sp. nov. (Pogonophora) from the Raunefjord, Western Norway. *Sarsia*, 1963, vol. 13, no. 1, pp. 33–44. doi: 10.1080/00364827.1963.10409515.
34. Webb M. Additional notes on the adult and larva of *Siboglinum fiordicum* and on the possible mode of tube formation. *Sarsia*, 1965, vol. 20, no. 1, pp. 21–34. doi: 10.1080/00364827.1965.10409553.
35. Nørrevang A. On the embryology of *Siboglinum* and its implications for the systematic position of the Pogonophora. *Sarsia*, 1970, vol. 42, no. 1, pp. 7–16. doi: 10.1080/00364827.1970.10411159.
36. Bakke T. Settling of the larvae of *Siboglinum fiordicum* Webb (Pogonophora) in the laboratory. *Sarsia*, 1974, vol. 56, no. 1, pp. 57–70. doi: 10.1080/00364827.1974.10411262.
37. Bakke T. The early embryos of *Siboglinum fiordicum* Webb (Pogonophora) reared in the laboratory. *Sarsia*, 1976, vol. 60, no. 1, pp. 1–12. doi: 10.1080/00364827.1976.10411291.

38. Langhof I. Licht- und elektronmikroskopische Untersuchungen zur Reproduktionsbiologie der Pogonophoren. *Dissertation aus der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät, Universität Kiel*. Kiel, Univ. Kiel, 1987. 193 S. (In German)
39. Callsen-Cencic P., Flügel H.J. Larval development and the formation of the gut of *Siboglinum poseidoni* Flügel & Langhof (Pogonophora, Perviata). Evidence of protostomian affinity. *Sarsia*, 1995, vol. 80, no. 2, pp. 73–89. doi: 10.1080/00364827.1995.10413582.
40. Gureeva M.A. Embryogenesis of *Nereilinum murmanicum* Ivanov, 1961 (Pogonophora). *Tr. Zool. Inst. Akad. Nauk SSSR*, 1979, vol. 84, pp. 63–72. (In Russian)
41. Bright M., Eichinger I., Salvini-Plawen L. The metatrochophore of a deep-sea hydrothermal vent vestimentiferan (Polychaeta: Siboglinidae). *Org. Diversity Evol.*, 2013, vol. 13, pp. 163–188. doi: 10.1007/s13127-012-0117-z.
42. Bubko O.V., Minichev Yu.S. Nervous system of *Nereilinum murmanicum* Ivanov, 1961 and systematic position of Pogonophora. *Zool. Zh.*, 1977, vol. 56, no. 9, pp. 1277–1287. (In Russian)
43. Gardiner S.L., Jones M.L. Vestimentifera. In: Harrison F.W., Rice M.E. (Eds.) *Microscopic Anatomy of Invertebrates, Onychophora, Chilopoda, and Lesser Protostomata*. New York, Wiley-Liss, 1993, pp. 371–460.
44. Malakhov V.V., Gantsevich M.M. Trophosome in the vestimentiferan tubeworm *Ridgeia piscesae* Jones 1985 (Annelida, Siboglinidae) develops from cells of the coelomic lining. *Dokl. Biol. Sci.*, 2019, vol. 485, pp. 44–46. doi: 10.1134/S0012496619020078.
45. Nussbaumer A.D., Fisher C.R., Bright M. Horizontal endosymbiont transmission in hydrothermal vent tubeworms. *Nature*, 2006, vol. 441, pp. 345–348. doi: 10.1038/nature04793.

Для цитирования: Канафина М.М., Габидуллина Р.И., Римская-Корсакова Н.Н., Захаров Д.В., Сабиров Р.М., Голиков А.В. Функциональная морфология и экология арктической погонофоры *Nereilinum murmanicum* Ivanov, 1961 (Siboglinidae, Annelida) // Учен. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. – 2021. – Т. 163, кн. 4. – С. 655–672. – doi: 10.26907/2542-064X.2021.4.655-672.

For citation: Kanafina M.M., Gabidullina R.I., Rimskaya-Korsakova N.N., Zakharov D.V., Sabirov R.M., Golikov A.V. Functional morphology and ecology of the Arctic pogonophore *Nereilinum murmanicum* Ivanov, 1961 (Siboglinidae, Annelida). *Uchenye Zapiski Kazanskogo Universiteta. Seriya Estestvennyye Nauki*, 2021, vol. 163, no. 4, pp. 655–672. doi: 10.26907/2542-064X.2021.4.655-672. (In Russian)