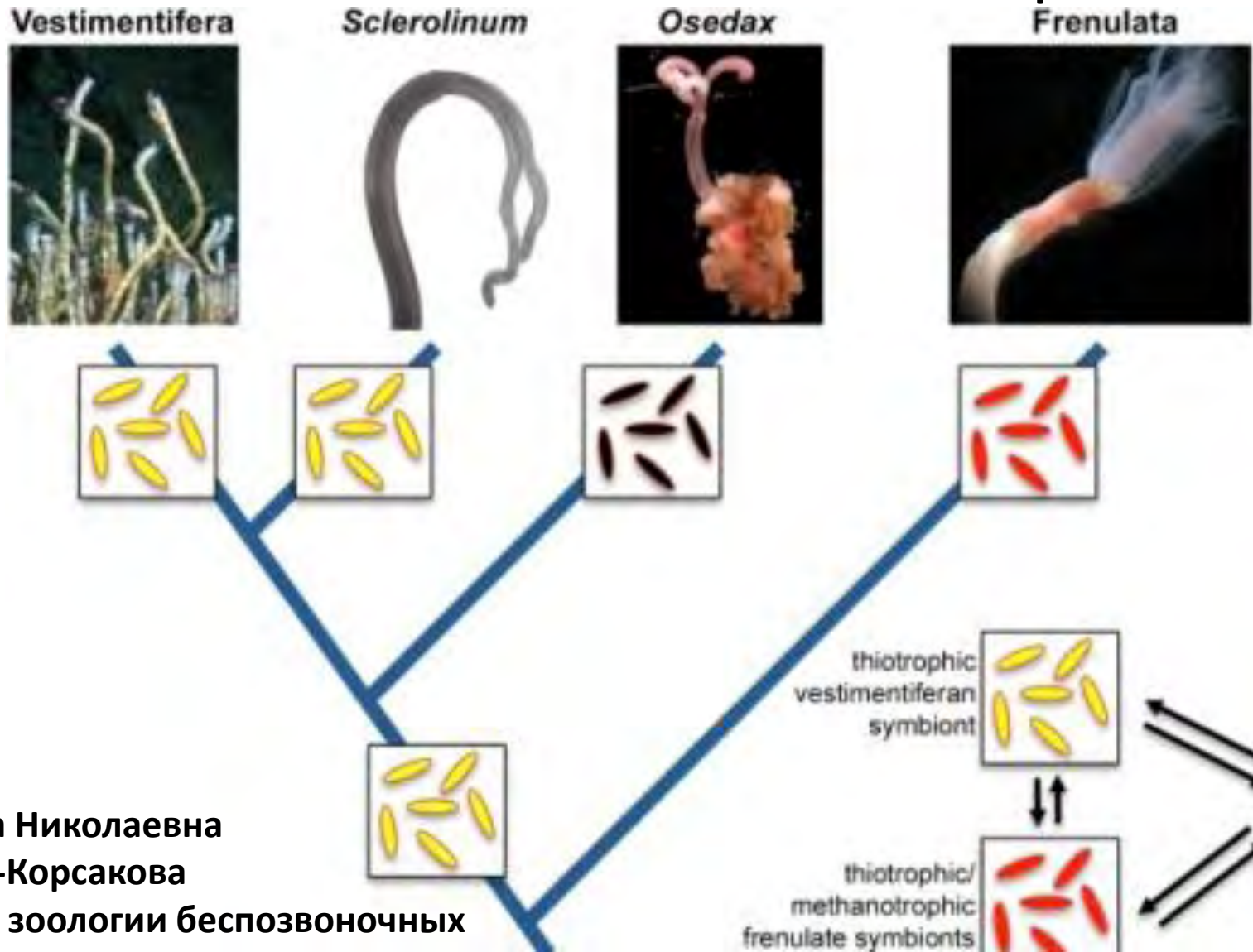


Siboglinidae – представители восстановительных сообществ

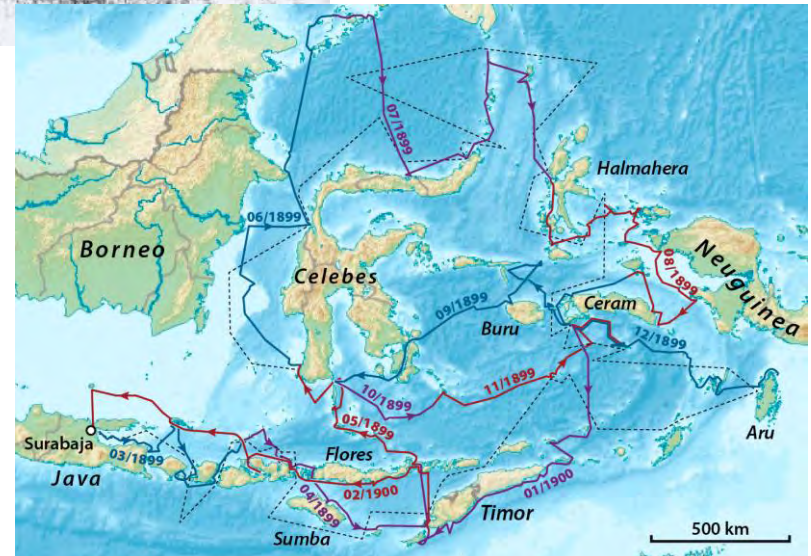


Надежда Николаевна
Римская-Корсакова
Кафедра зоологии беспозвоночных

История изучения Сибоглинид

Шаг 1. Открытие погонофор

В 1899-1900 во время экспедиции датского судна «Сибога» под предводительством Макса Уильяма Карла Веббера, при помощи глубоководной драги впервые был поднят на поверхность представитель погонофор.



История изучения Сибоглинид

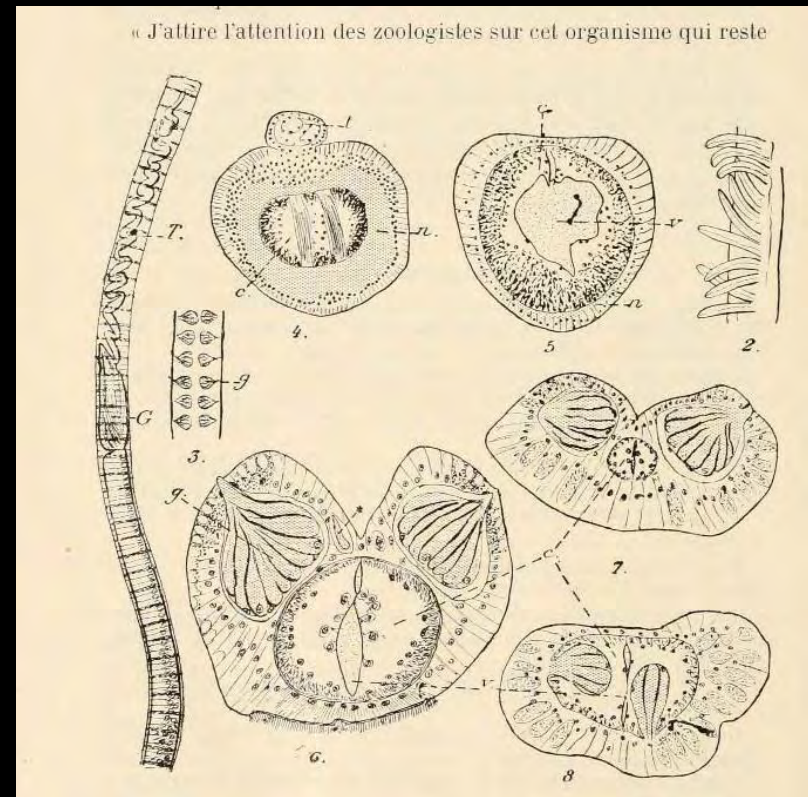
шаг 1. Открытие погонофор



Первый вид — *Siboglinum weberi* был описан и изучен французским исследователем Морисом Коллери в 1914 году.

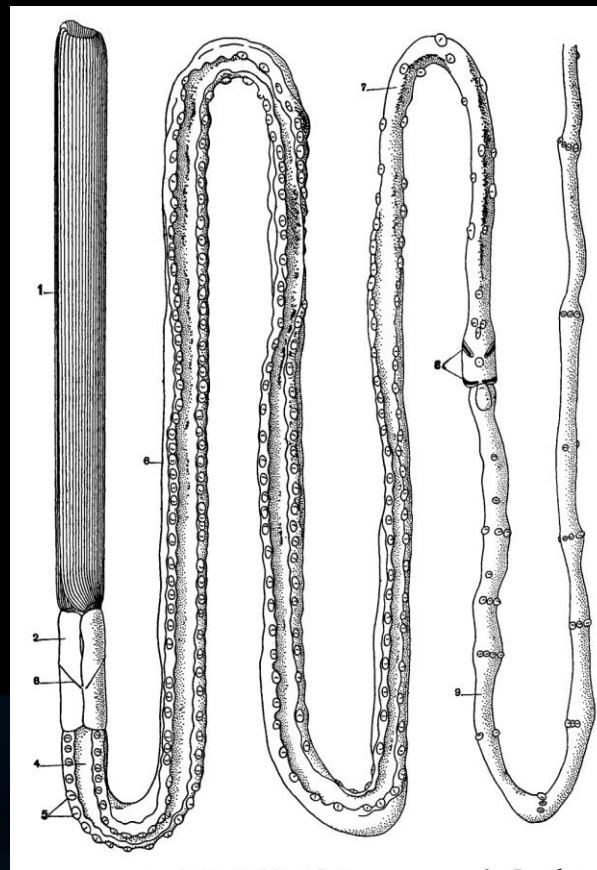
- Новый организм был отнесен к самостоятельному семейству **Siboglinidae**.

Изначально Коллери затруднялся определить филогенетическое родство *Siboglinum* и лишь позднее высказывал мнение о сближении с полухордовыми

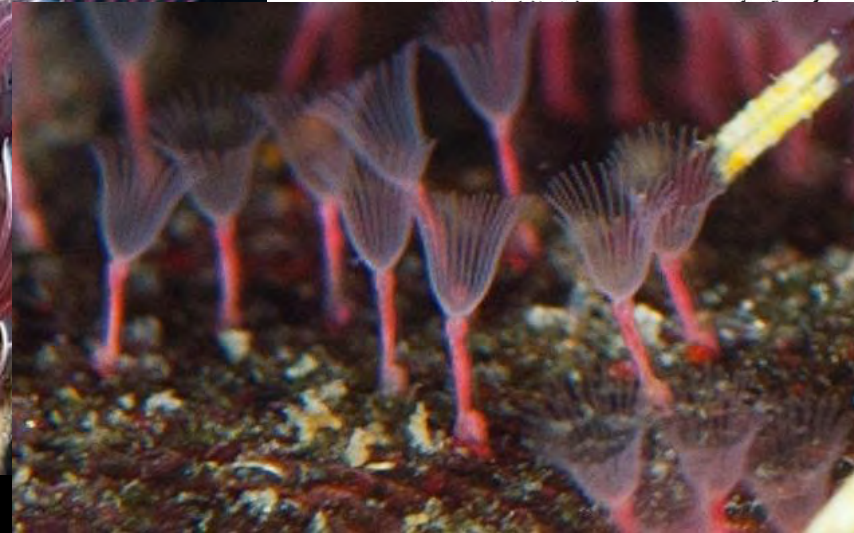


История изучения Сибоглинид шаг 1. Открытие погонофор. СССР

Второй вид погонофор - *Lamellisabella zachsi* - был обнаружен в 1932 г. в Охотском море. Гидробиолог **П.В.Ушаков**, отнес его к **кольчатым червям (полихетам)**, поместив в **семейство (Sabellidae)** (Uschakov, 1933)



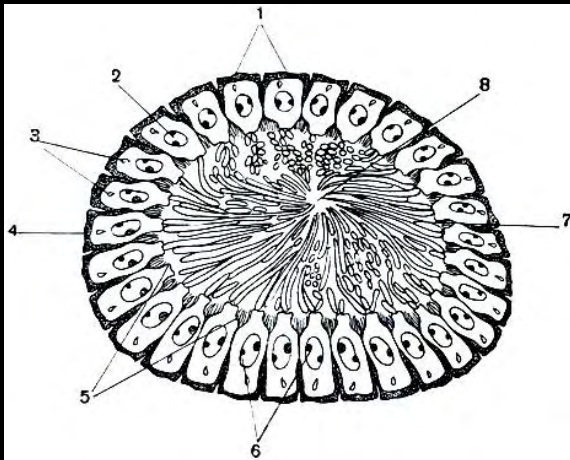
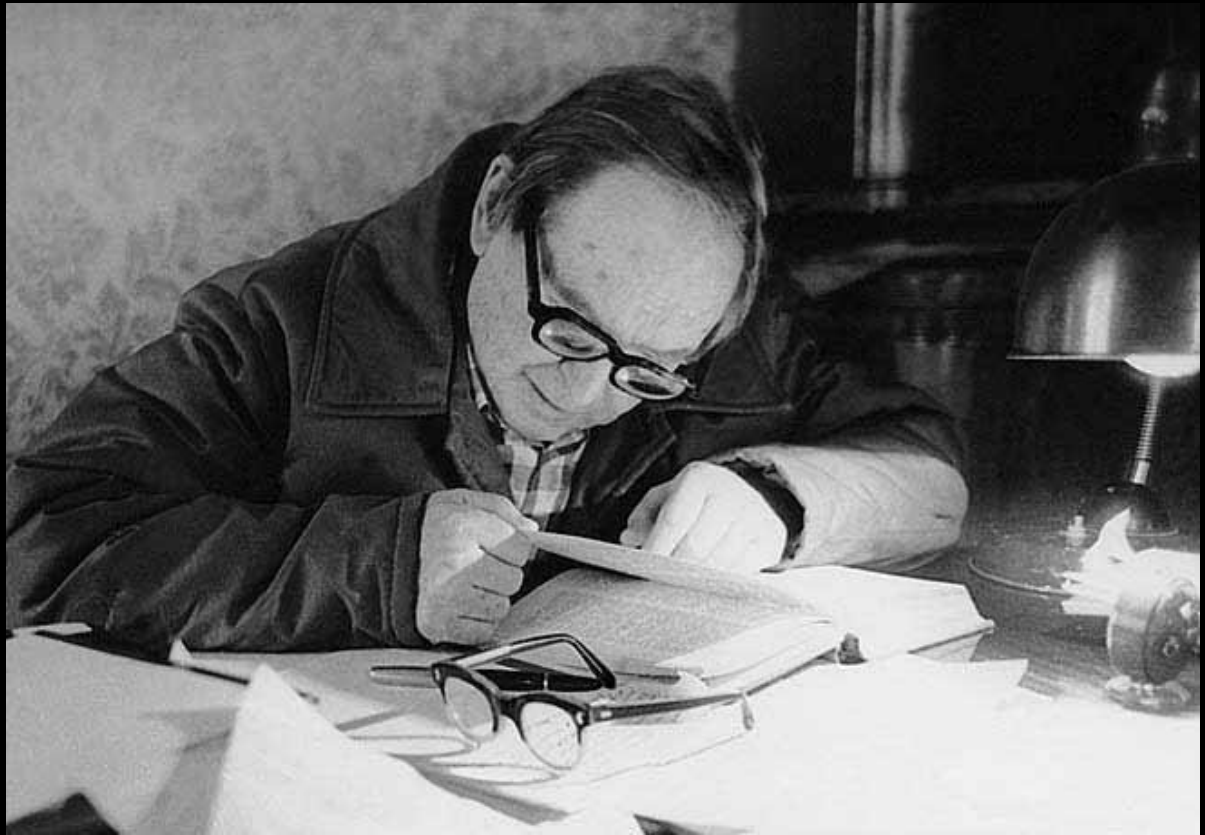
Йоханссон выделил единственный вид (*Lamellisabella zachsi*) в **новый класс Pogonophora**, который сблизил с весьма своеобразными форонидами (**Johansson, 1937, 1933**)



рассматривал его среди вторичноротых

Фауна СССР.
Погонофоры

Иванов А.В.



А.В.Иванов (1906-1992)

Описал около 70 новых видов погонофор.
Автор монографии по погонофорам. Первый
подробно изучил и описал морфологию,
анатомию и эмбриональное развитие погонофор.
Сторонник дейтеростомной концепции
происхождения погонофор.

История изучения Сибоглинид

шаг 2. Открытие Вестиментифер

Первые виды описанных
вестиментифер – обитатели
ХОЛОДНОВОДНЫХ СИПОВ



© Greg Rouse

Lamellibrachia barhami Webb, 1969

Тип Pogonophora

Класс Afrenulata

Отр Vestimentifera

Класс Frenulata



© Charles Fisher

Lamellibrachia luymesii Land, Norrevang,
1975

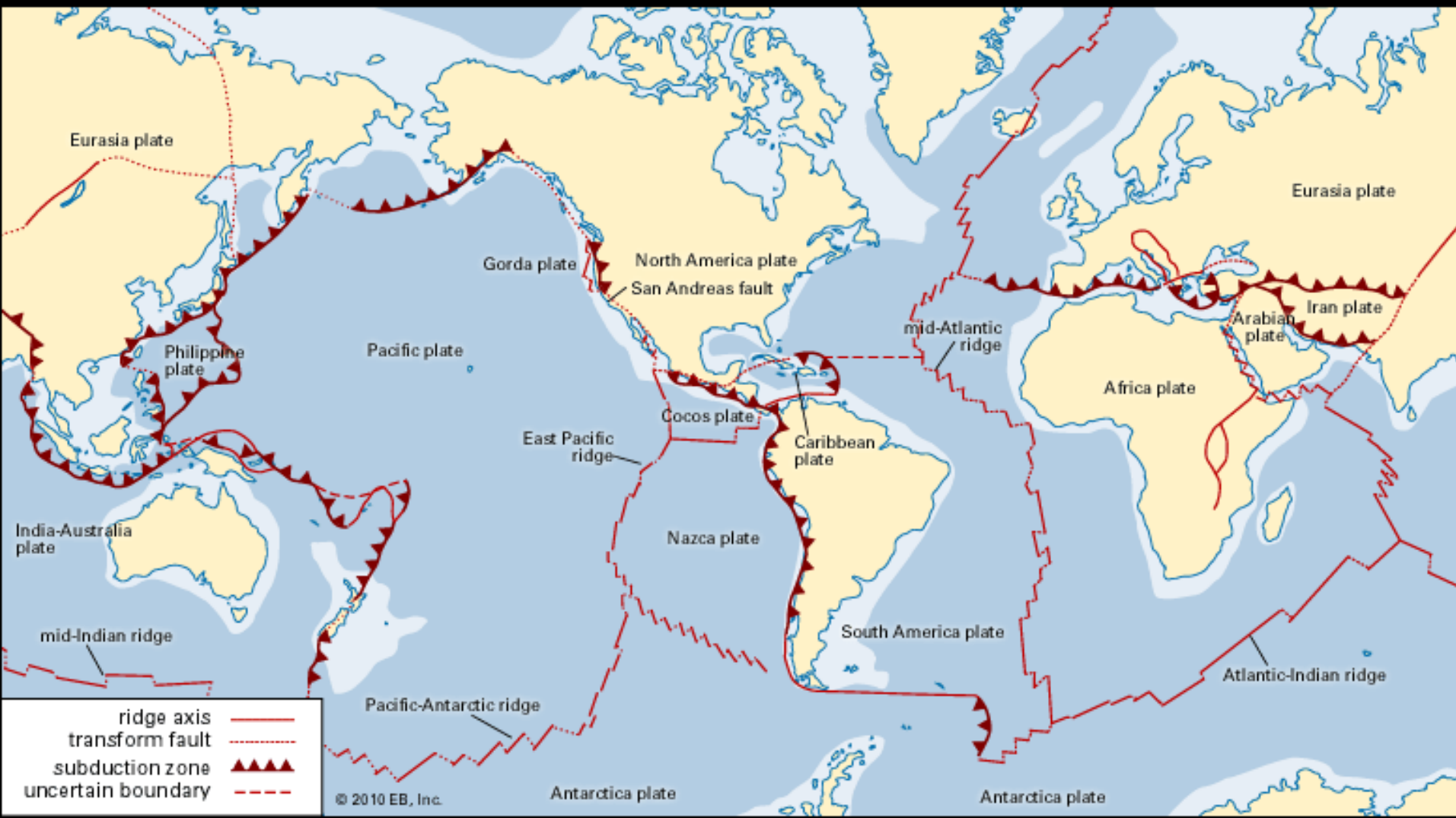
Тип Annelida

Класс Vestimentifera

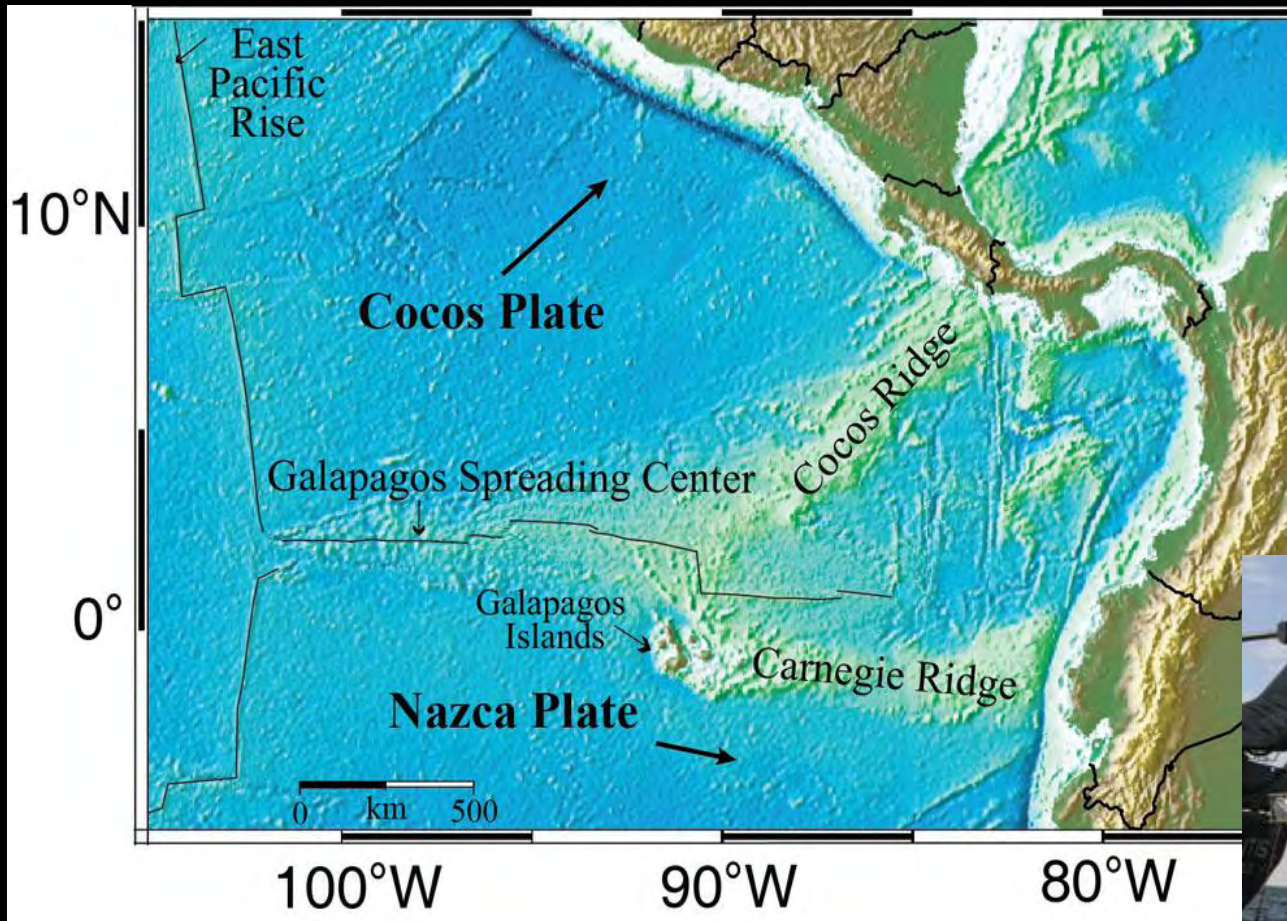
Класс Pogonophora

История изучения Сибоглинид шаг 3. Открытие гидротермальных оазисов Галапагосского рифта, 1976

Прорыв в изучении
вестиментифер был сделан
благодаря геологическим
открытиям и техническими
достижениями

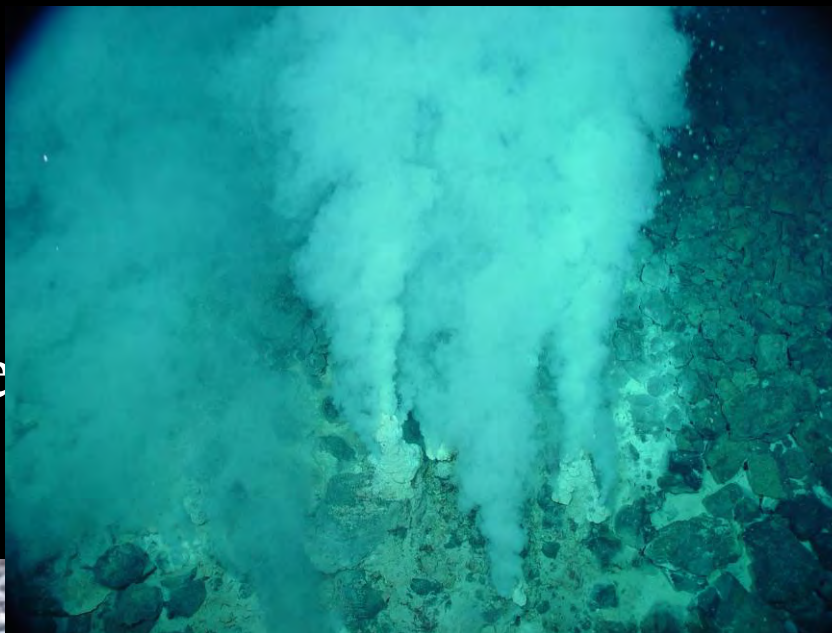


История изучения Сибоглинид шаг 3. Открытие гидротермальных оазисов Галапагосского рифта, 1976



История изучения Сибоглинид шаг 3.

Открытие вестиме
гидротермальных



1978, 1979 погружения на 21гр ВТП
ГОА "Cyana", "Alvin"
«черные и белые курильщики»



НИС «Академик Мстислав Келдыш»



ГОА «Piscès» и
«МИР-1,2»
(ИО РАН)



История изучения Сибоглинид шаг 3. Открытие вестиментифер с гидротермальных оазисов



- В 1980-1985 год Мередит Джонс описал семь видов гидротермальных вестиментифер

- **Обнаружена сегментированная опистосома**

- Описана самая известная вестиментифера гигантская *Riftia pachyptilla*. Сначала выделена в отдельное семейство, затем в отдельный класс



Система предложенная Джонсом в 1985 году

Phylum VESTIMENTIFERA

Class Axonobranchia

Order Riftiida

Family Riftiidae Jones 1980

Genus *Riftia* Jones 1980

Riftia pachyptila Jones 1980

Class Basibranchia

Order Lamellibrachiida

Family Lamellibrachiidae Webb 1969

Genus *Lamellibrachia* Webb 1969

Lamellibrachia barhami Webb 1969

Lamellibrachia luymesii Land and Norrevang 1975

Family Escarpiidae Jones 1985

Genus *Escarpia* Jones 1985

Escarpia spicata Jones 1980

Escarpia laminata Jones 1980

Order Tevniida Jones 1985

Family Tevniidae Jones 1985

Genus *Tevnia* Jones 1985

Tevnia jerichonana Jones 1985

Genus *Oasisia* Jones 1985

Oasisia alvinae Jones 1985

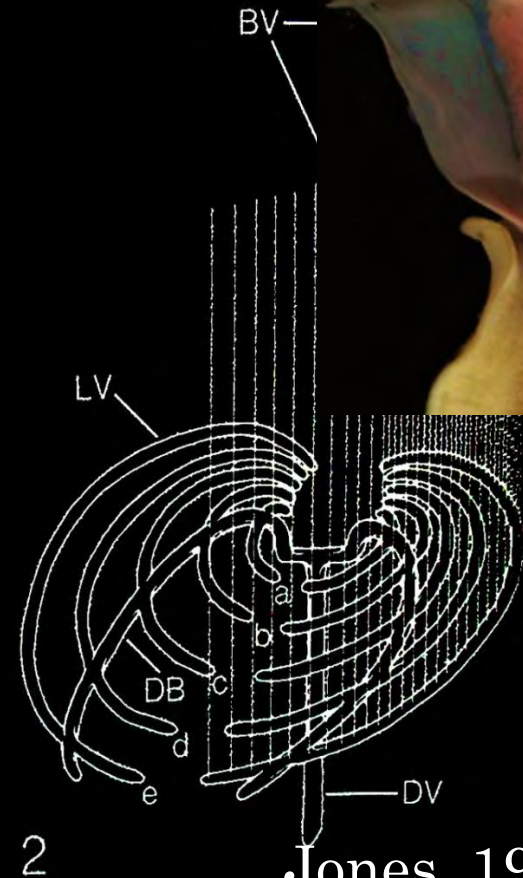
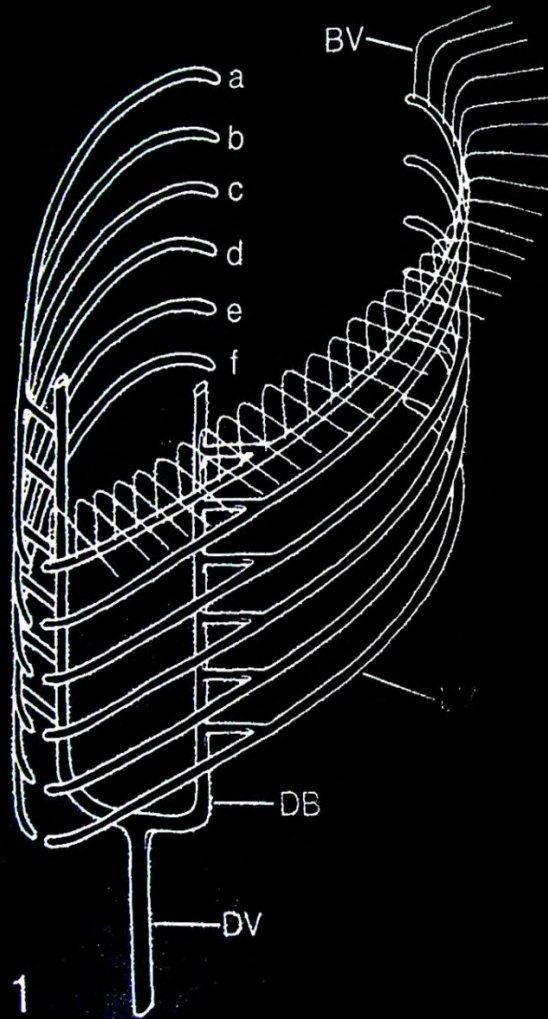
Family Ridgeidae Jones 1985

Genus *Ridgeia* Jones 1985

Ridgeia piscesae Jones 1985

Ridgeia phaeophiale Jones 1985

Circulatory systems of tentacles

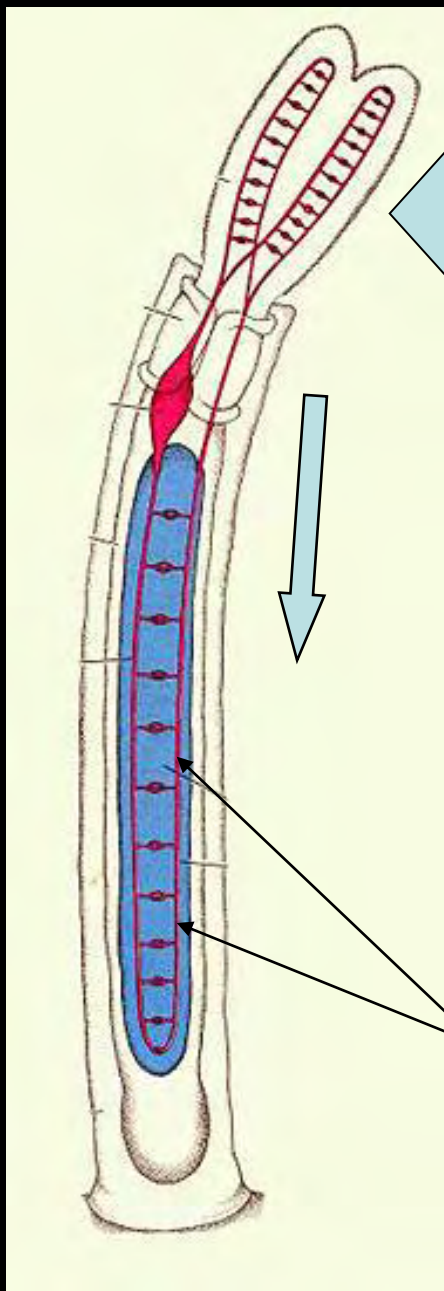


Jones, 1985



- Class Axonobrachia
- With only *R.pachyptila*

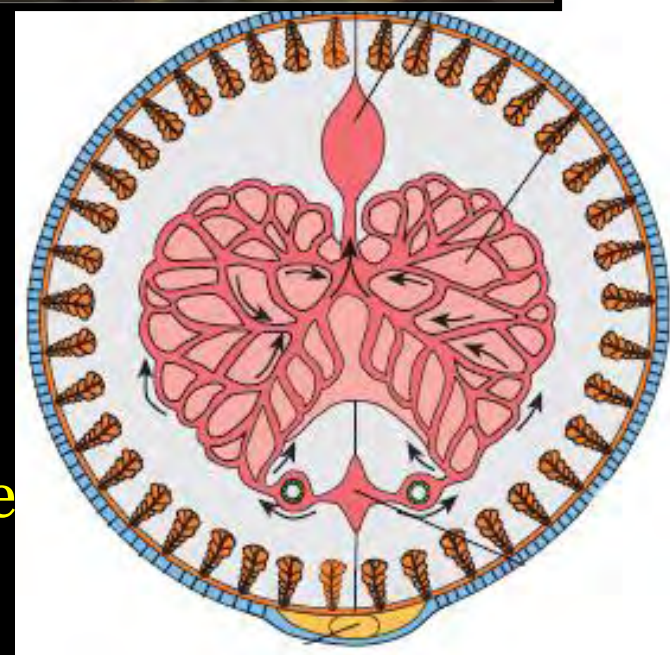
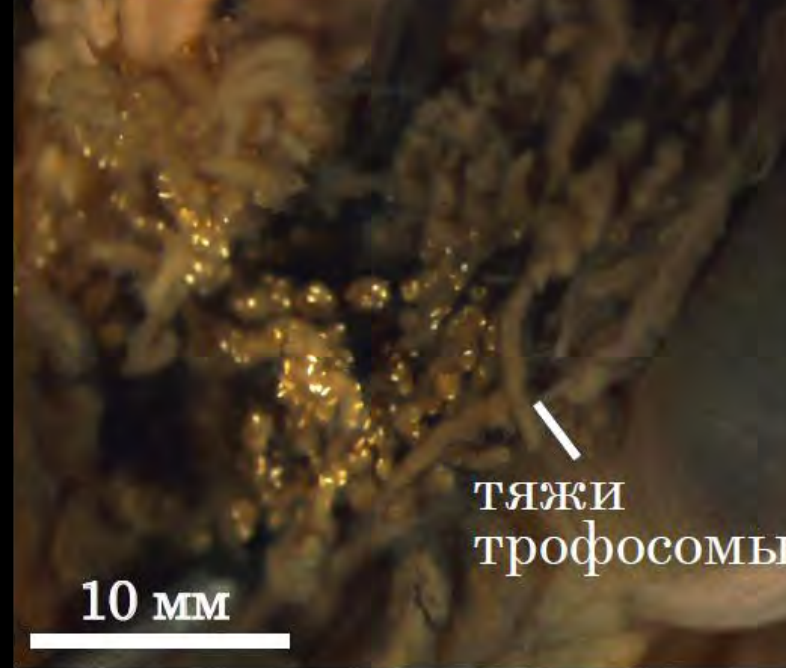
- Class Basibranchia
- All other vestimentiferans



H_2S ,

O_2 , CO_2 ,
 H_2

**Трофосома – ткань
содержащая
эндосимбиотические
бактерии**



Соотношение $^{13}C/^{12}C$ в мышцах и трофосоме одинаково - бактерии или их метаболиты – источник пищи (1980-ые, , Cavanaugh et al., 1981; Felbeck, 1981)

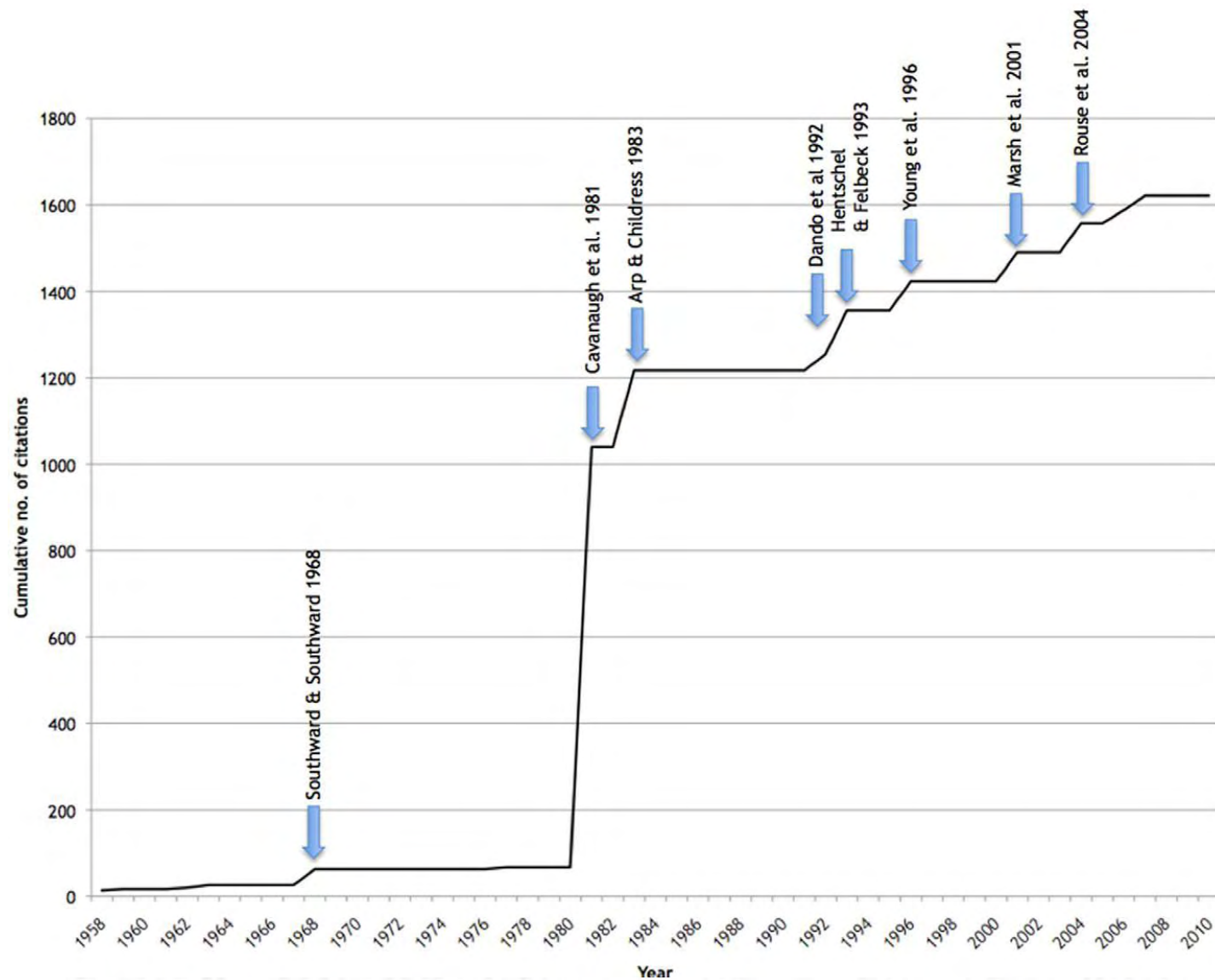
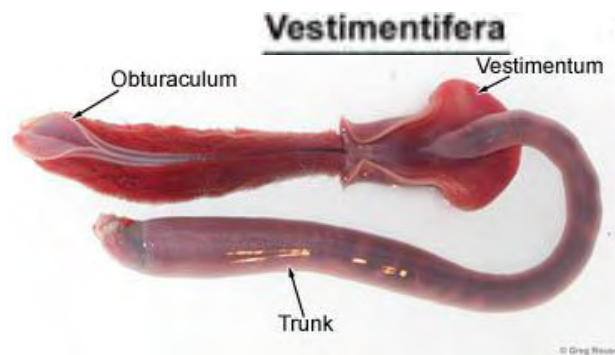


Figure 1. Citation counts for papers published in the journals *Nature* or *Science*. Cumulative citation count for papers published in over the years 1958 to 2007 that deal exclusively with species in the annelid clade Siboglinidae (papers covering general vent/seep biology or symbiosis in general are not included). Significant discoveries are highlighted by arrows and major increases in total citations. These include discoveries in feeding [10], the discovery of bacterial symbiosis [13], sulfide binding [18], tubeworms at shipwrecks [20], respiration [22], embryology [23], larval dispersal [24] and the new clade of siboglinids (*Osedax*) that consume whale bones [25].
doi:10.1371/journal.pone.0016309.g001



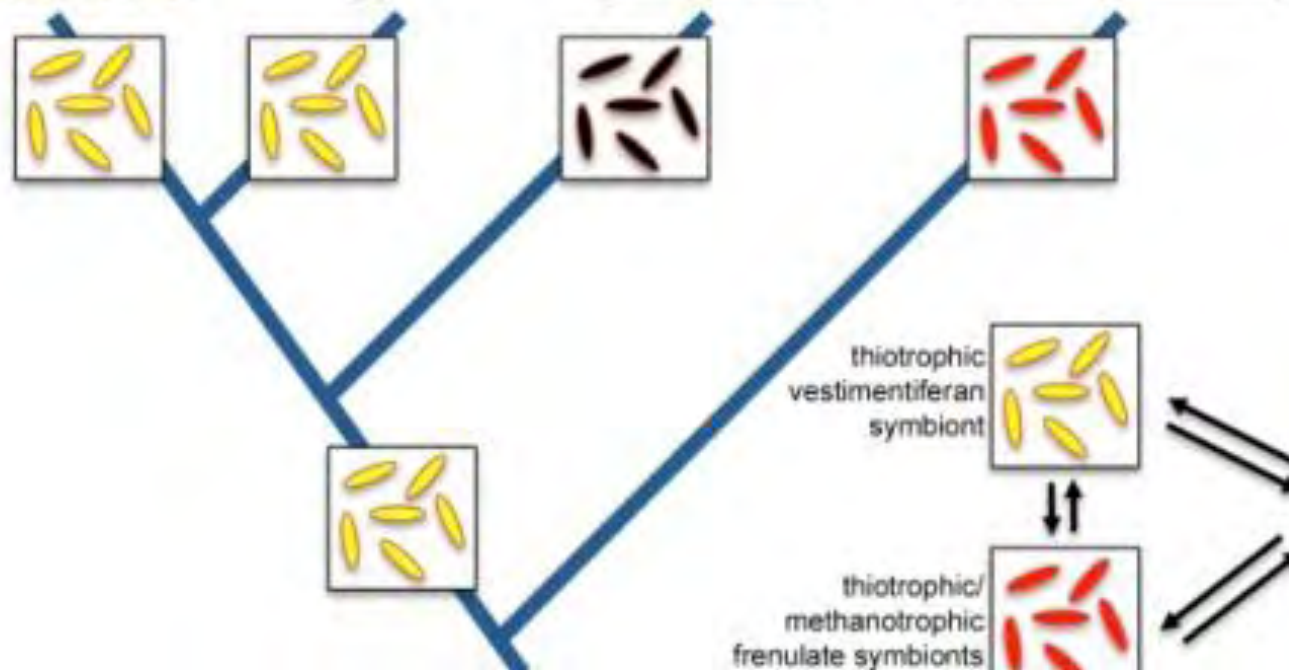
Sclerolinum



Osedax



Frenulata





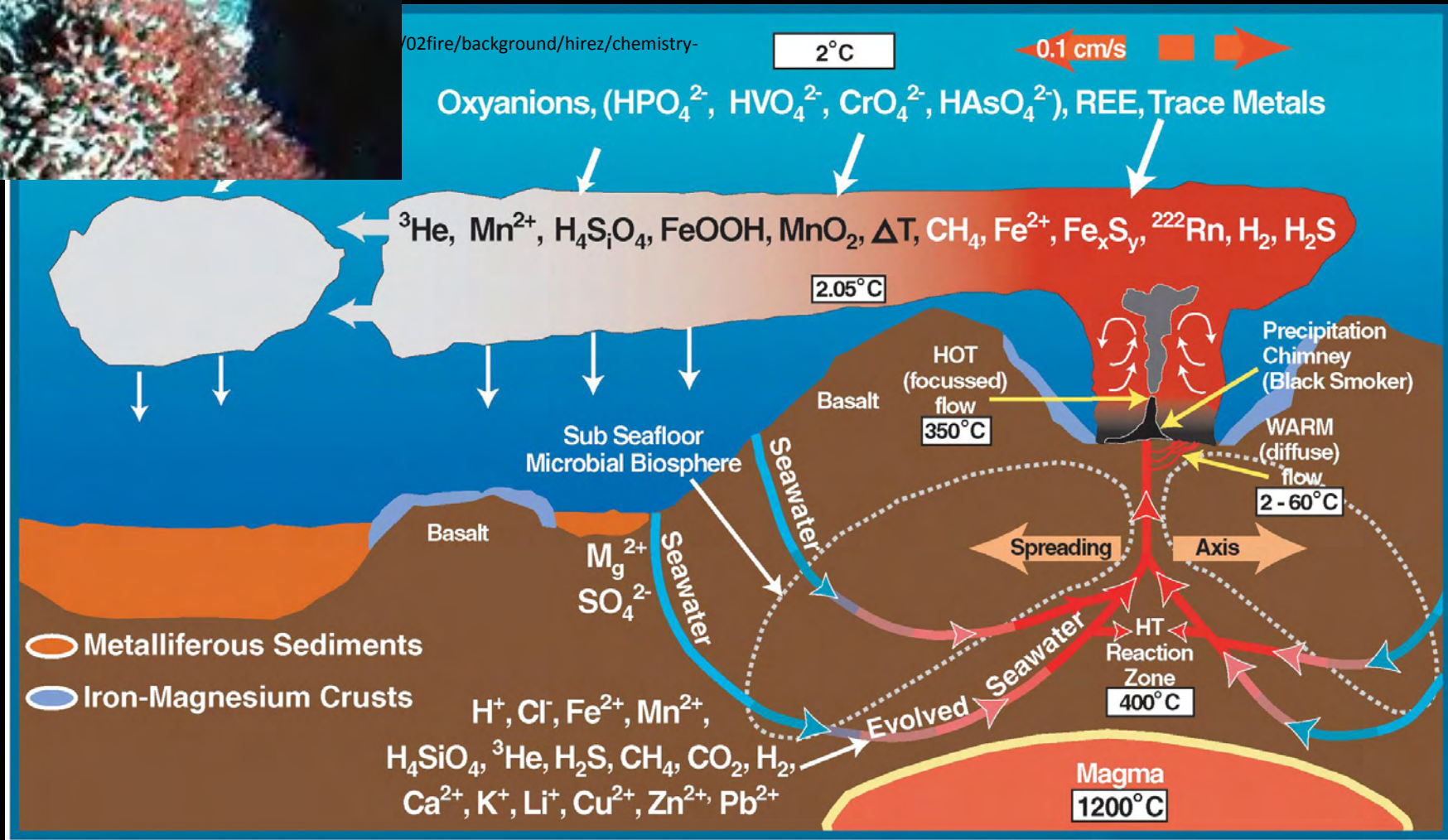
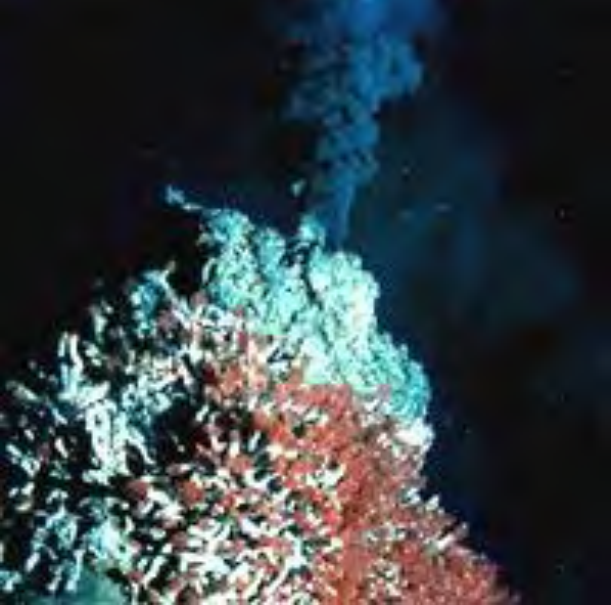
VESTIMENTIFERA

-20 видов

-Вестиментум(несет щупальцевый аппарат), туловище, сегменты опистосомы

Биотоп #1

Гидротермальные источники



A

B

O

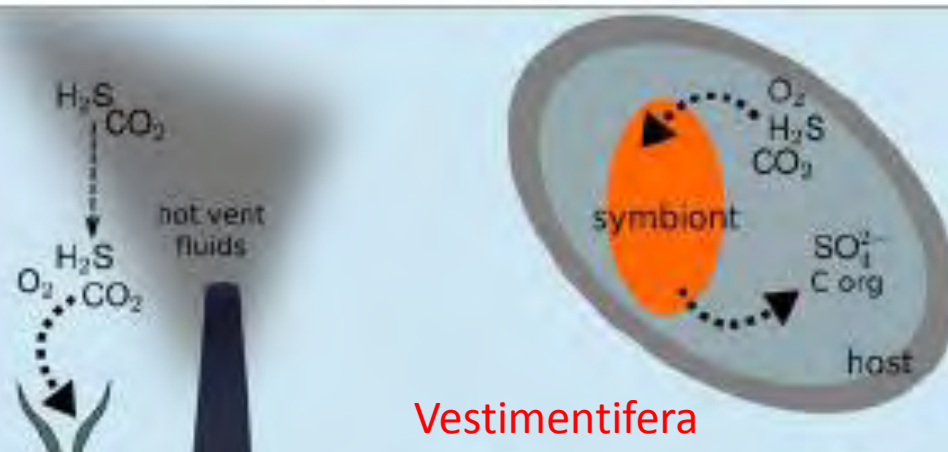
bf

V

C

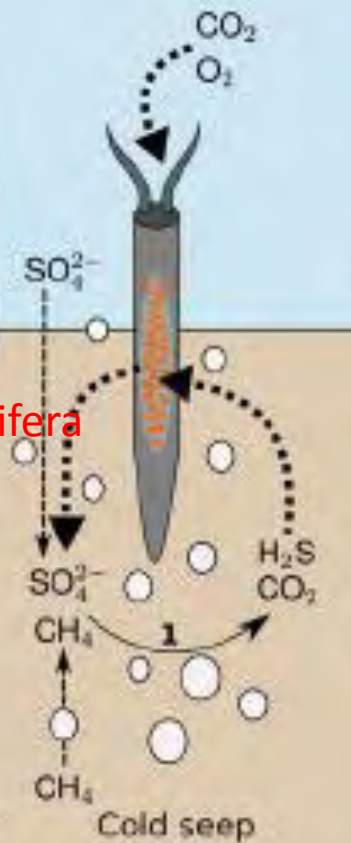
Colony of *L. satsuma* attached on a whale bone in an aquarium
(Miyamoto et al 2013)

Sulfide-oxidizing symbionts



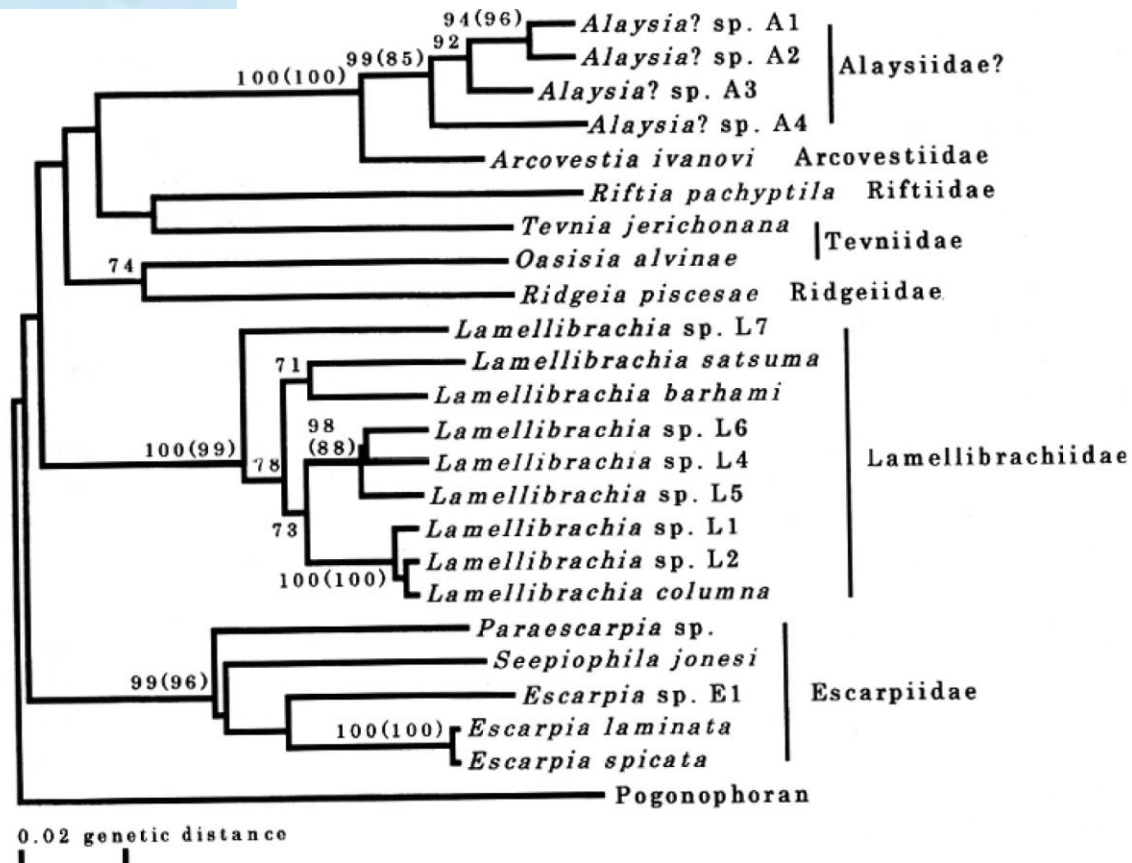
Vestimentifera

Vestimentifera



Hydrothermal vent

Cold seep



Tubes, external morphology



Tubes, external morphology

-Бета-хитин

-прочный

по сравнению с альфа-формой

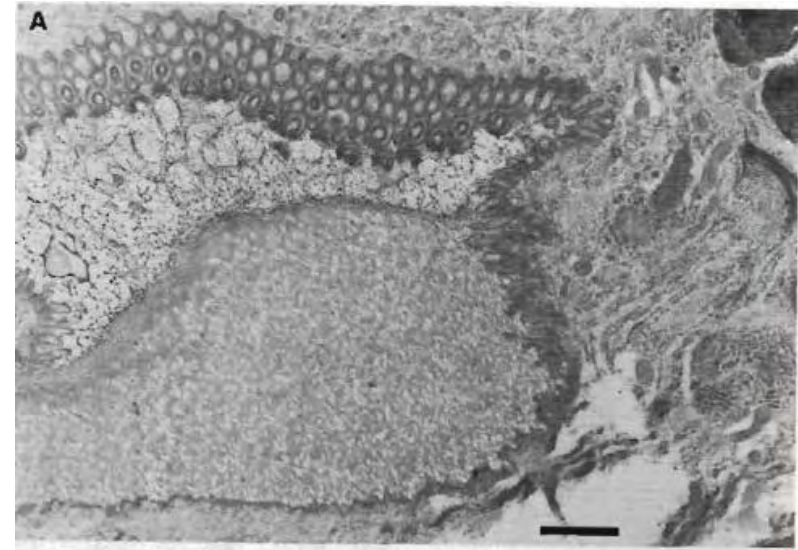
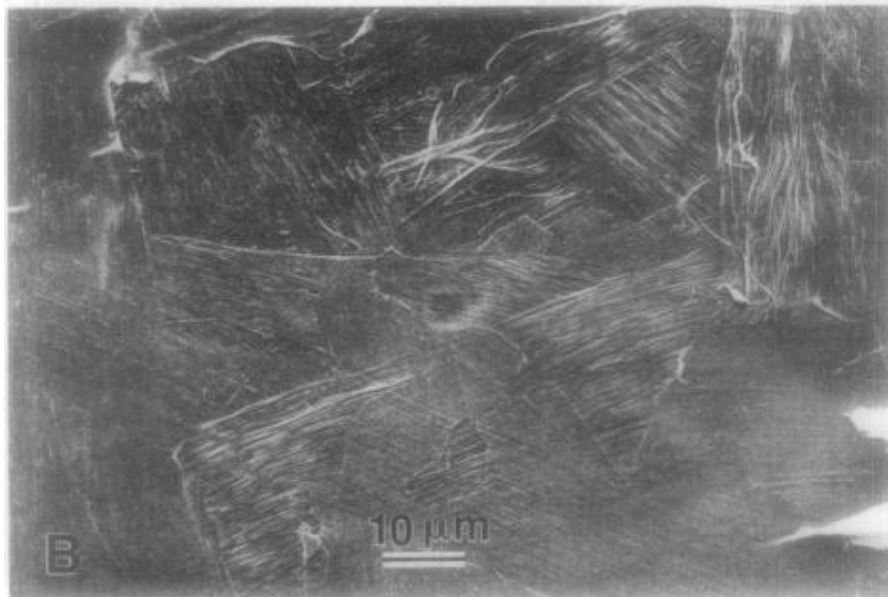
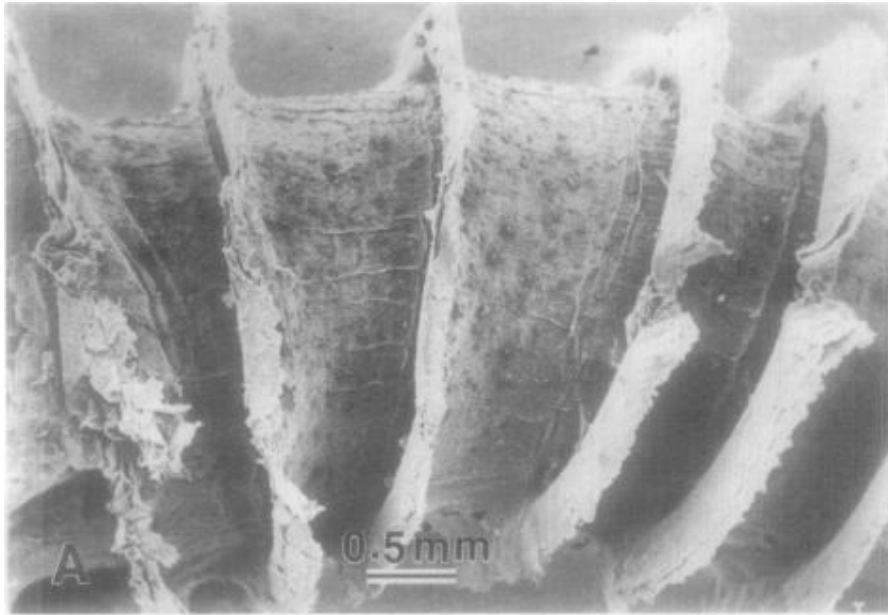
-случайное перекрещивание лент

фибрилл хитина

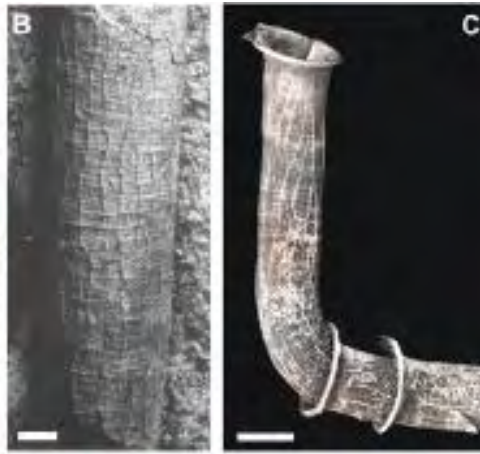
-с cup-shaped microvilli

-рост

0,77-1,2 см в год, значит 2 метровые
трубки возрастом 175-250 лет;
однако на бобах может быть и
быстрее...(8 см)



Tubes, external morphology

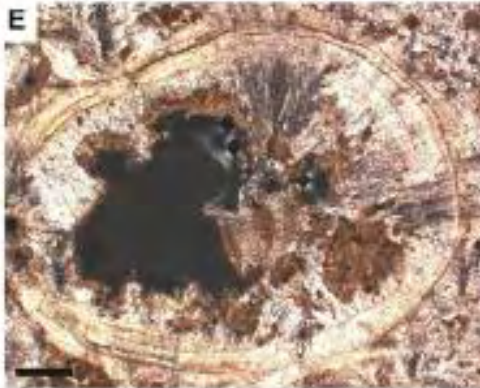


H1: Силур – Девон
Южного Урала : *Yamankasia rifeia* и *Tevidestus serriformis*
(Shpranskaya et al., 1999).

H2:
Карбон Ирландии Северо-
восточная Сибирь (Кузнецов и
др., 1994)
+ Мел Кипр, Оман, Грузия
+ Юра Калифорнии
(Little et al 2007)

H3:
Молекулярные часы –
Кайнозой

Когда же появление?????



Vestimentifera

Morphology

OR- obturacular region

Pair of body projections, surrounding by layers of tentacles.

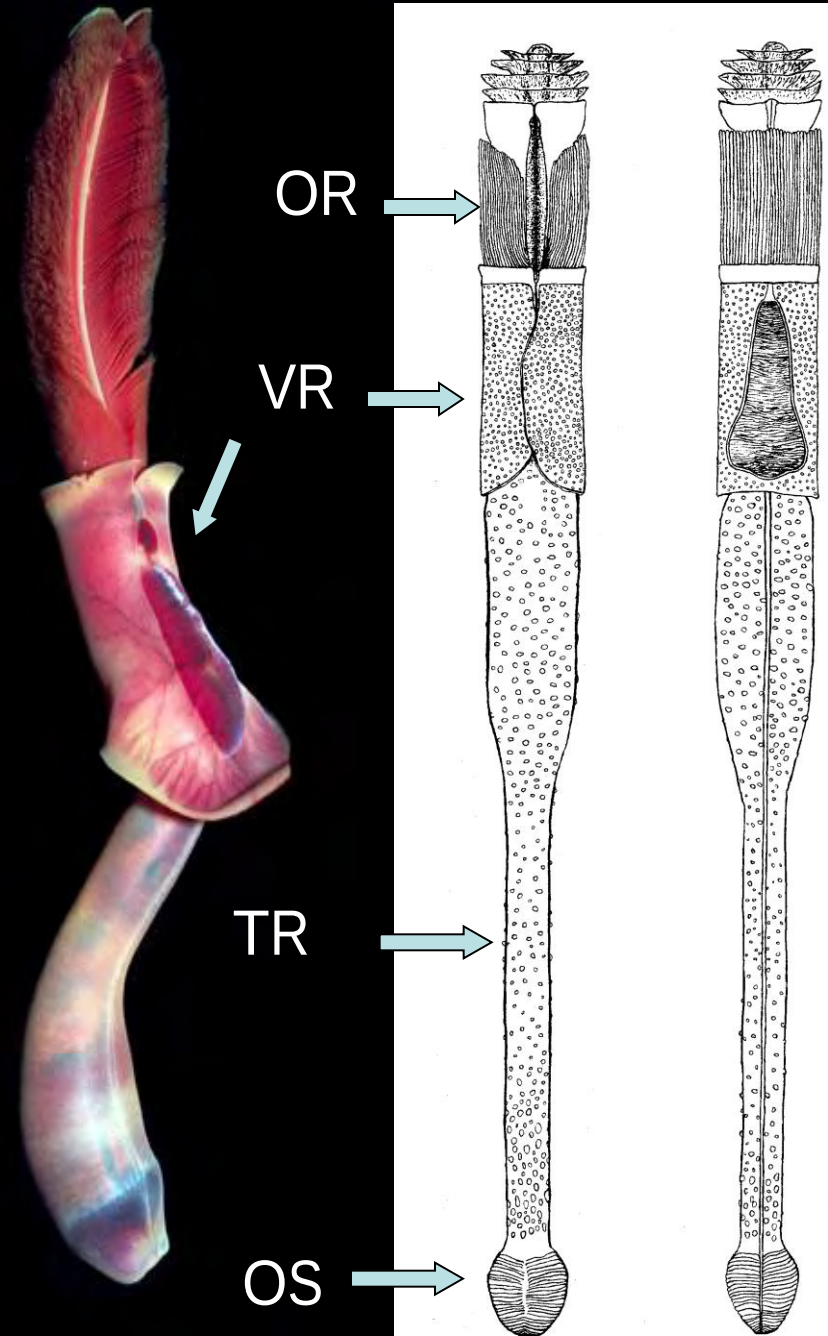
VR- vestimental region.

Carries the ciliary field on ventral side. On dorsal side pair of body folds

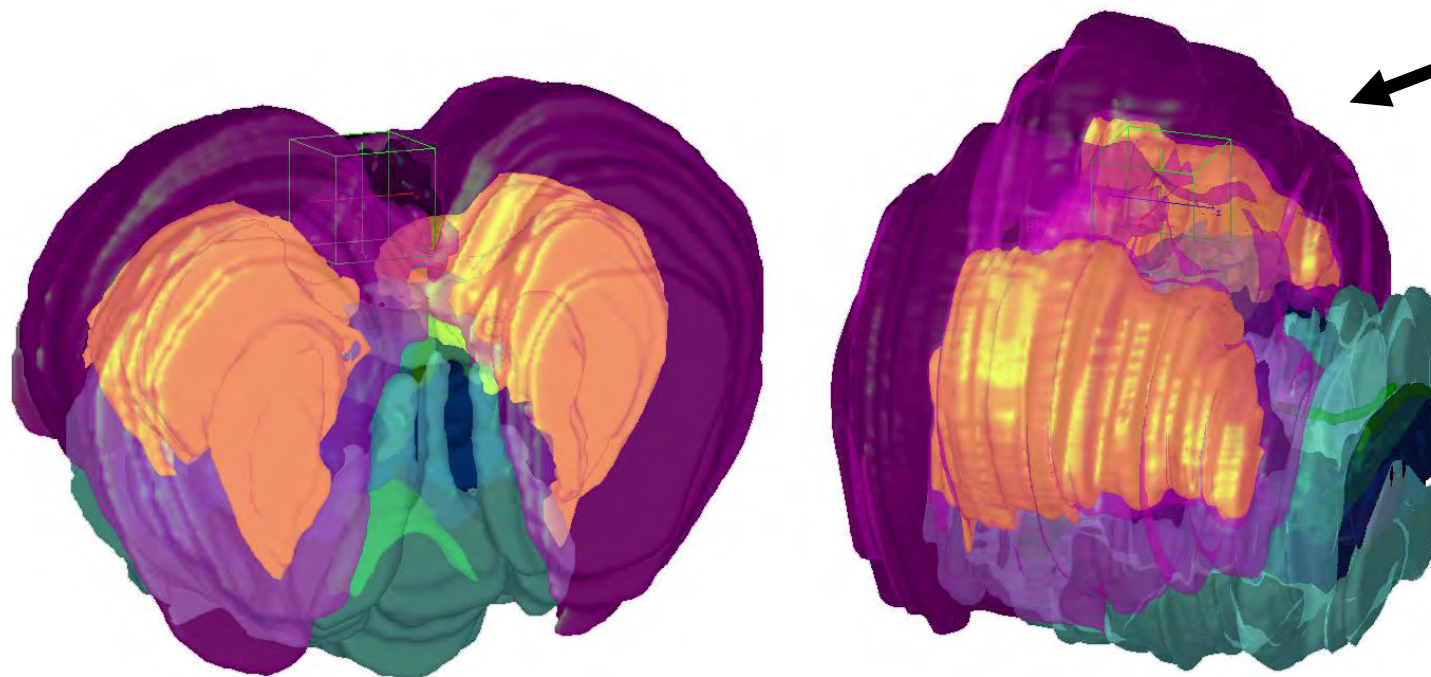
TR- trunk region. Coelomic cavity well developed.

Contains trophosoma

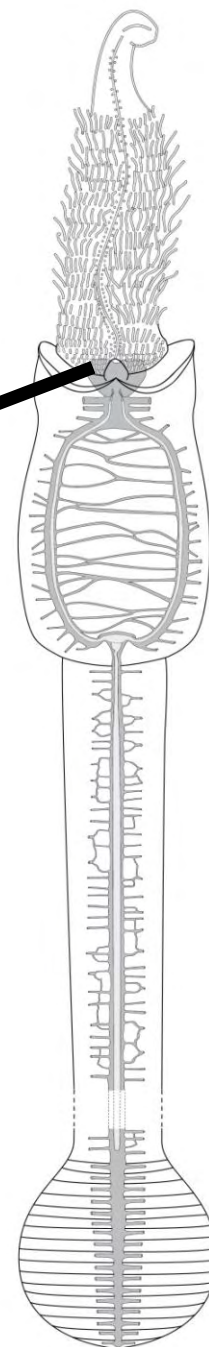
OS- opistosoma – segmented part with rows of cheta



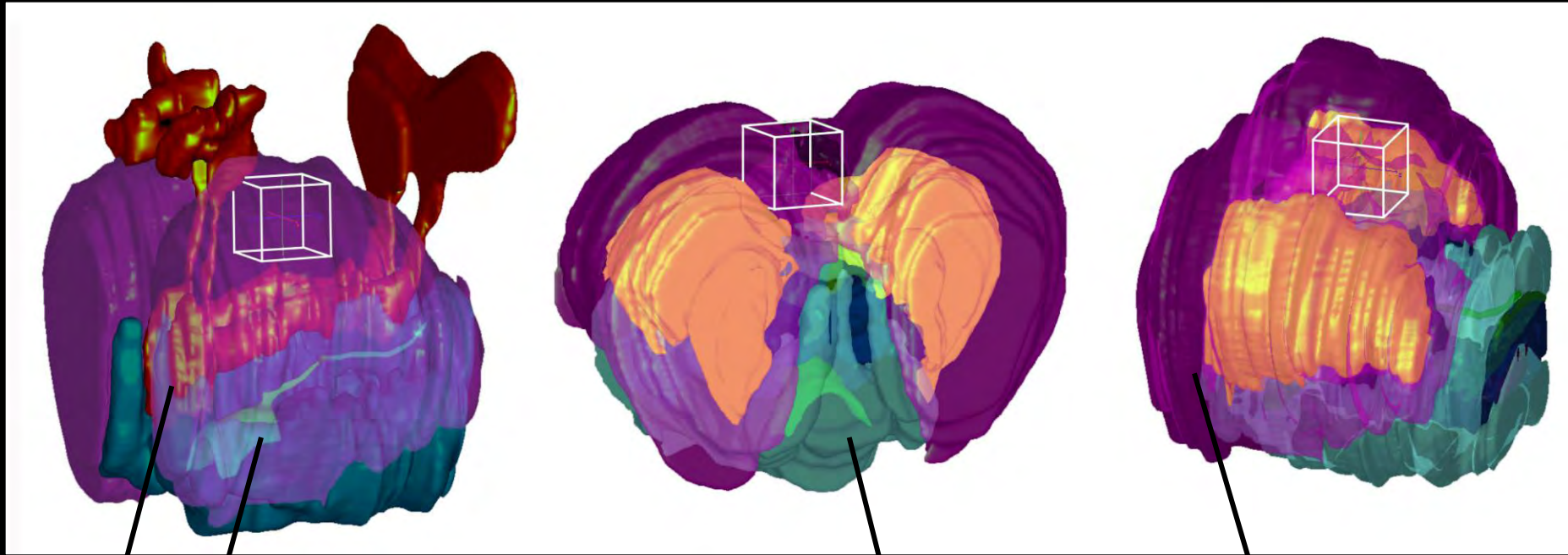
Нервная система *Riftia pachyptila*



МОЗГ



Мозг *Riftia pachyptila*



околокишечный
целом

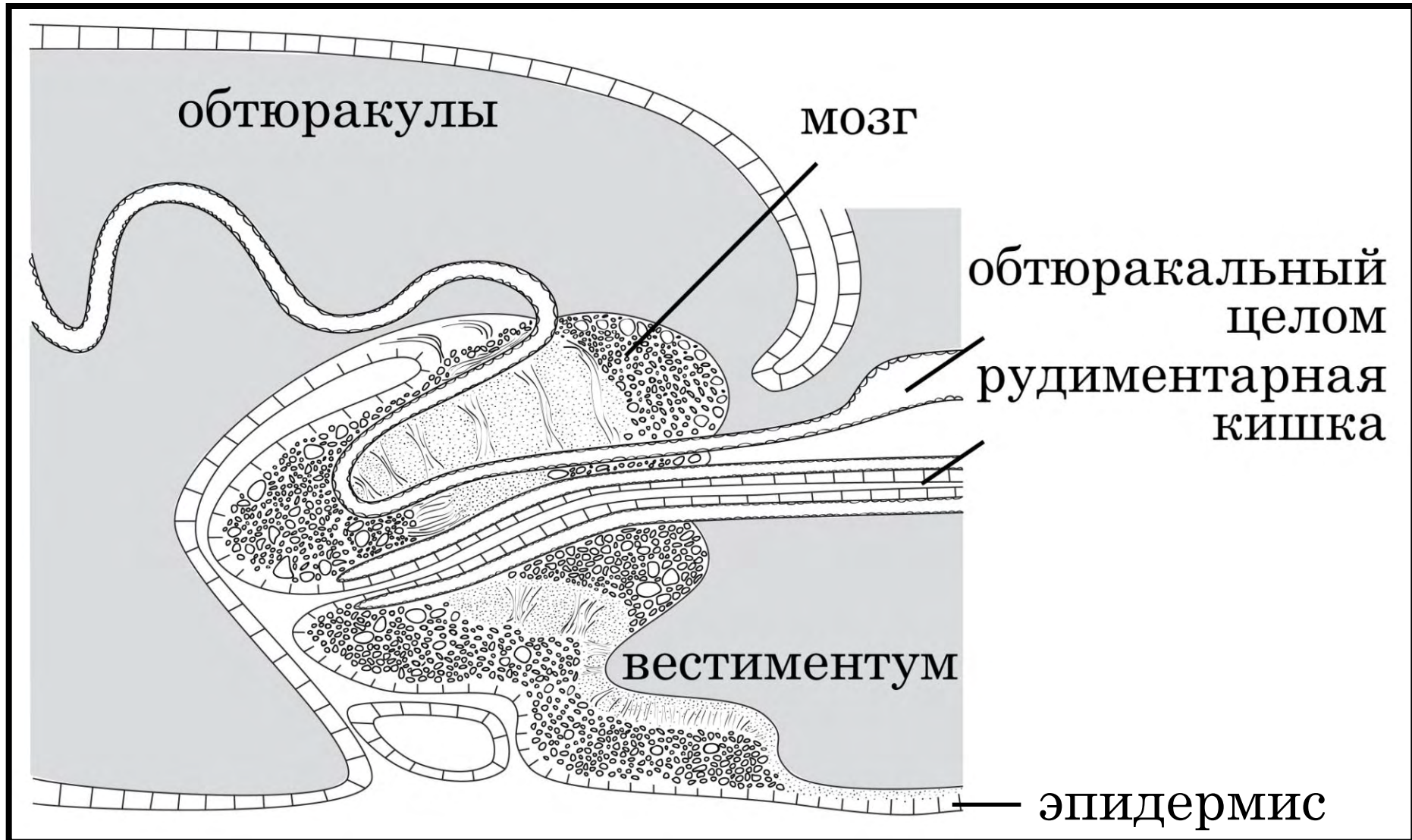
обтюракальные
целомы

трехдольчатое
вентральное
скопление

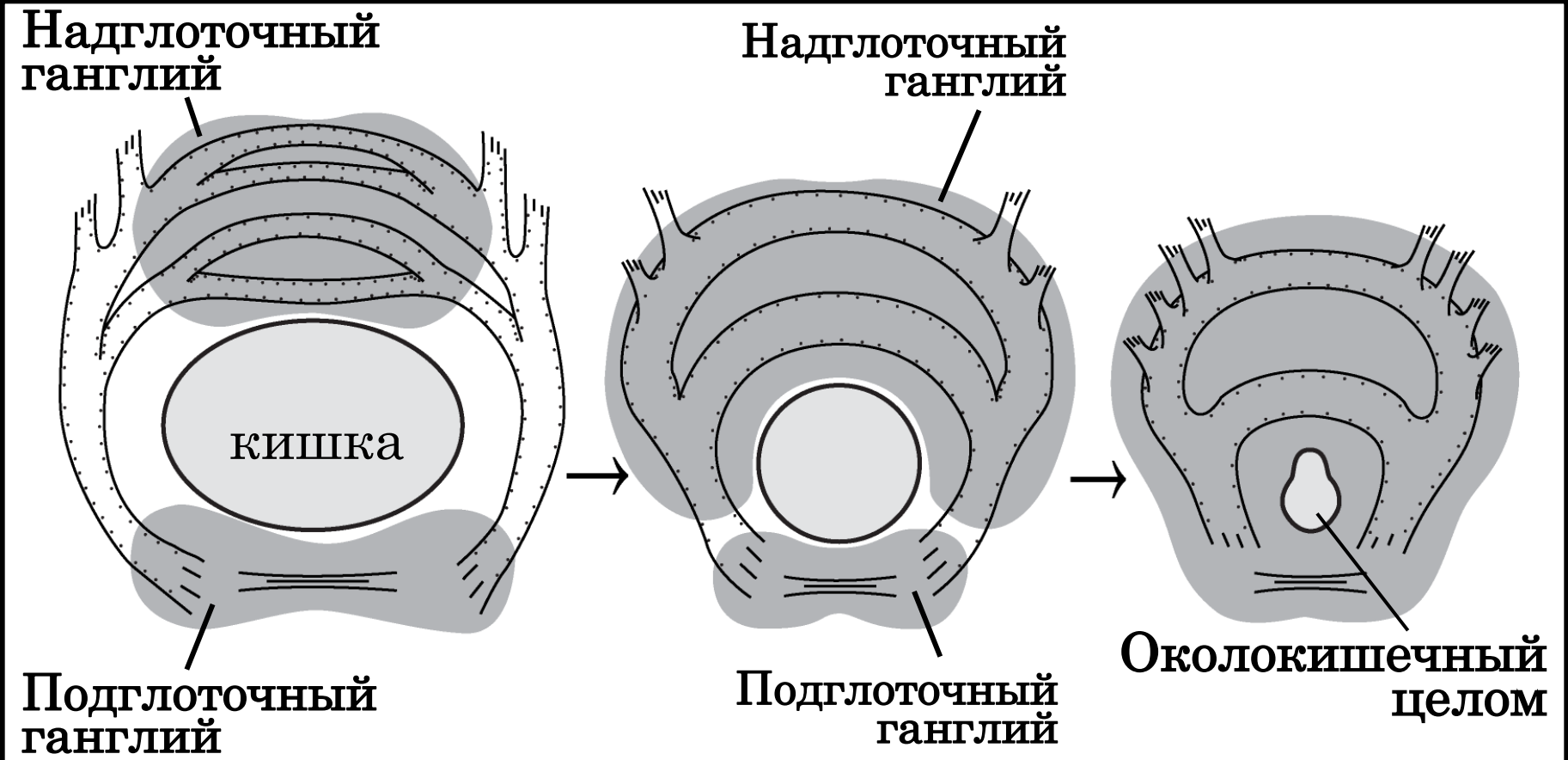
периферические
зоны
боковых
лопастей

Ребро куба: 255 мкм

Положение мозга



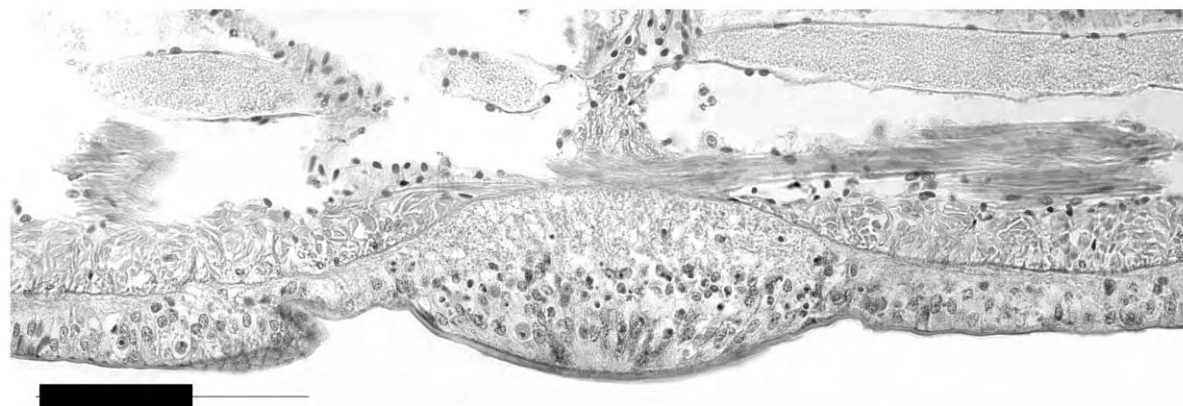
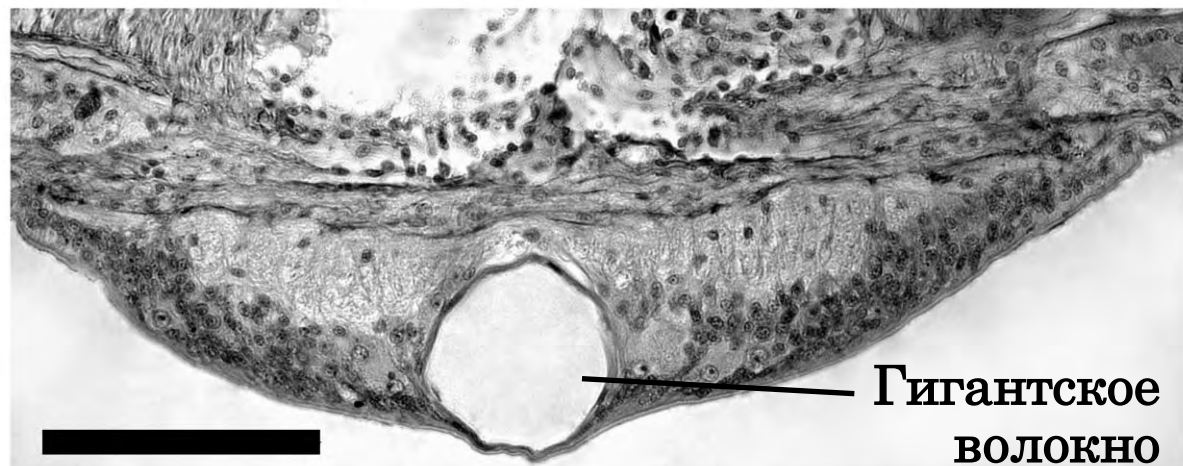
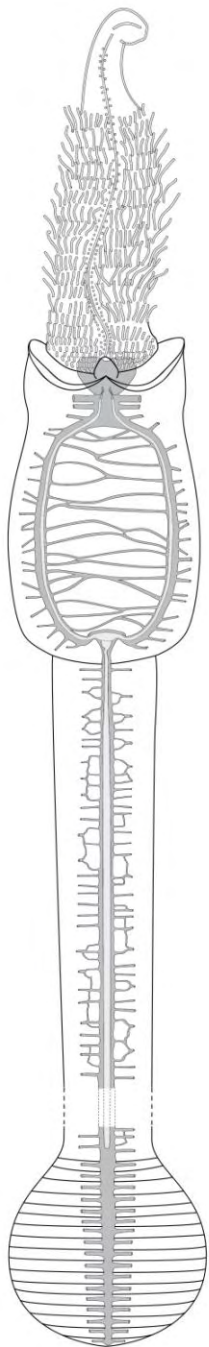
Происхождение мозга вестиментифер



Аннелиды
(по Orrhage,
Müller, 2005)

Гипотетическая
промежуточная
стадия

Вестиментиферы



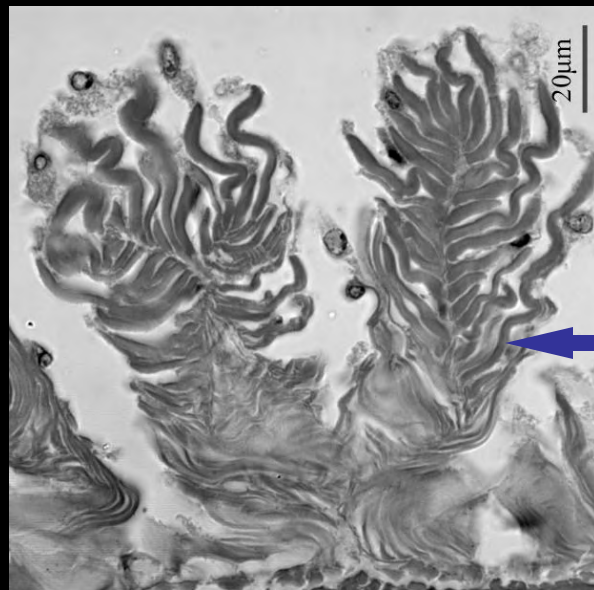
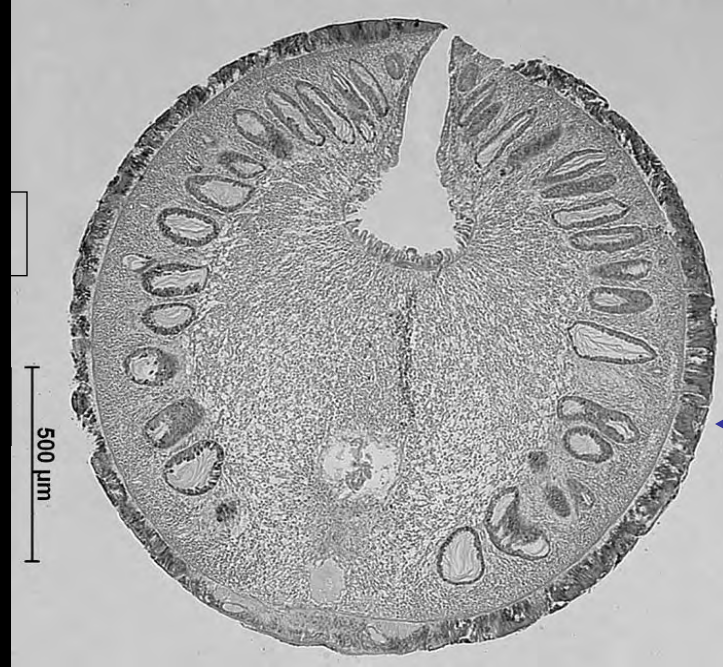
Масштаб: 100 мкм

Musculature

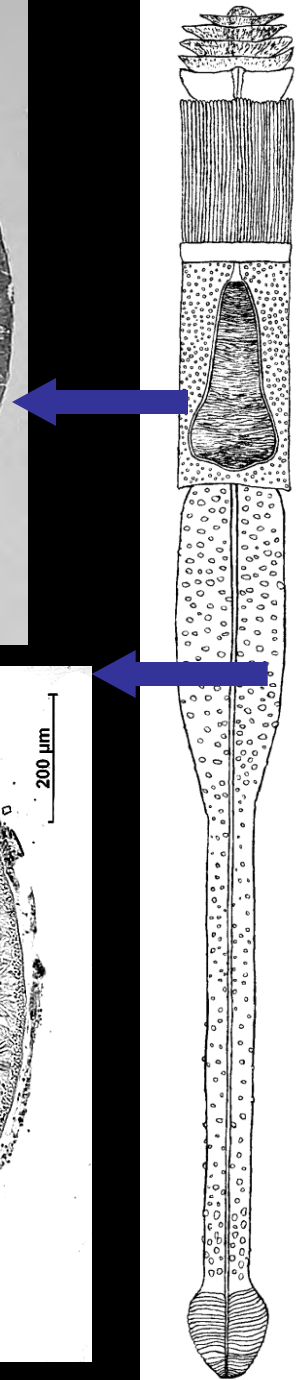
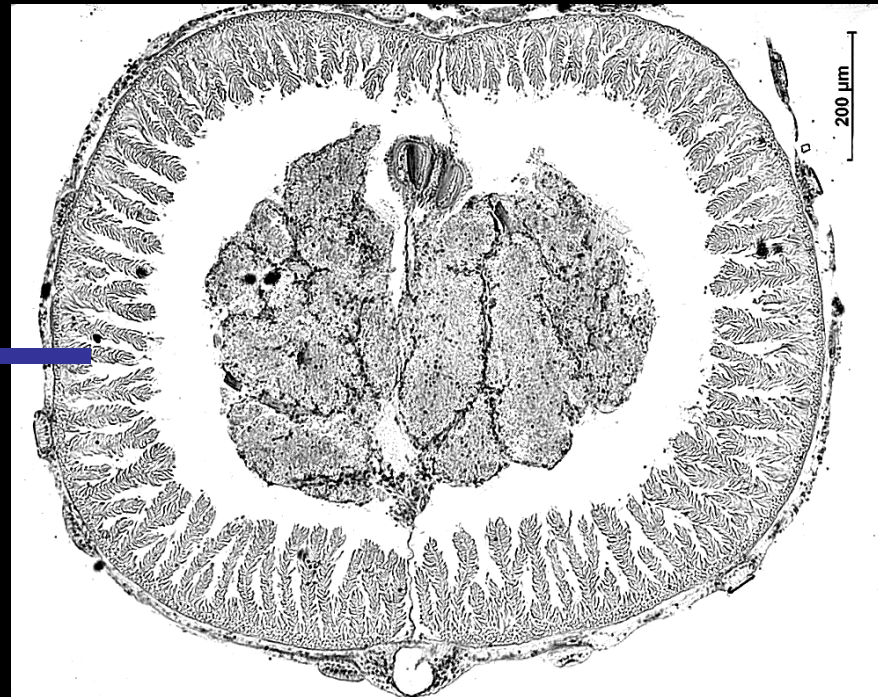


longitudinal

circular



Feather-like longitudinal
muscles



tentacles

Питание

Шаг 1 растворенные в воде газы диффундируют в кровь через щупальца или поверхность тела

H_2S ,

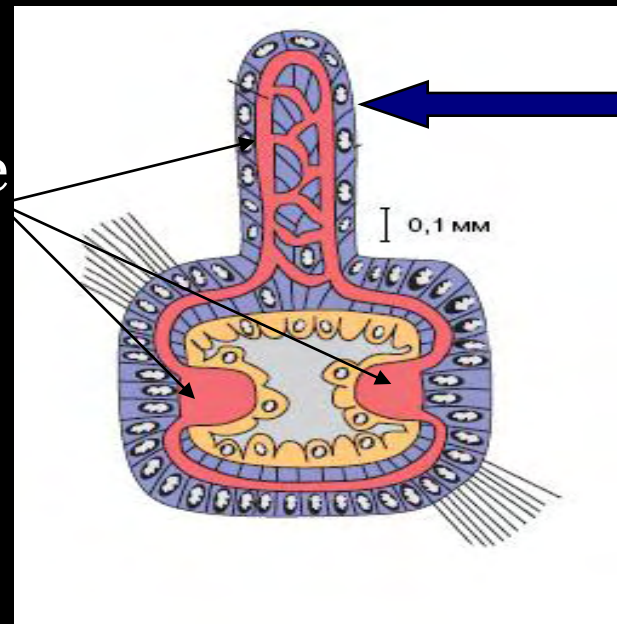
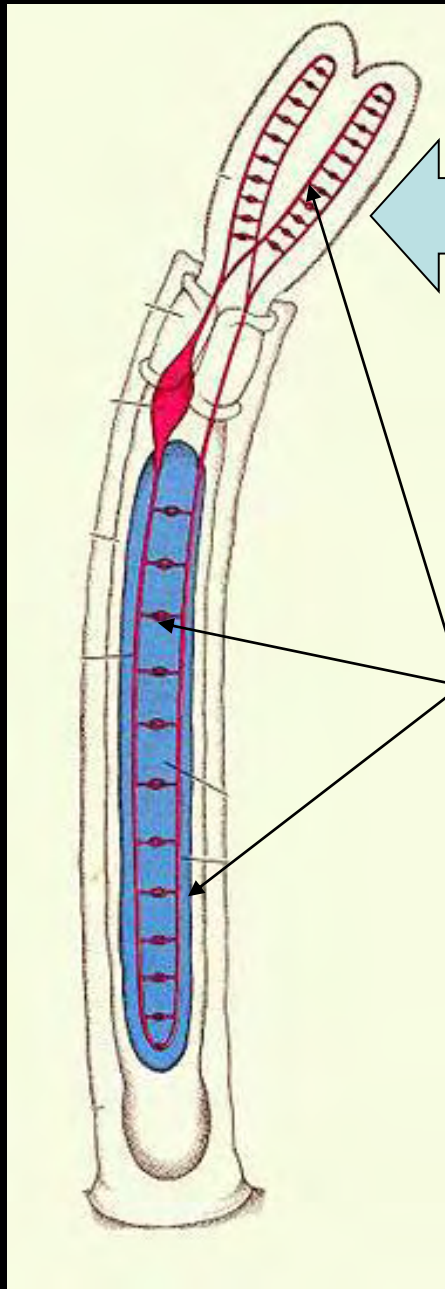
O_2 , CO_2

Кровеносные
сосуды

пиннула

0,1 мм

Поперечный срез через щупальце

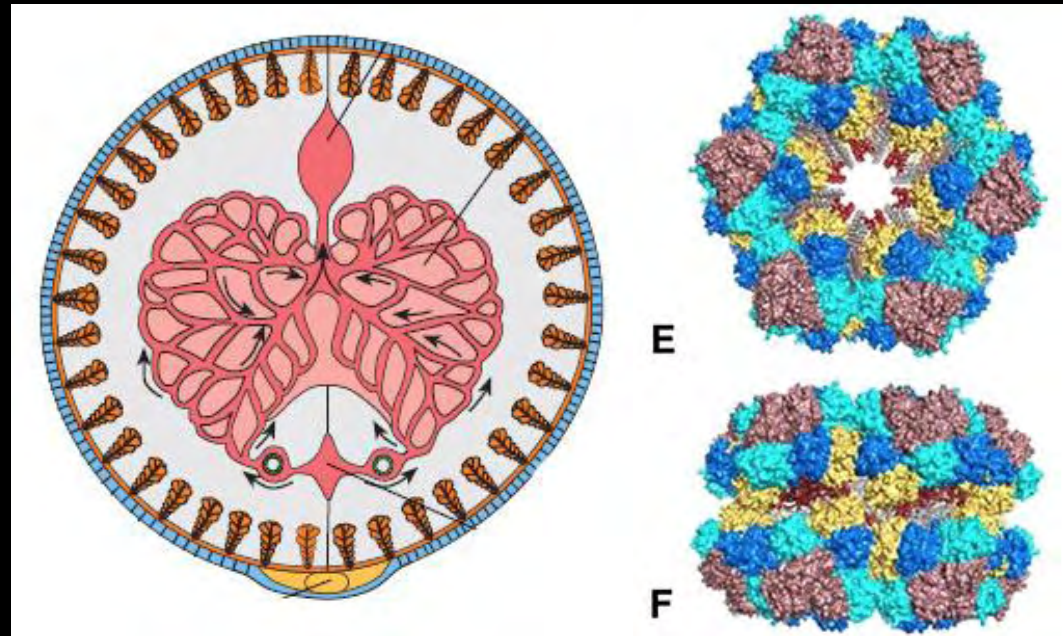


Питание

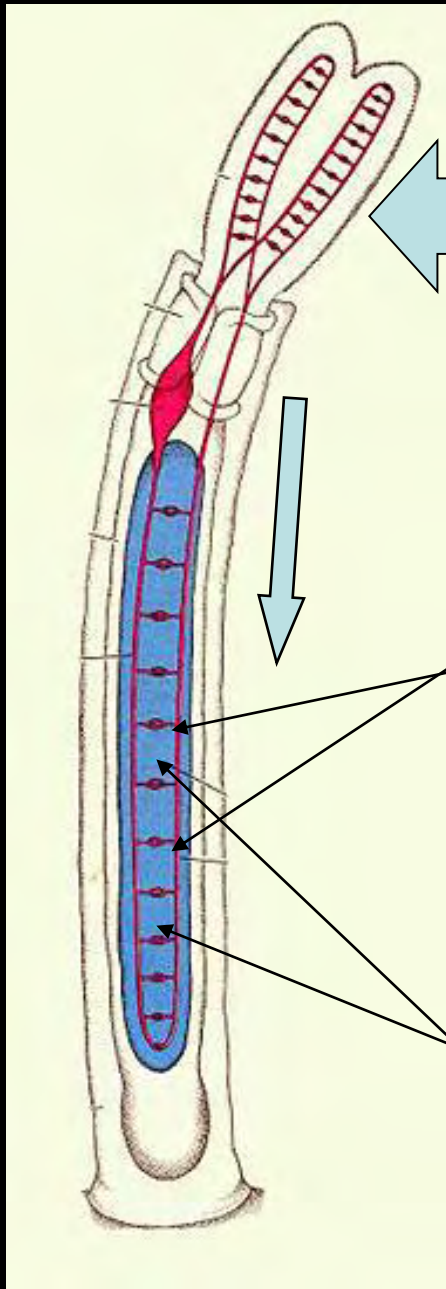
Шаг 2 Вентральный
кровеносный сосуд доставляет
кровь, богатую растворенными
газами к трофосоме

H_2S
 O_2, CO_2

Вентральный
кровеносный
сосуд



Трофосома – ткань содержащая
эндосимбиотические бактерии



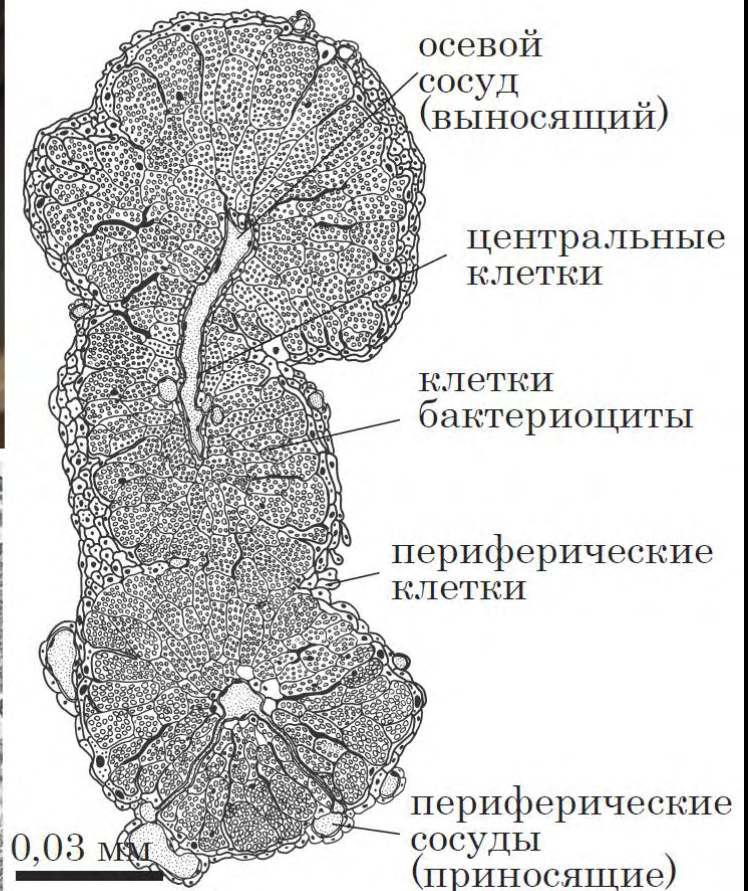
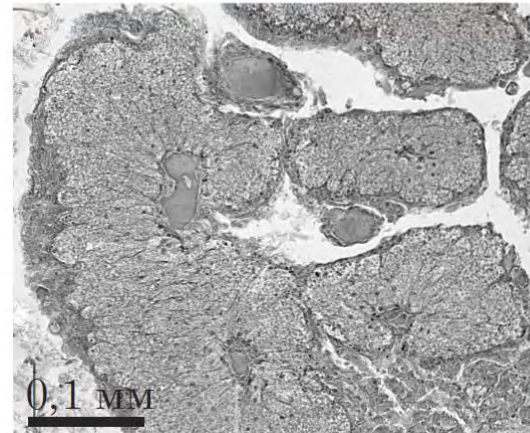
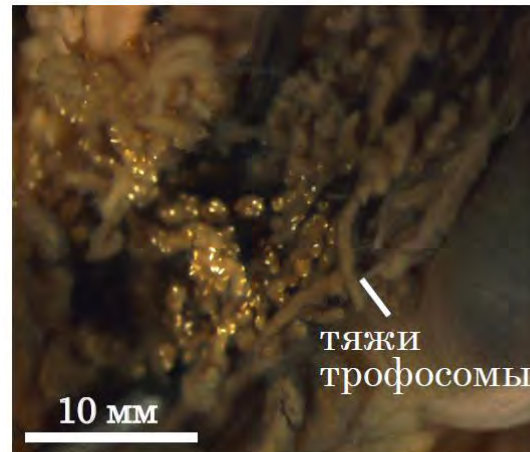
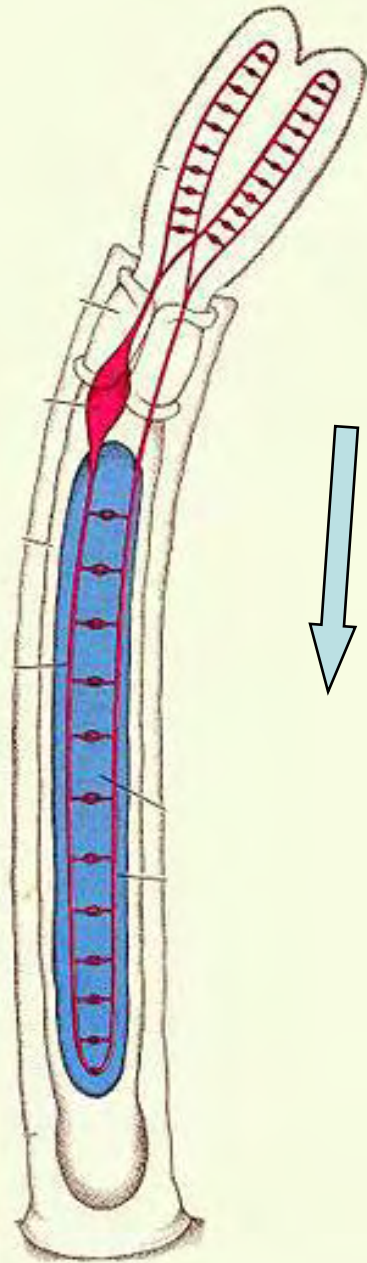
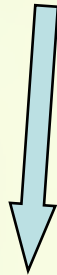
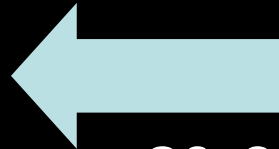
Питание

Шаг 3 В трофосоме

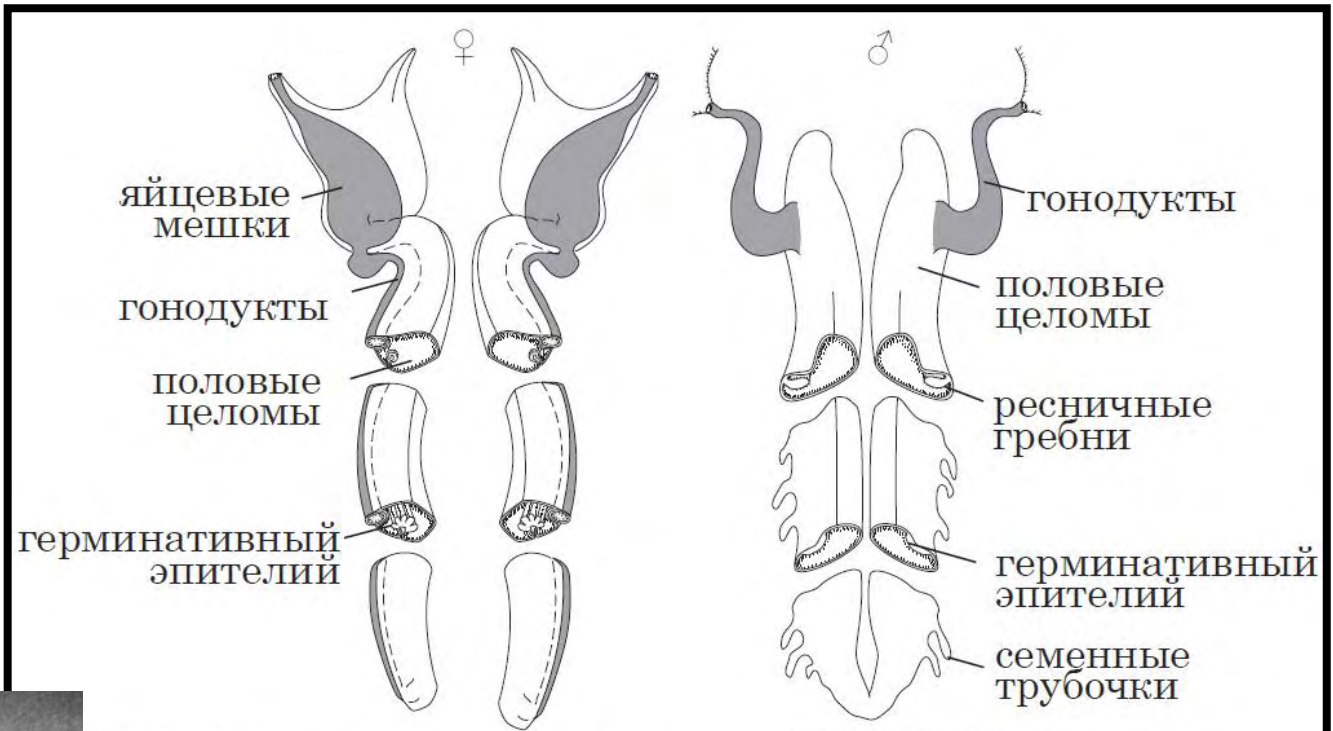
хемосинтезирующие бактерии
окисляют H_2S , за счет полученной
энергии фиксируют CO_2

H_2S ,

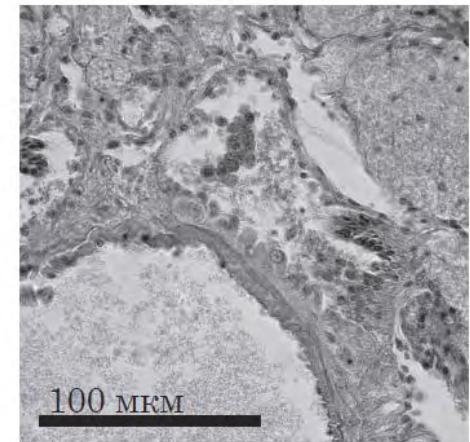
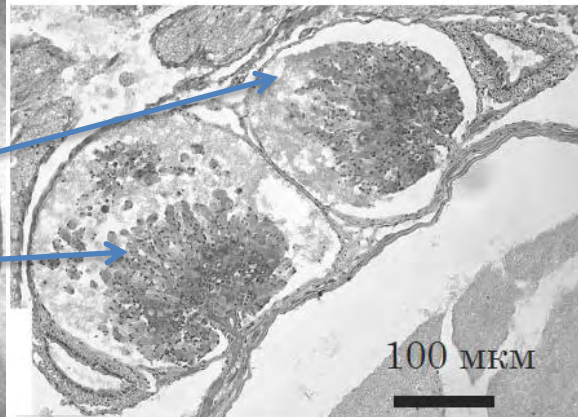
O_2 , CO_2



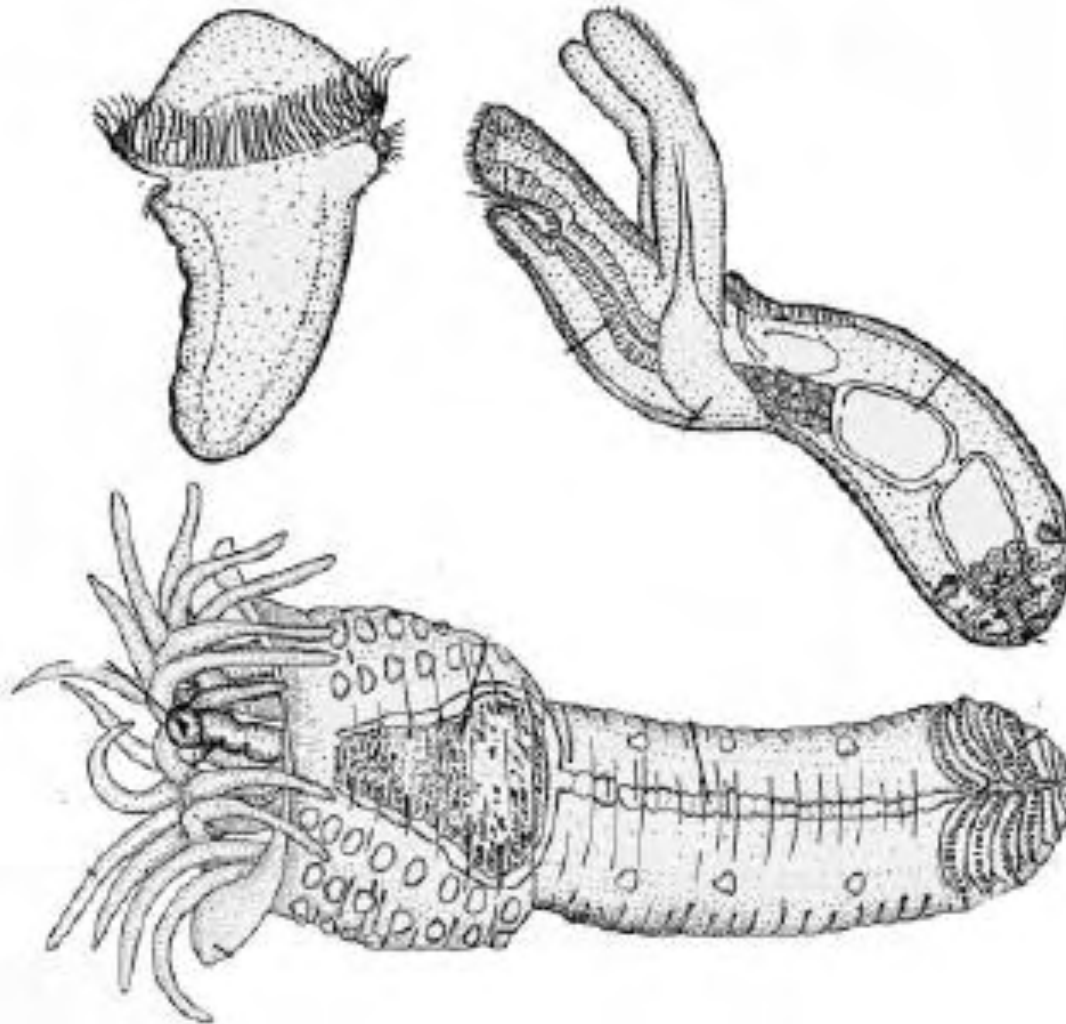
Половая система *Riftia pachyptila*



©Peter Batson



How do bacteria infect the siboglinids?

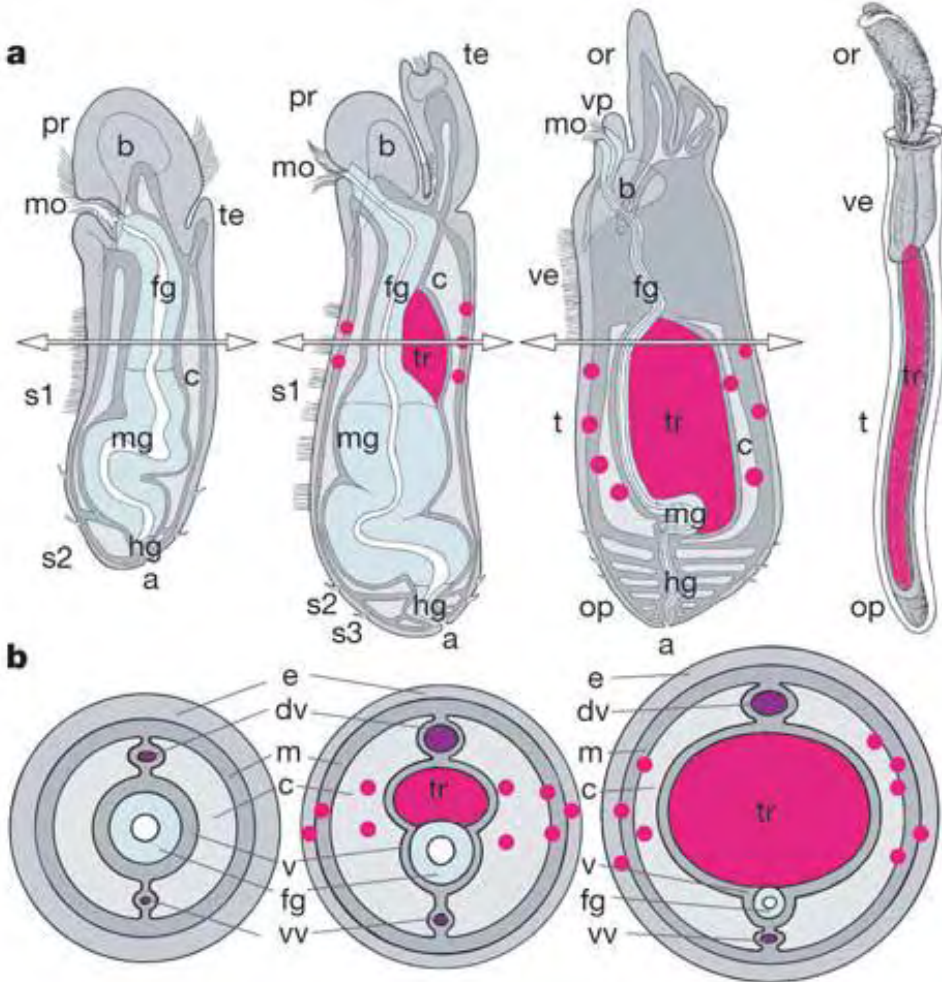


1st HYP:

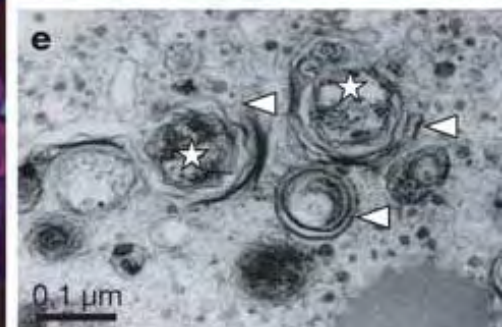
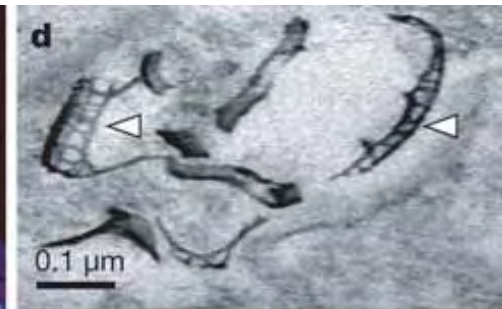
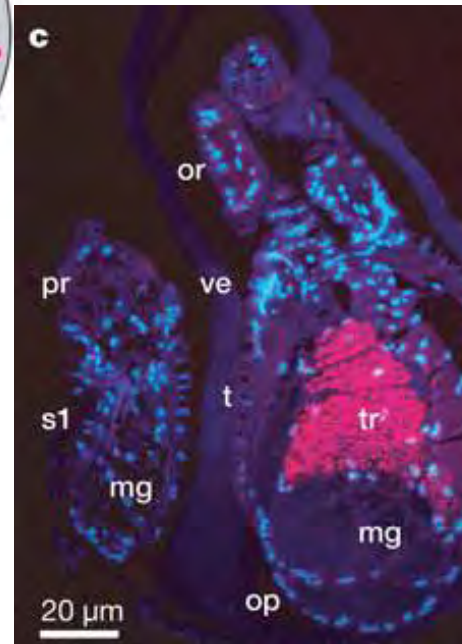
Larval stages are planktonotrophic. They feed on bacterial mats, some of bacteria from environment carried by cells of gut wall. Then larva settles, it's gut reduced, and cells of gut mesodermal wrapping grow into trophosome.

Развитие трофосомы и заражение

Nussbaumer et al., 2006
Nature



2^d bacterial symbionts colonize the developing tube of the settled larvae and enter the host through the skin, a process that continues through the early juvenile stages during which the trophosome is established from mesodermal tissue.



Vestimentifera



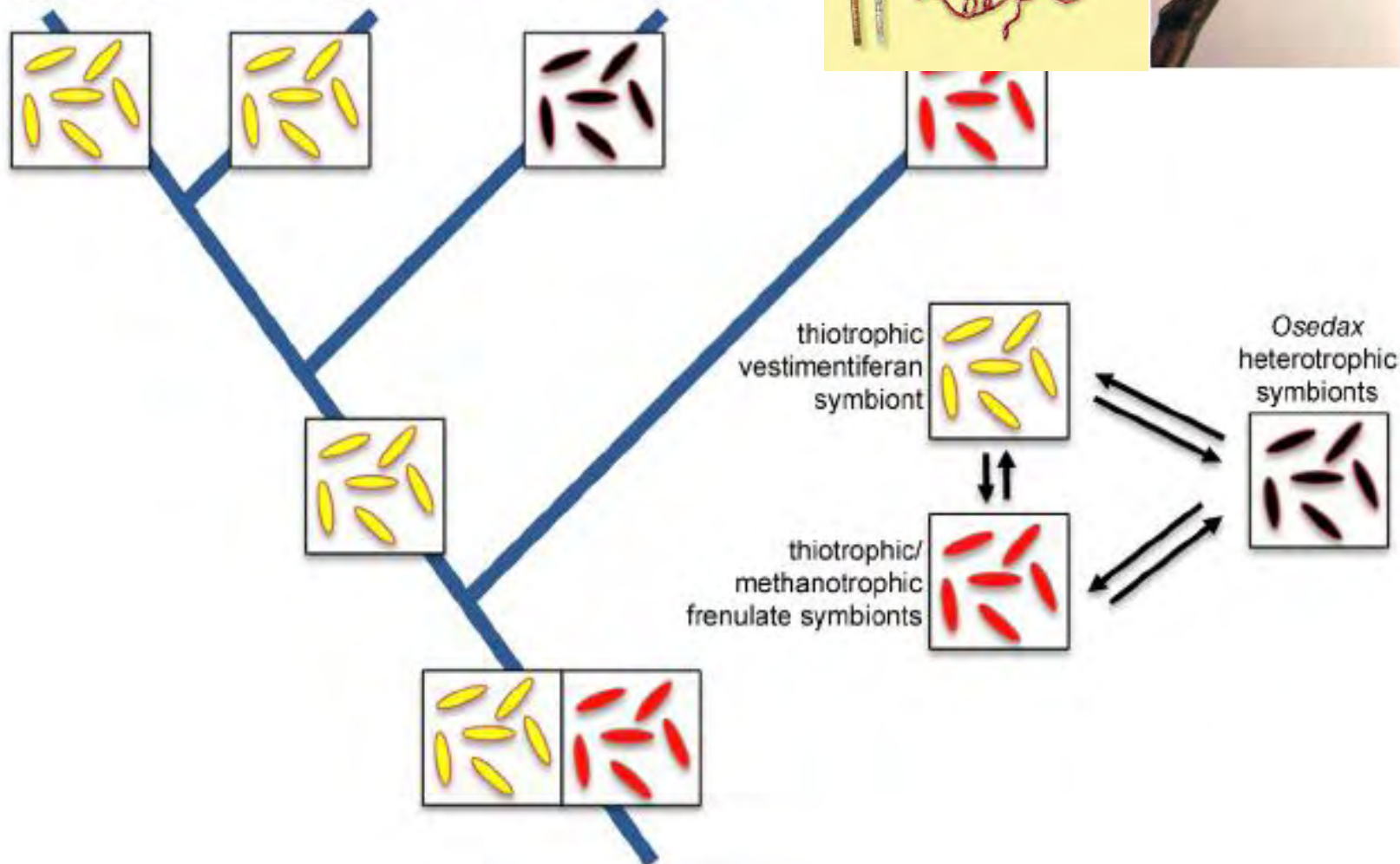
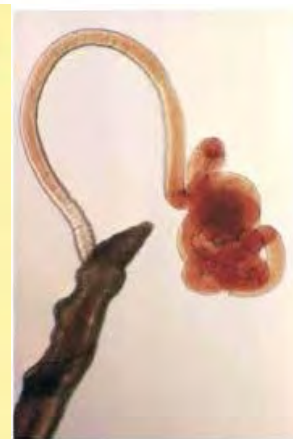
Sclerolinum



Osedax



Frenulata



Frenulata(=Pogonophora=Perviata)

About 143 species (69 species of genus *Siboglinum*).

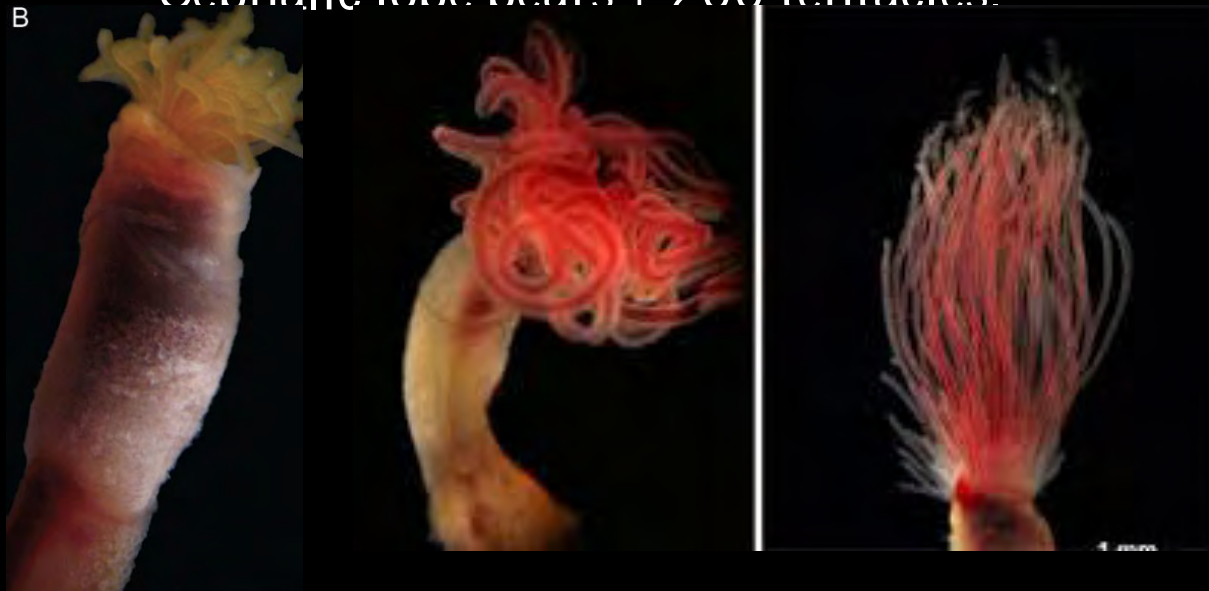
Depth 18-10700 m

Fjords, continental shelf, abyssal areas

Tubeworms burried in sediments enriched by
H₂S/CH₄

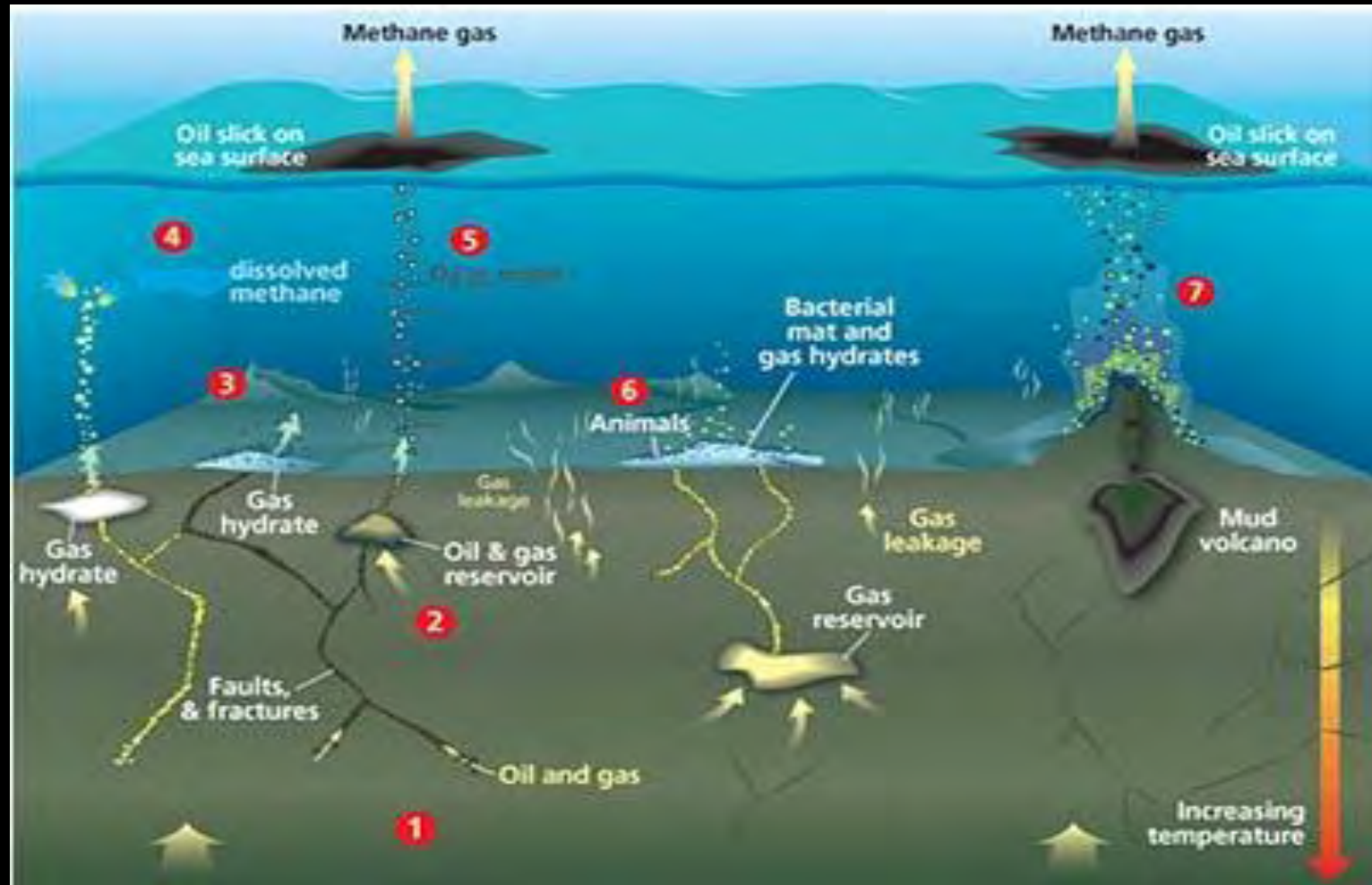
In average 1-2 mm in diameter, 10-100 m in length.
Tubes could be 2-3 times longer, then body.

Cenhalic lobe bears 1-200 tentacles.



Биотоп

Холодные сипы и диффузные просачивания



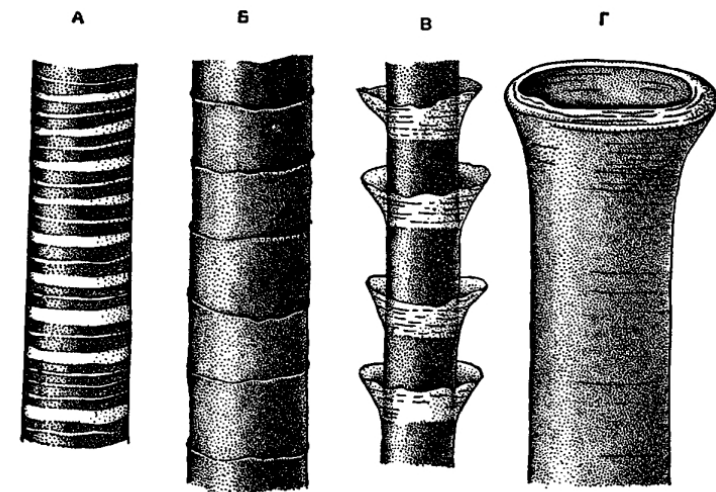
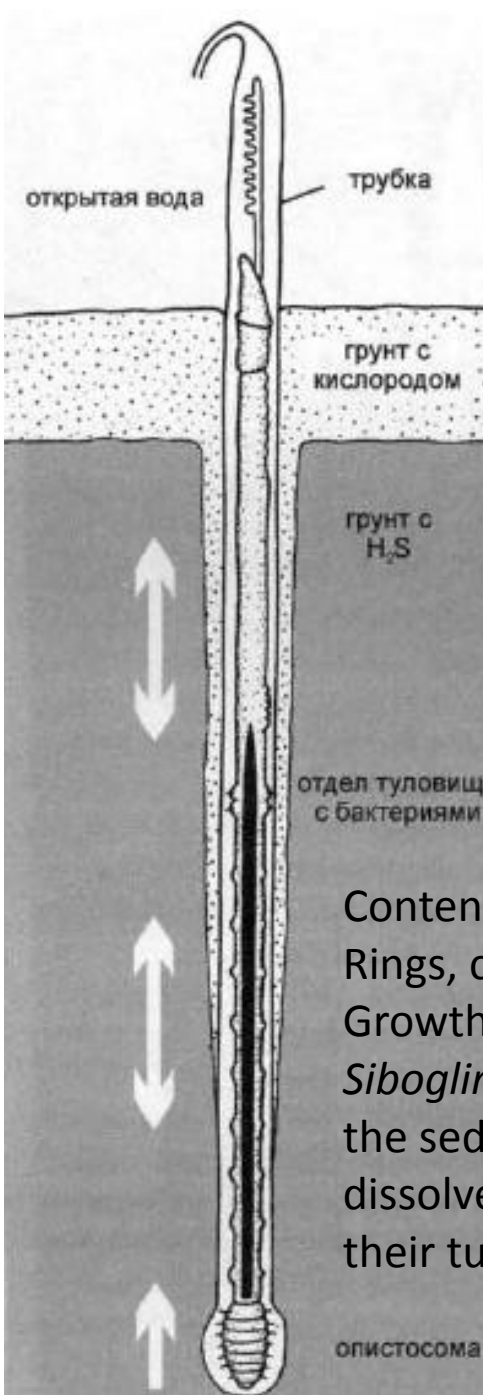
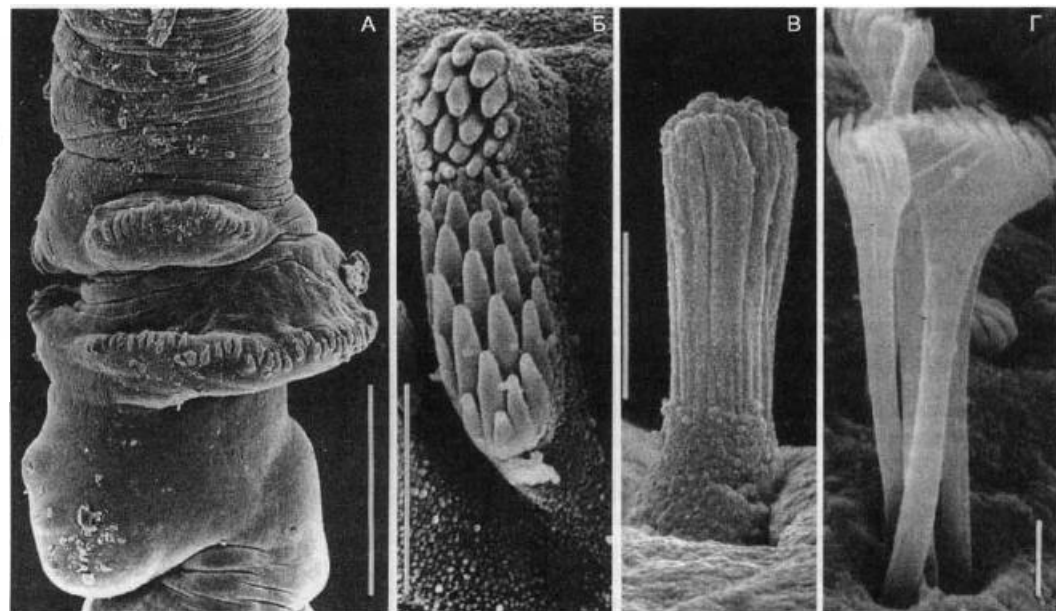
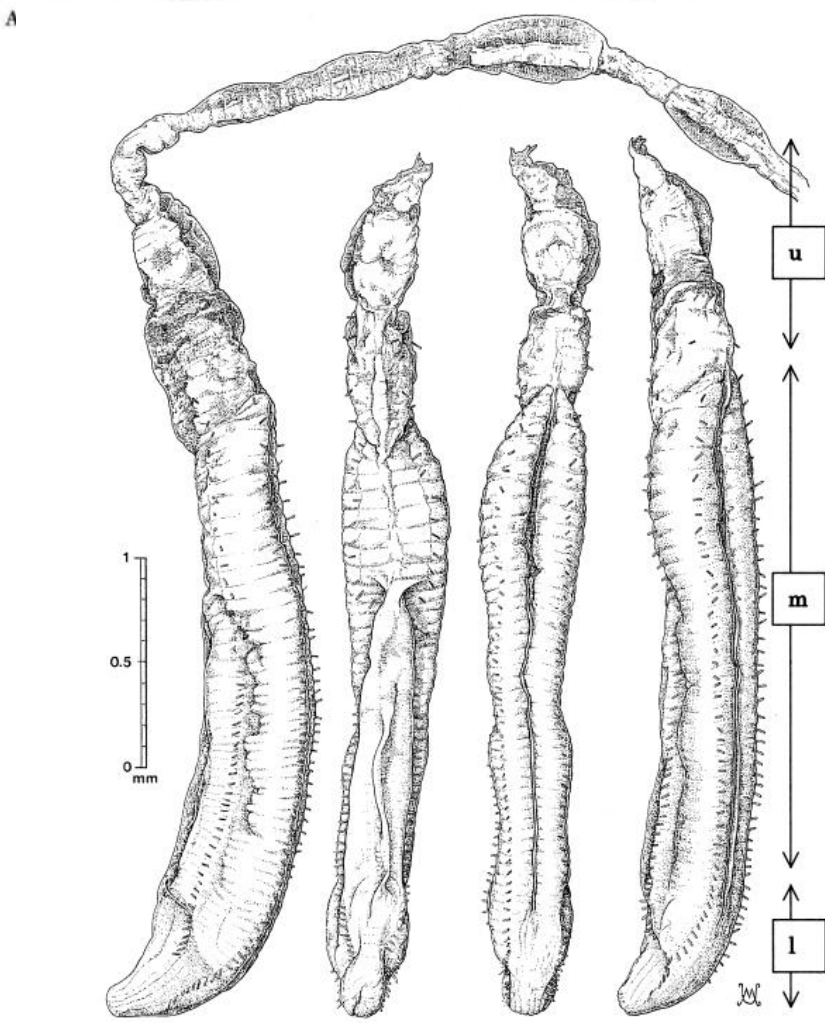
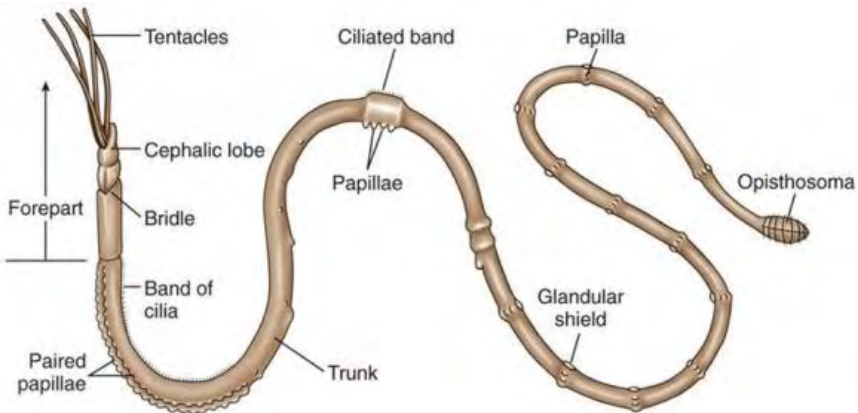


Рис. 163. Трубки различных погонофор:
 А — *Siboglinum fedotovi*; Б — *Lamel-
 lisabella johanssони*; В — *Polybrachia
 annulata*; Г — устье трубки *Spirobrachia
 beklemischevi*. (По Иванову.)

Contents: β – chitin + proteins
 Rings, collars
 Growth from both sides
Siboglinum poseidoni tube is inside
 the sedimen
 dissolved organic matter across
 their tube and body wall





Илл. 533. Щетинки.

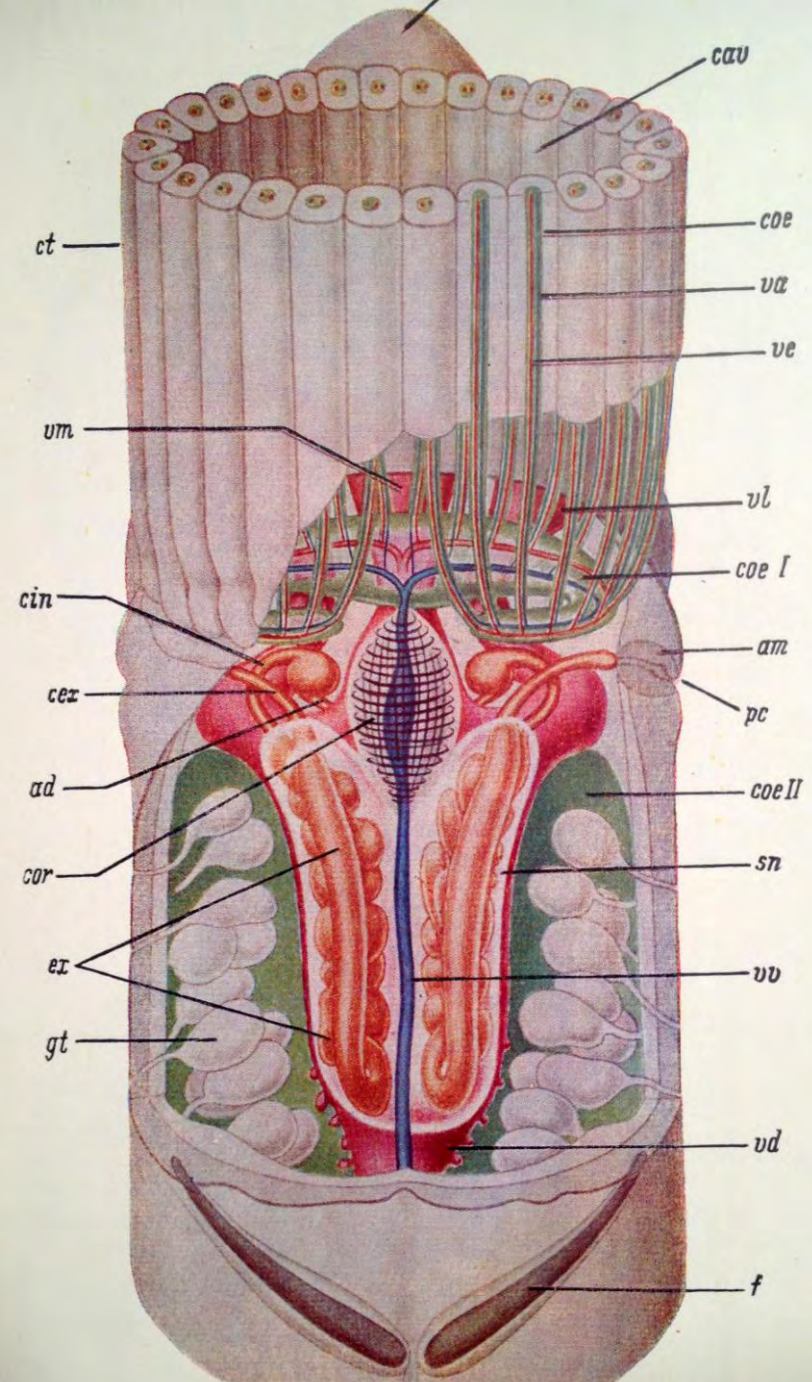
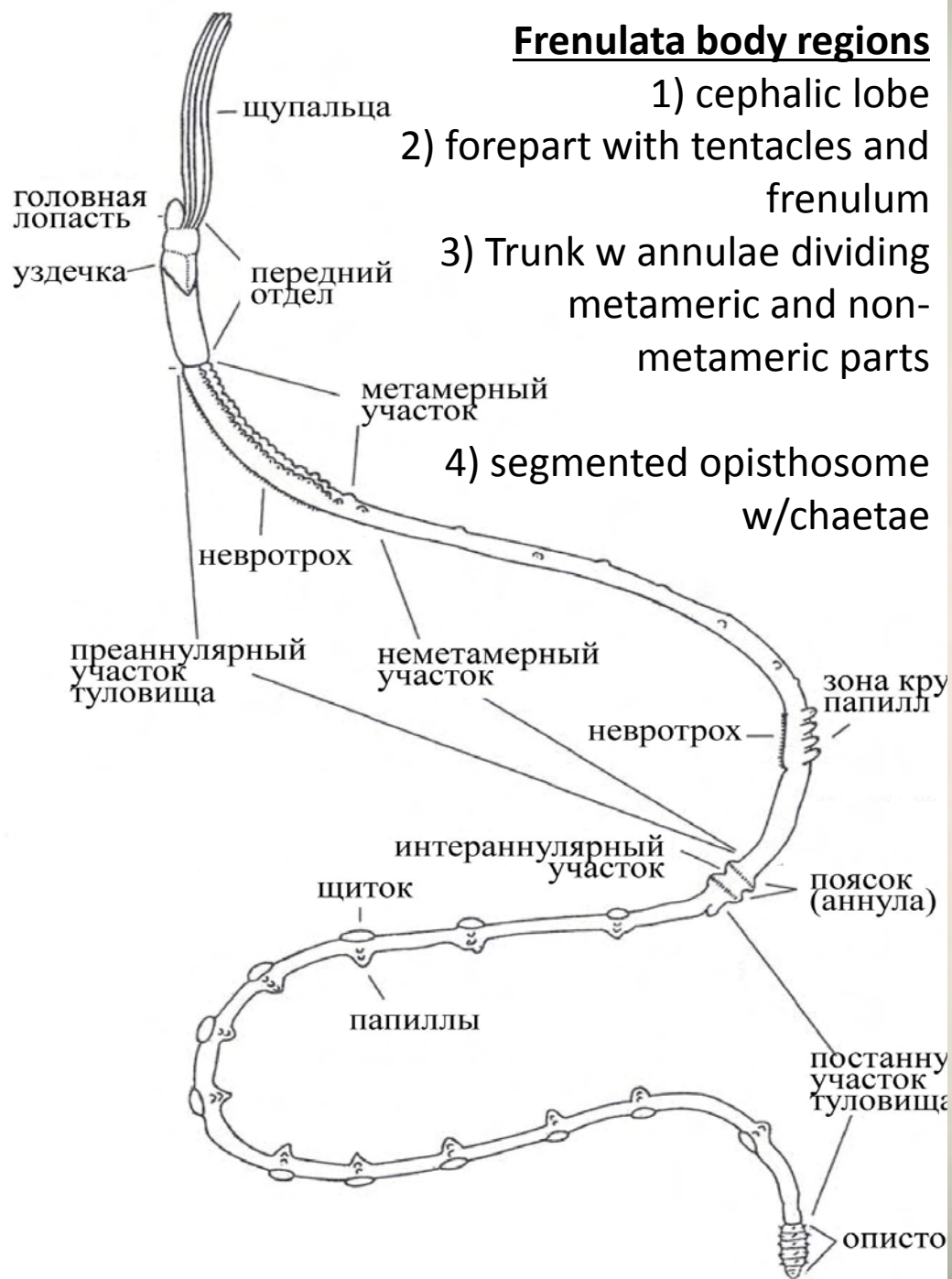
А-В — *Siboglinum poseidonii*. А — пояс с крючковидными щетинками. Масштаб 100 мкм. Б — увеличенные крючковидные щетинки из А. В — щетинка из опистосомы. Г — *Riftia pachyptila*. Вытянутые щетинки опистосомы. Масштаб 5 мкм. Оригиналы: А-В — H.J. Flügel, Киль; Г — M.L. Jones, Фрайди Харбор.

Webb (1964); Sasayama et al - опистосома



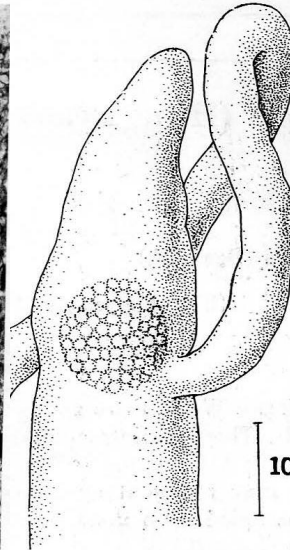
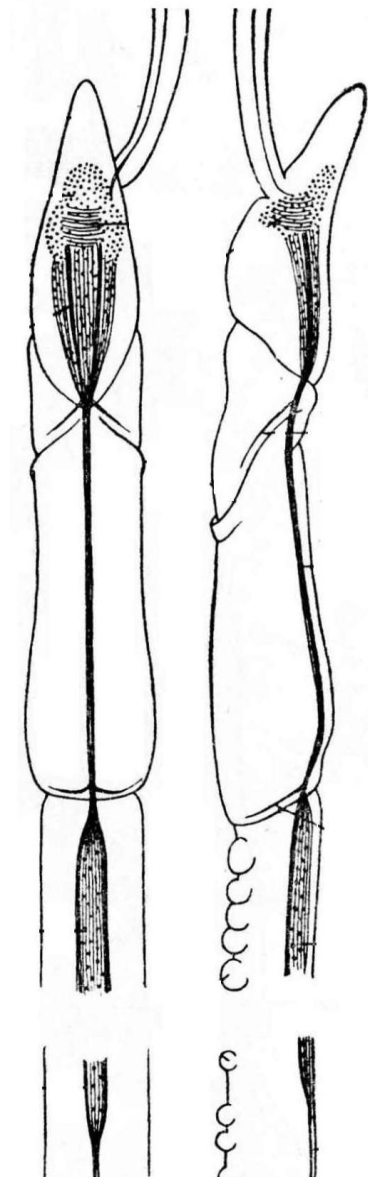
Frenulata body regions

- 1) cephalic lobe
- 2) forepart with tentacles and frenulum
- 3) Trunk w annulae dividing metameric and non-metameric parts
- 4) segmented opisthosome w/chaetae



Lamellisabella zachsi, Ivanov, 1960

nervous system, sensory organs



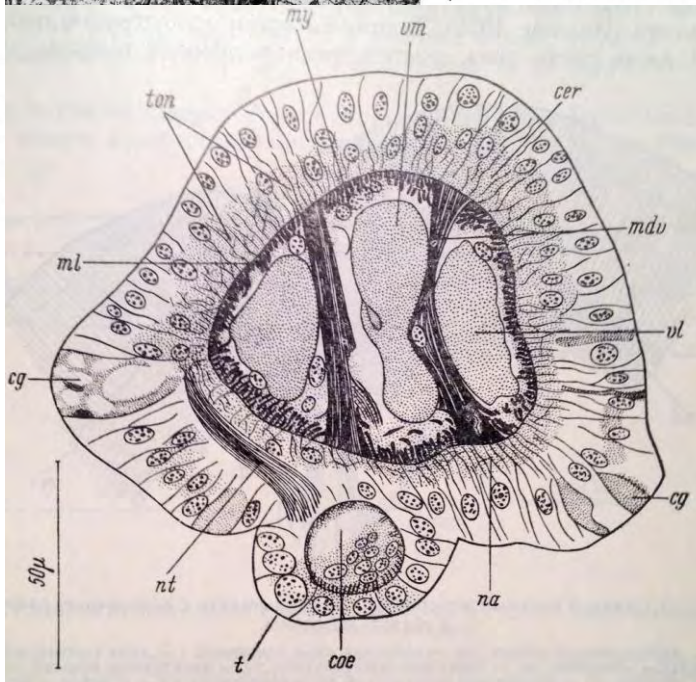
Intraepidermal NS
Plexus in cephalic lobe
Brain as nerve ring
Unpaired nerve cord (paired/ widen
under ciliary band)
Tentacle innervation
VNC medullary organized (ganglia are
only in opisthosome segments)

100 μm

Opisthosome receptors

phaosomes

(*Oligobrachia gracilis*, *Siboglinum
fiordicum*)



GUTS? Trophosoma!

Погонофоры –
энтодермальная т.

Вестиментиферы –
мезодермальная т.

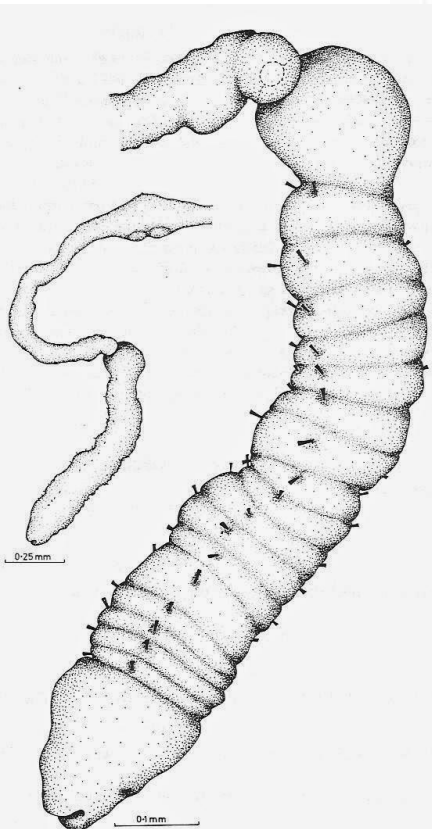
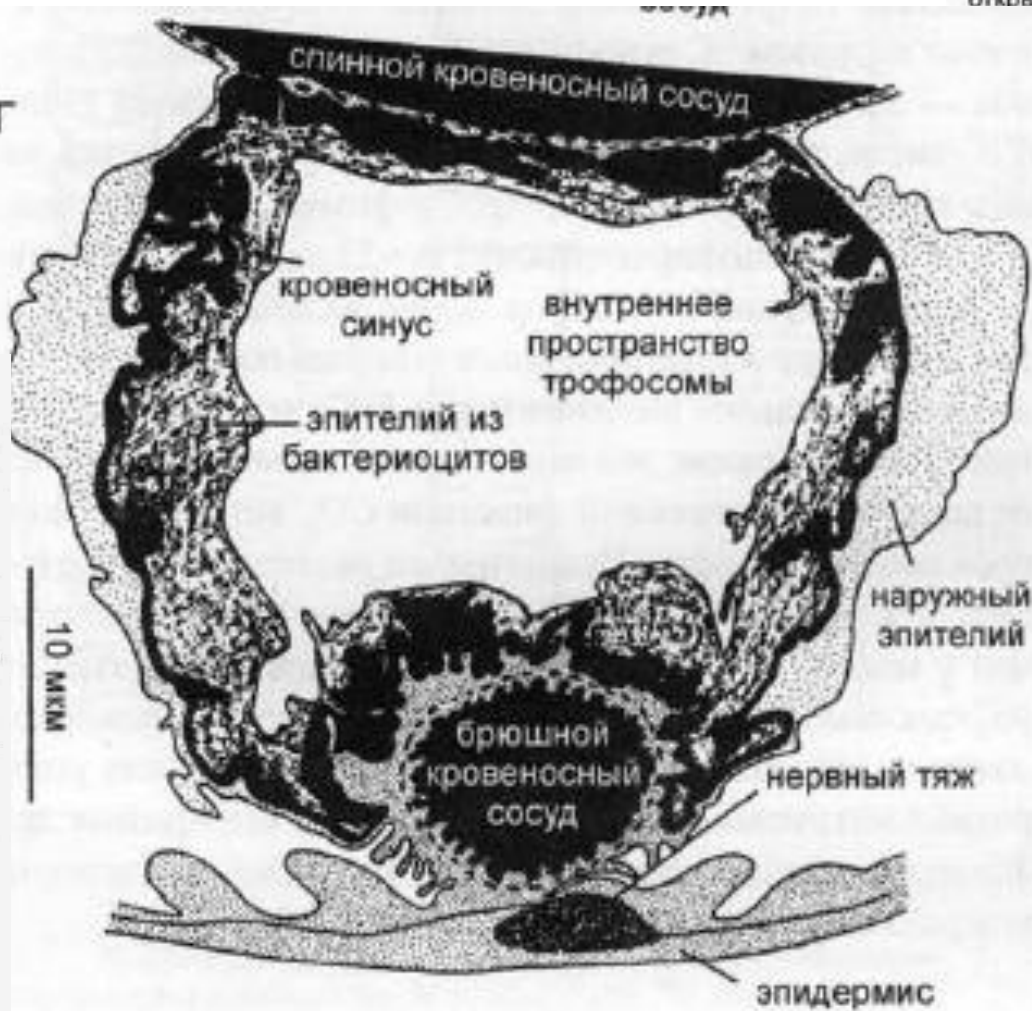


Fig. 1. Lateral view of the "anchor" of *Siboglinum fiordicum*.



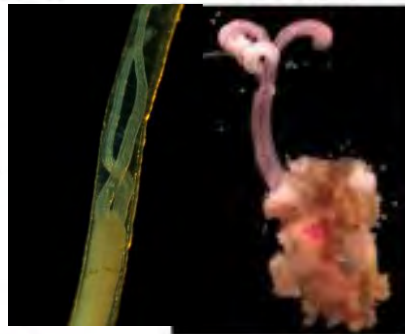
Vestimentifera



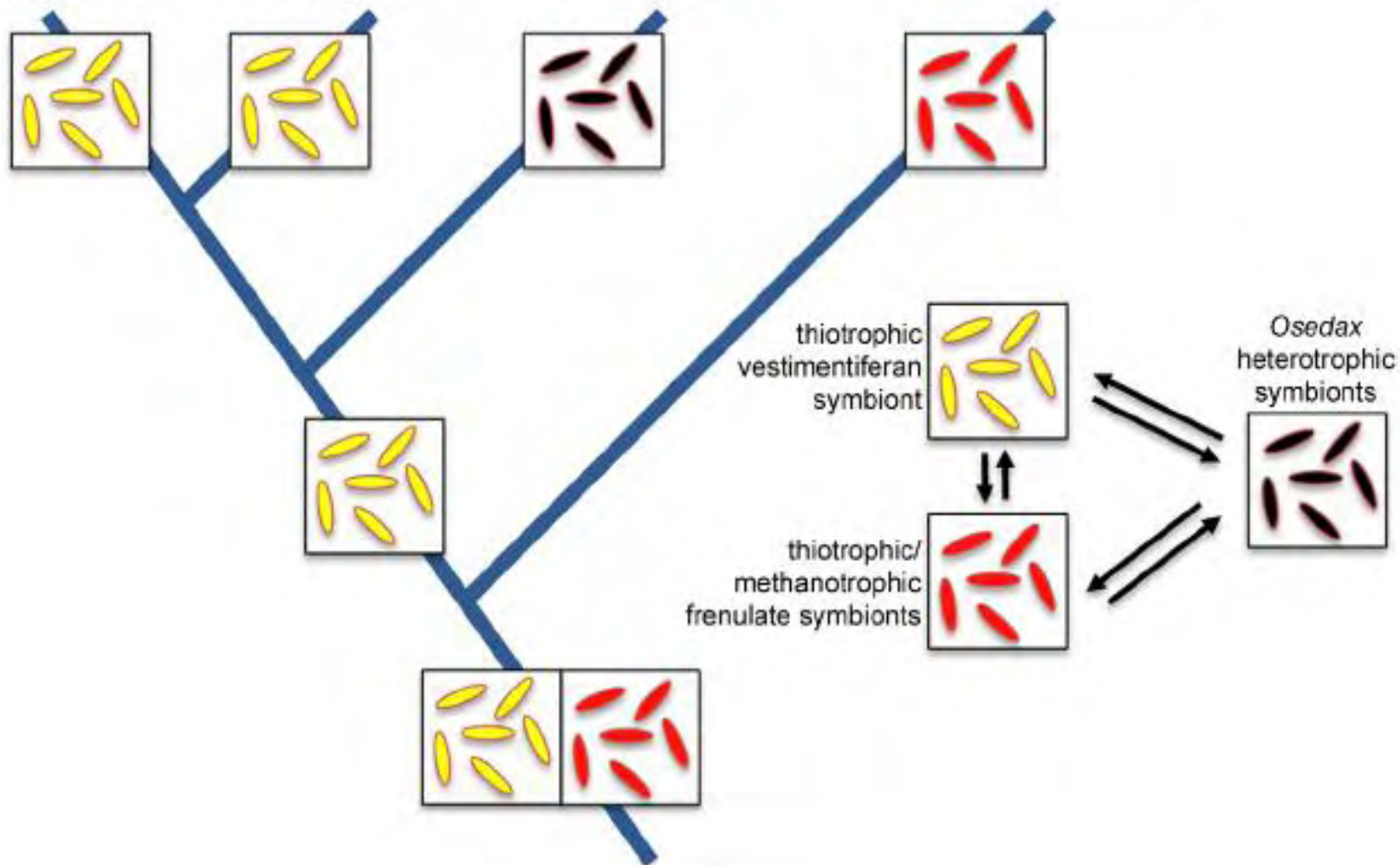
Sclerolinum



Osedax

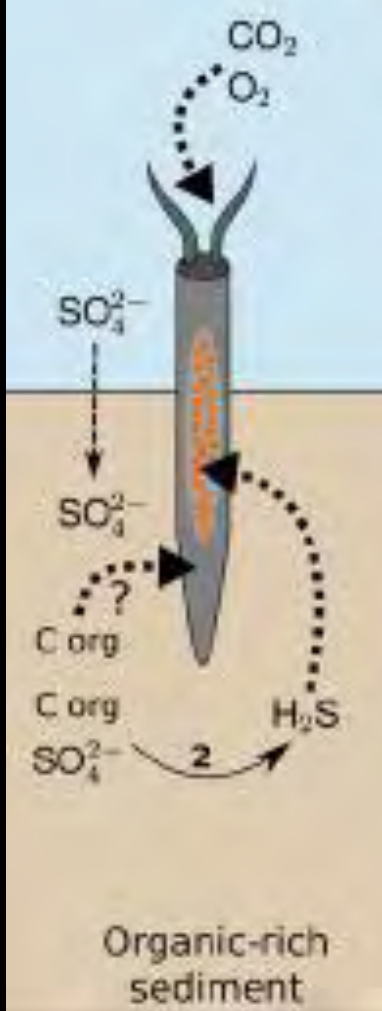


Frenulata

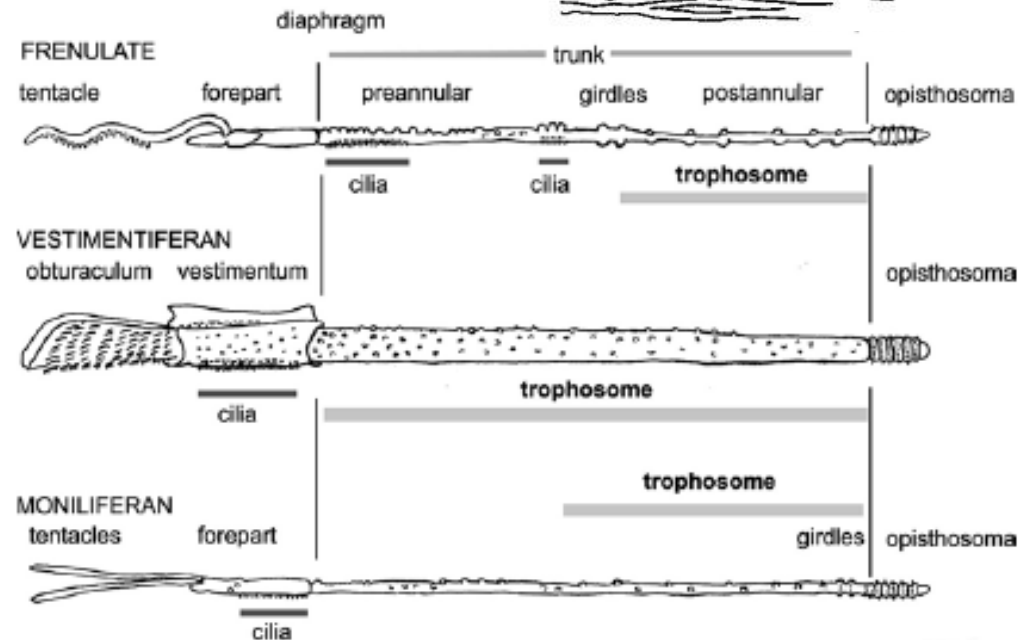
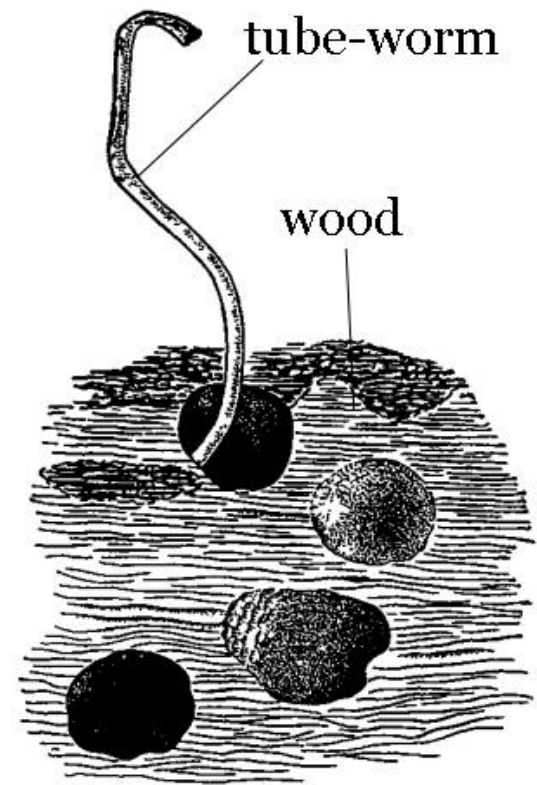


Sclerolinum

- Worm resides in wood fragments.
- 2 palps
- Mesodermal trophosome
- Regions as in VMF
- 7 species



Organic-rich
sediment



Vestimentifera



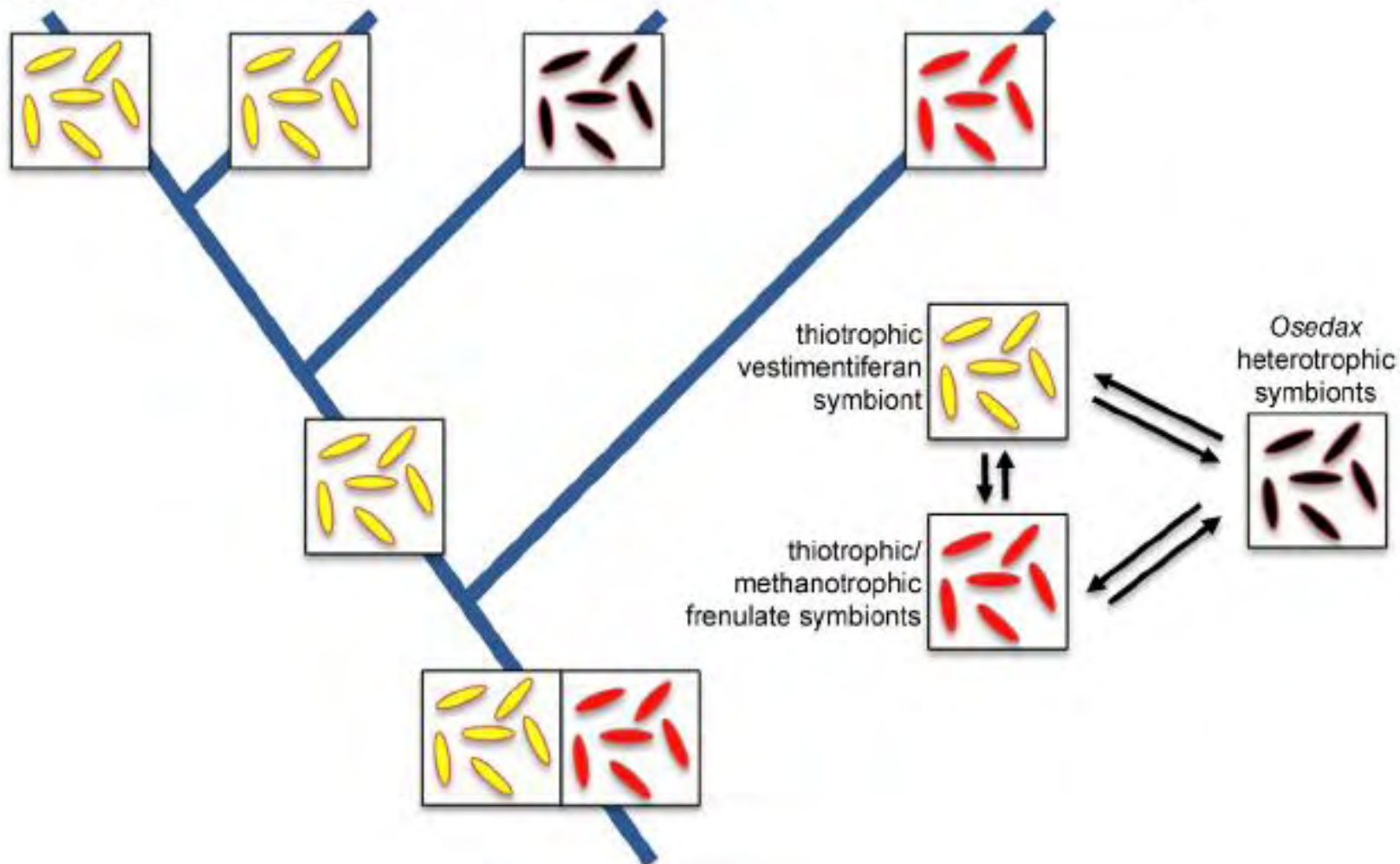
Sclerolinum



Osedax



Frenulata



Черви-костоеды *Osedax*

Zombie worms.

Osedax is Latin for "bone-eating"

Описано 10 видов (еще не менее 12 ждут своего описания)

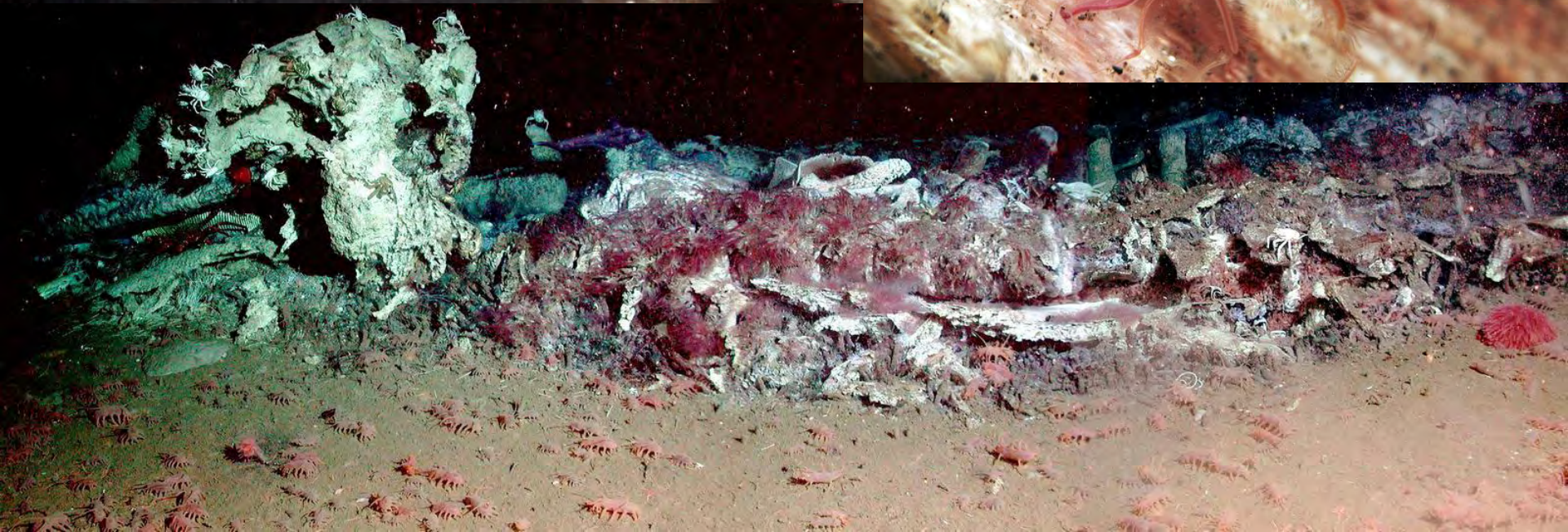
Всегда 4 пальпы

> 100 метров, повсеместно



Биотоп

Скелеты китов и не
ТОЛЬКО...





Появление *Osedax*
45 млн л н



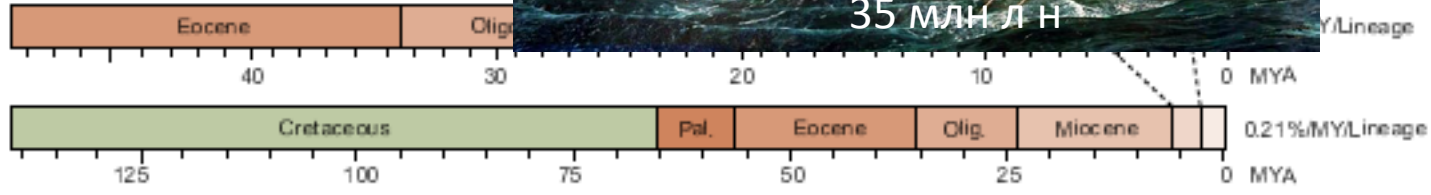
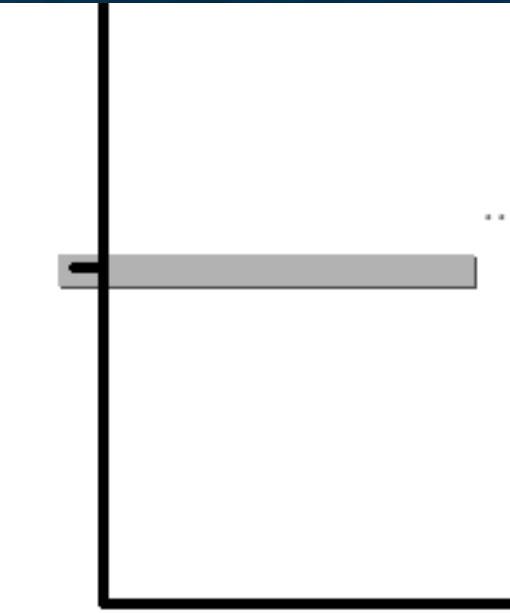
I
II
III
IV
V

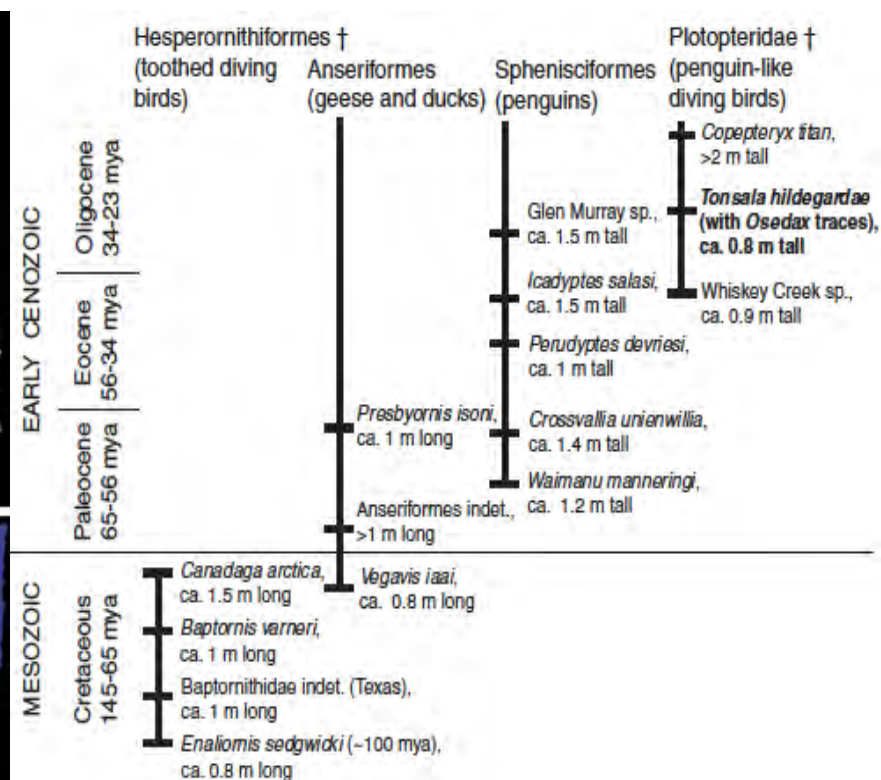
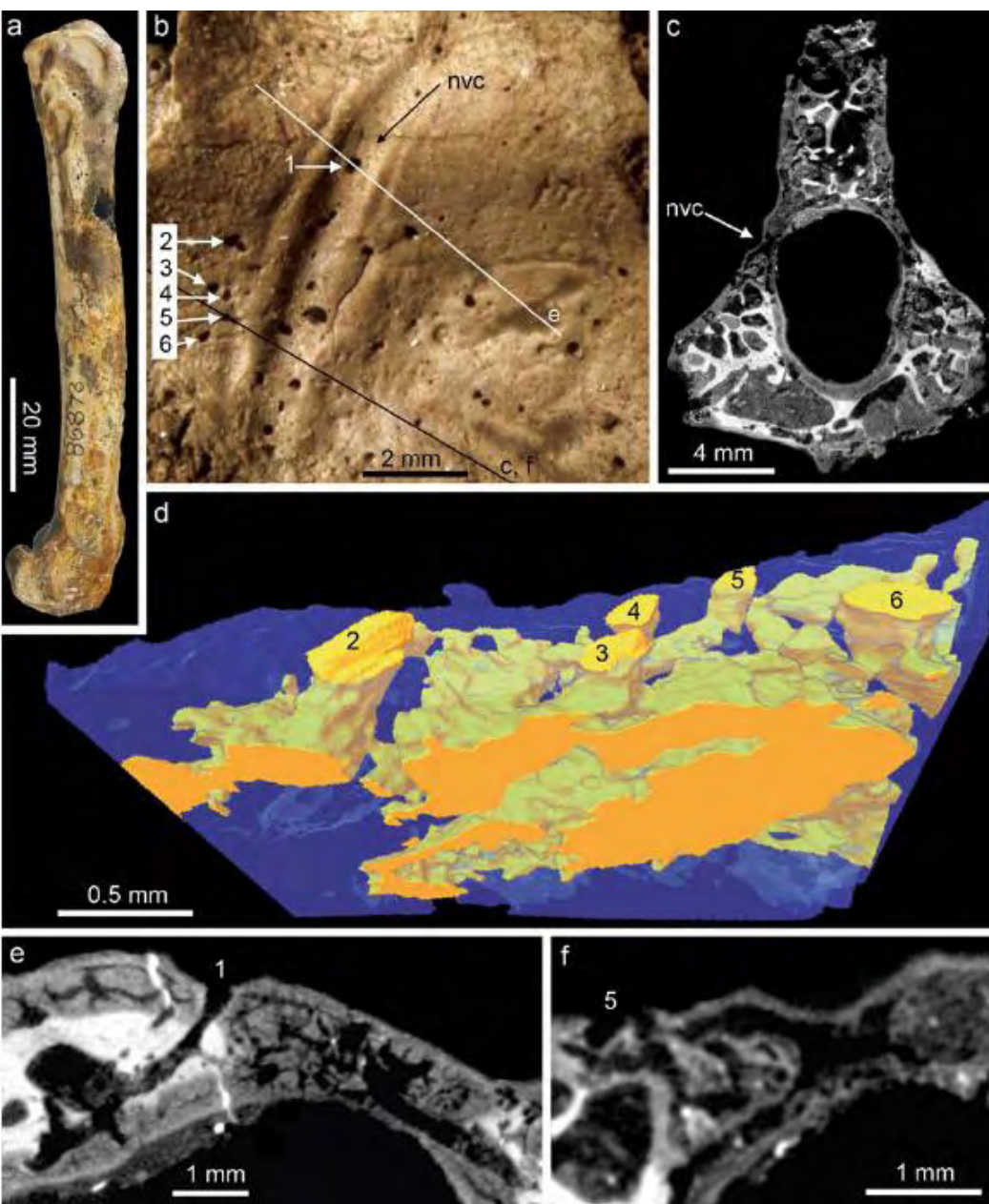
Если принимать разную скорость нуклеотидной замены:

- Относительно мелководных морских беспов: Озедакс появился 45 млн л н когда только появились древние киты. А начало разнообразия приходится на поздних олигоцен и начало миоцена, когда появились зубатые и усатые киты.
- относительно более медленных молекулярных часов принятых для глубоководных аннелид: Озедакс появился в Мелу, и начало разнообразия приходится на Ранний Палеоцен, те за 20 млн л до появления млекопитающих.



Начало разнообразия
35 млн л н





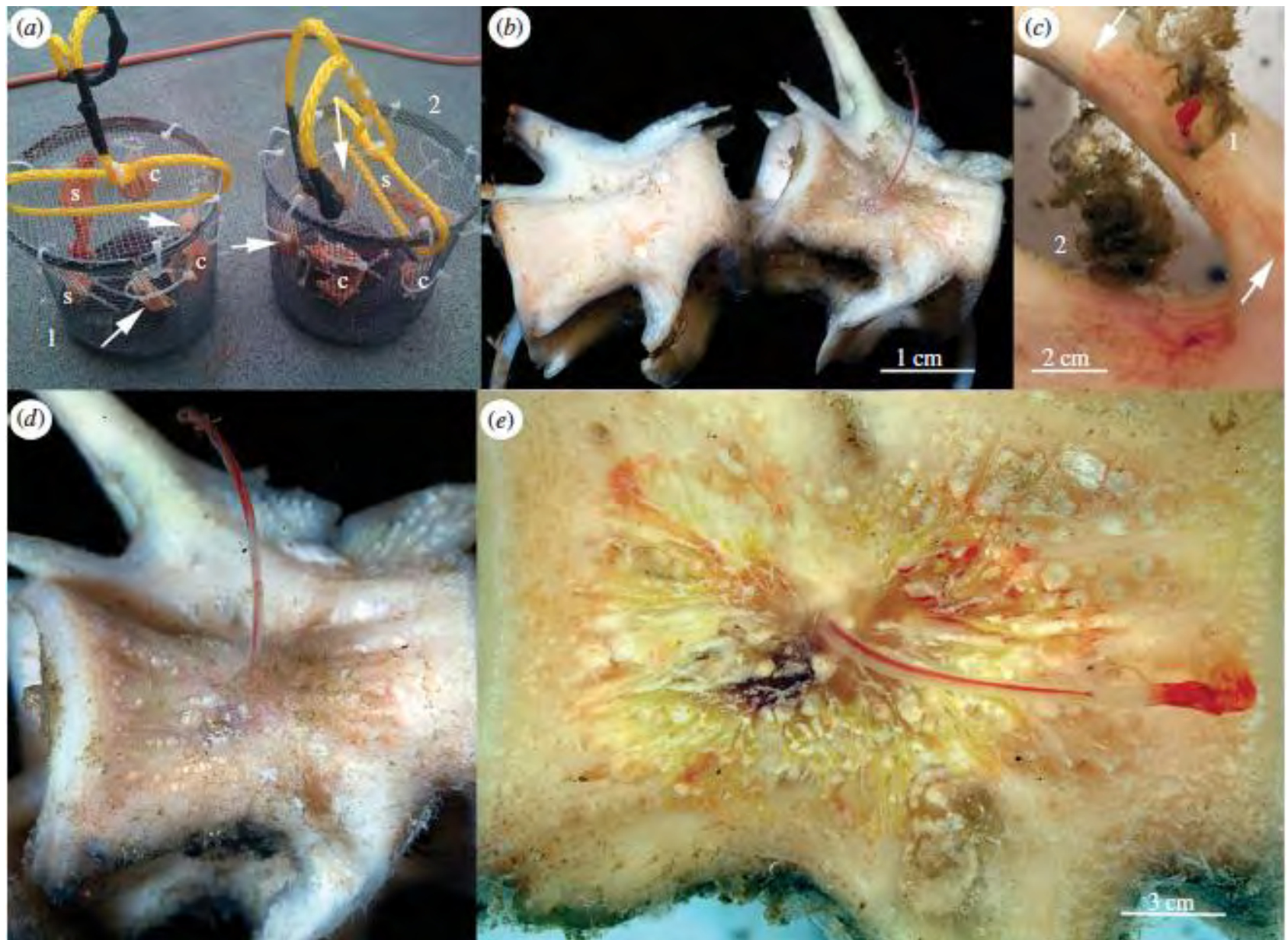
Naturwissenschaften (2011) 98:51–55

DOI 10.1007/s00114-010-0740-5

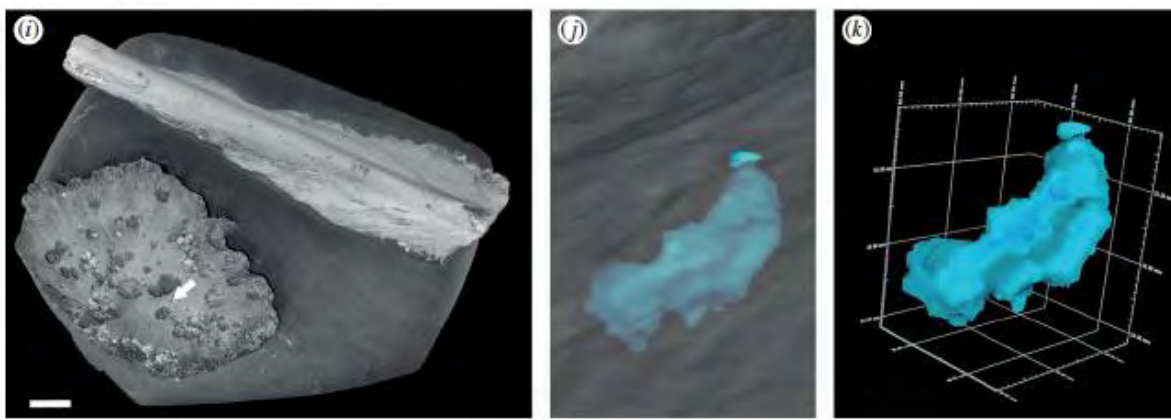
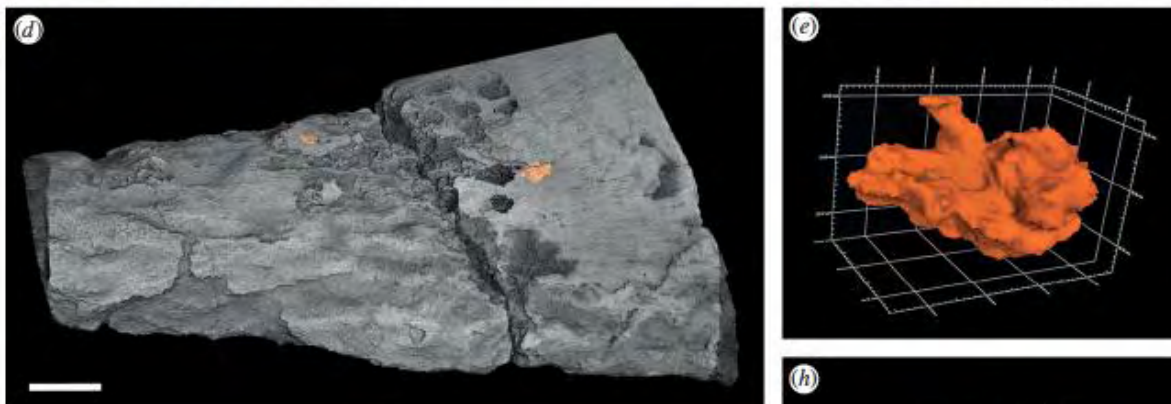
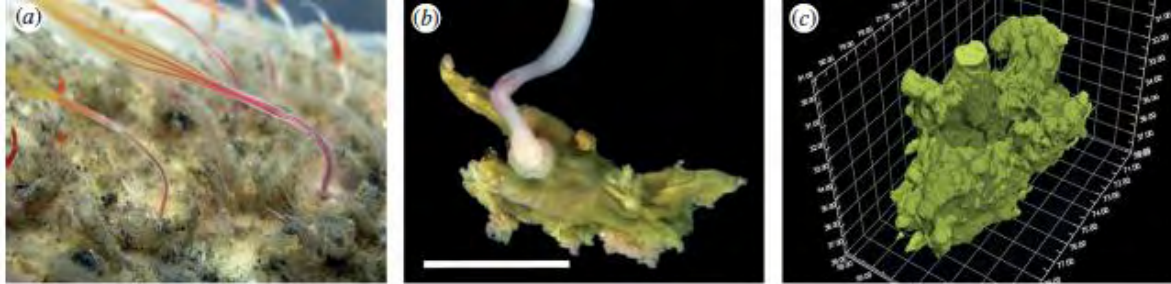
SHORT COMMUNICATION

Osedax borings in fossil marine bird bones

Steffen Kiel • Wolf-Achim Kahl • James L. Goedert

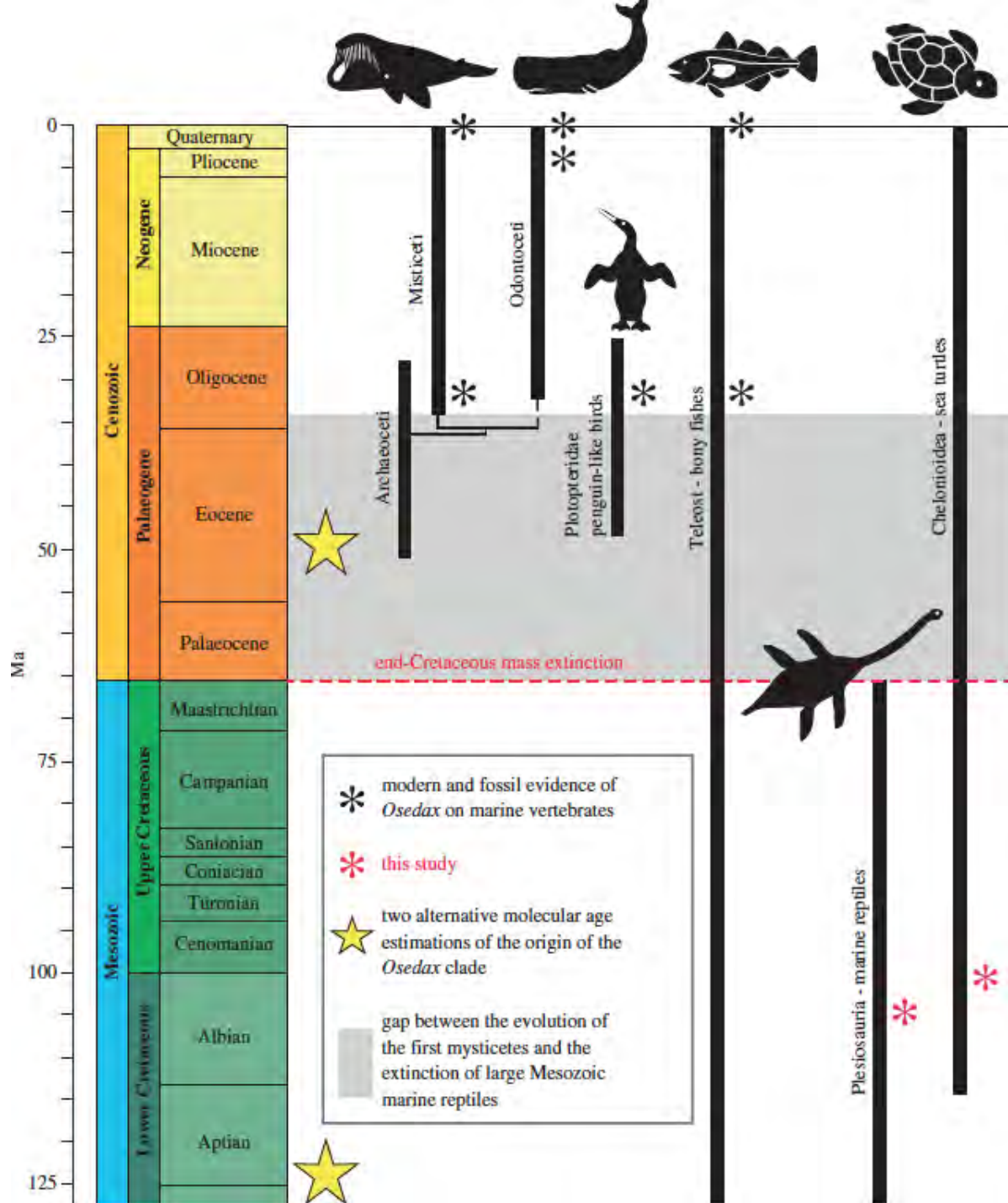


The ability of *Osedax* to colonize and to grow on fishbone lends credibility to a hypothesis that it might have split from its siboglinid relatives to assume the bone-eating lifestyle during the Cretaceous, well before the origin of marine mammals (Rouse et al., 2011)



В костях плезиозавров

В костях хелонид



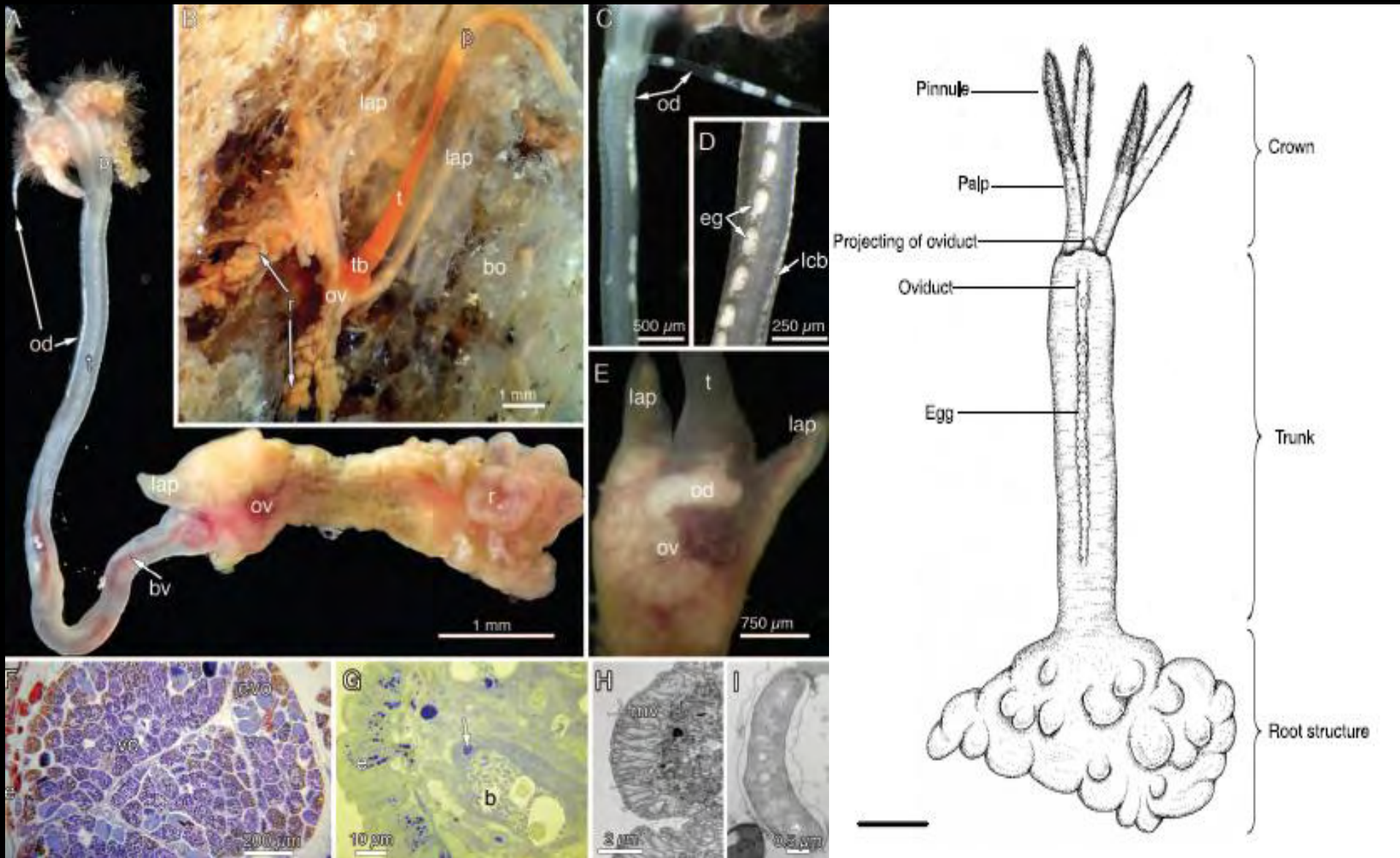
Ранний-поздний Мел (100 млн л н)

Найдены **на плезиозаврах и морских черепахах**

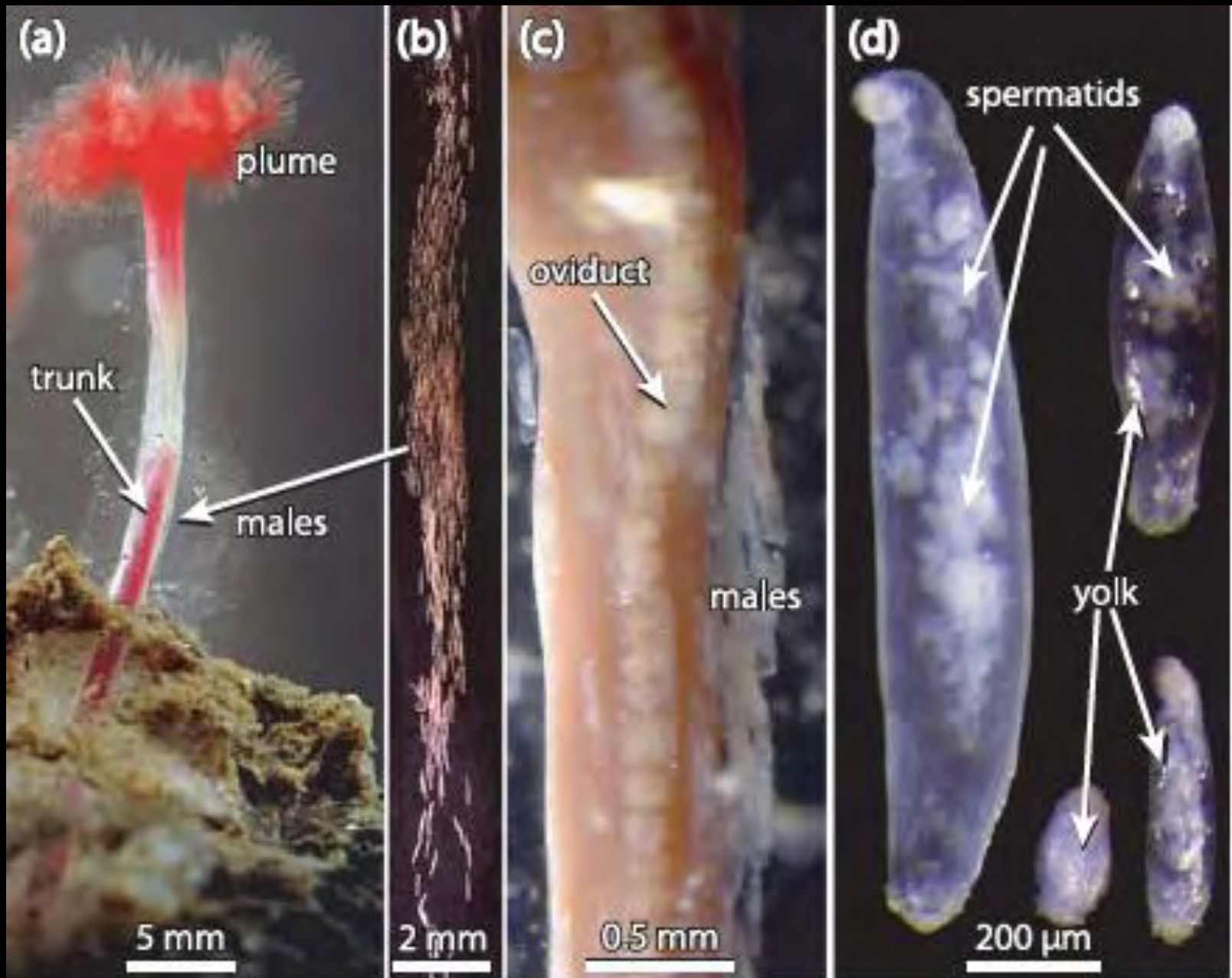
Датировки появления зибоглинид (с гидротерм и сипов) намного позднее чем с позднего мезозоя-кайнозоя (50-100 млн л н)

Danise, Higgs, 2015

Osedax



In the adult, the bacteria are localised in the root-like structures that grow into the whale bone. All adult specimens are females...



Between 50 and 100 microscopic dwarf males live inside a single tube of female, and never develop past the larval stage. Progenetic and arrested at the stage of metatrochophore

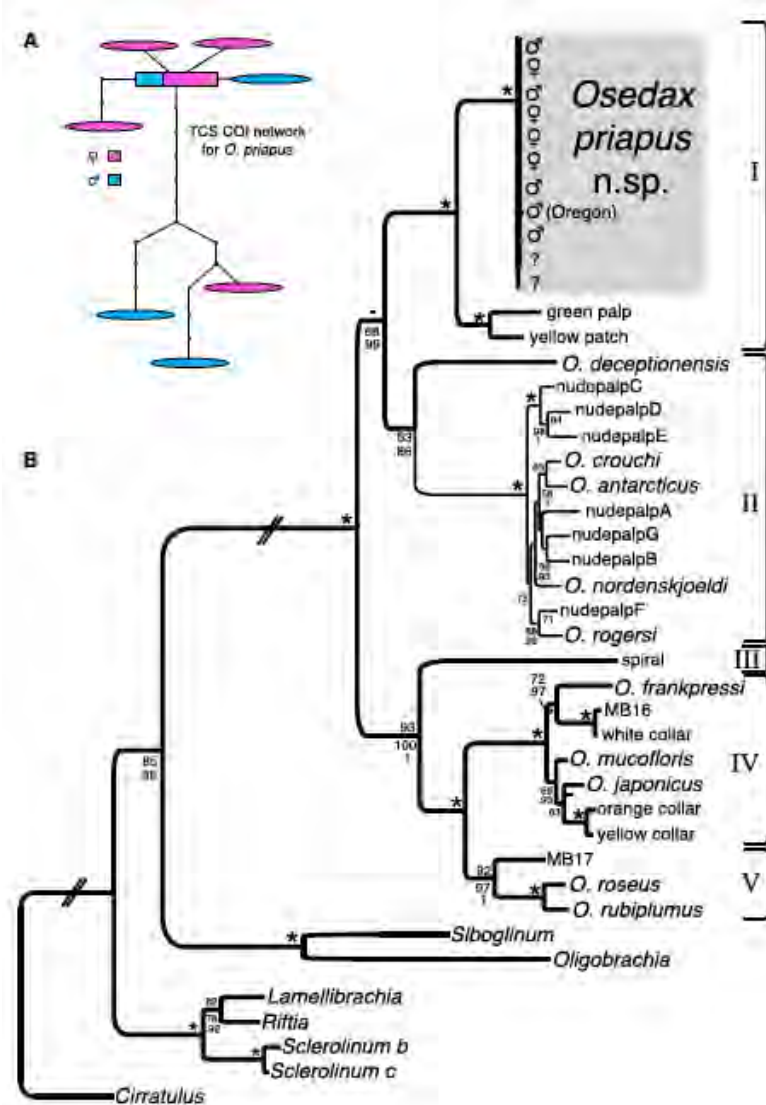
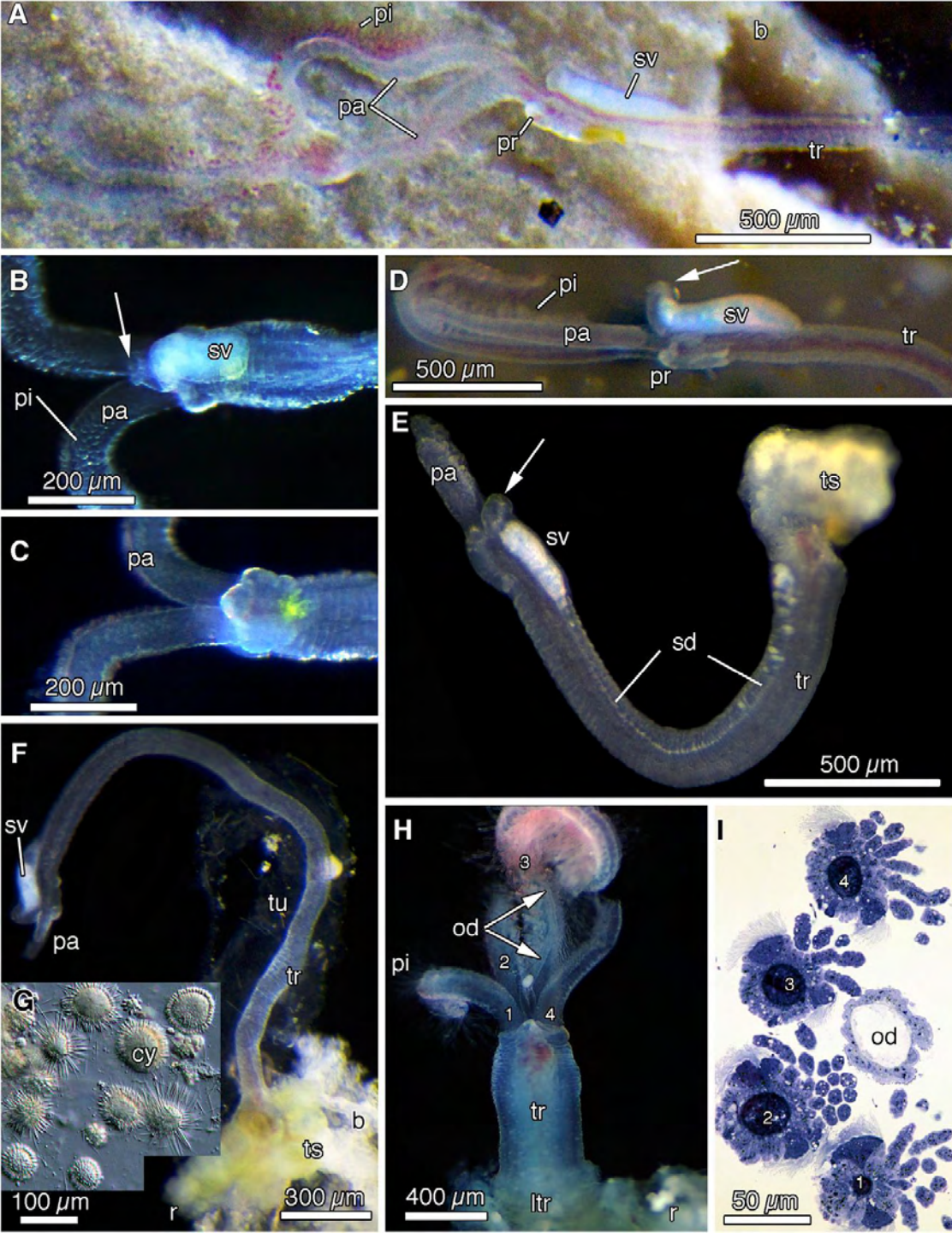


Figure 2. *Osedax* Phylogenetic Analyses
 (A) COI haplotype network for ten *Osedax priapus* n. sp. individuals from Monterey Bay.
 (B) *Osedax* multigene phylogeny with *Cirratulus cirratus* as outgroup. The RAxML tree was based on MAFFT-aligned, Gblocked, and partitioned data set of five gene segments. The maximum parsimony jackknife support (JS), maximum likelihood bootstrap support (BS), and Bayesian posterior probability (PP) are listed (vertically) at each node. Asterisks indicate BS ≥ 95% and PP ≥ 0.99. Missing values indicate BS < 50% and PP < 0.70. Five major *Osedax* clades are distinguished, following Vrienhoek et al. [7].

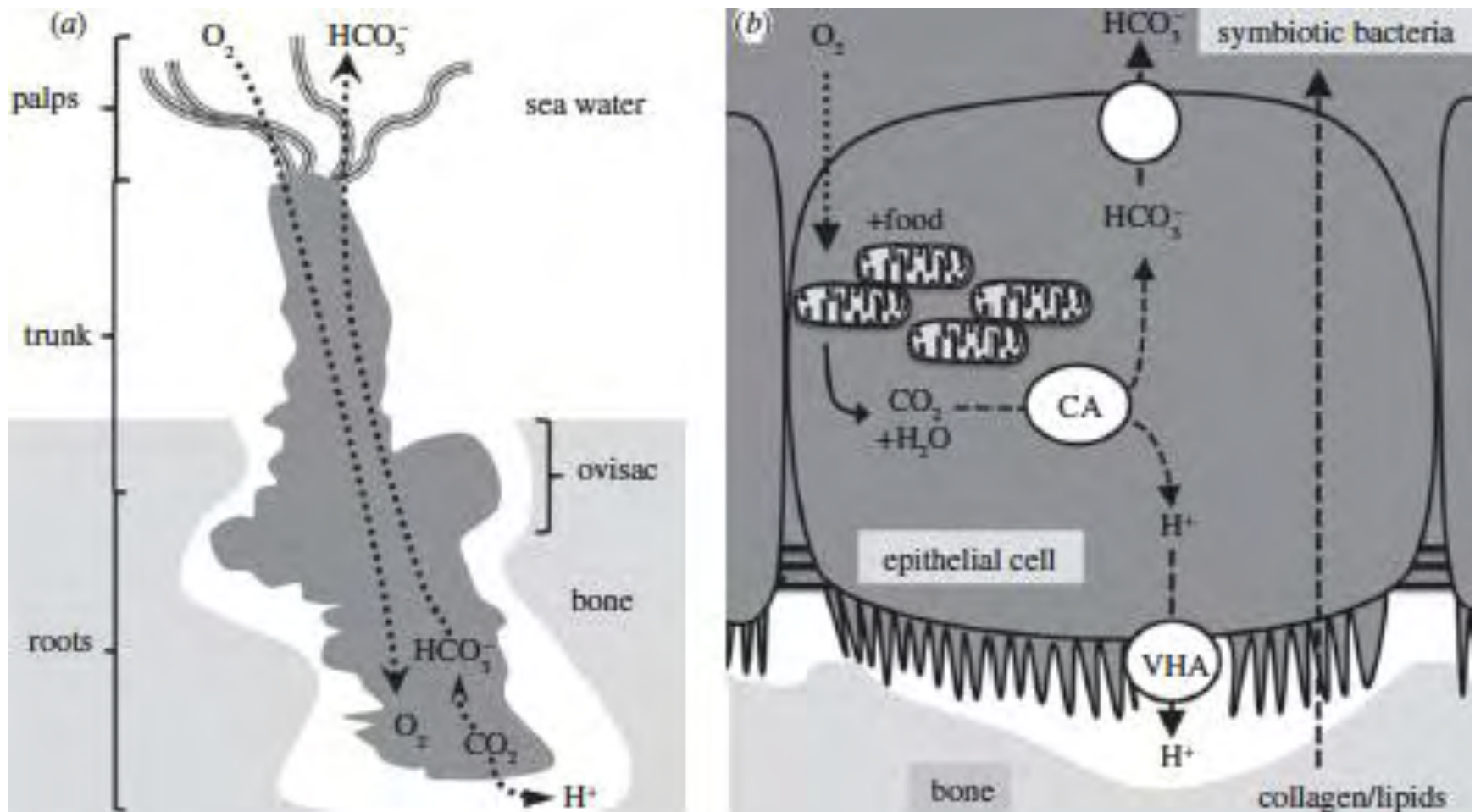
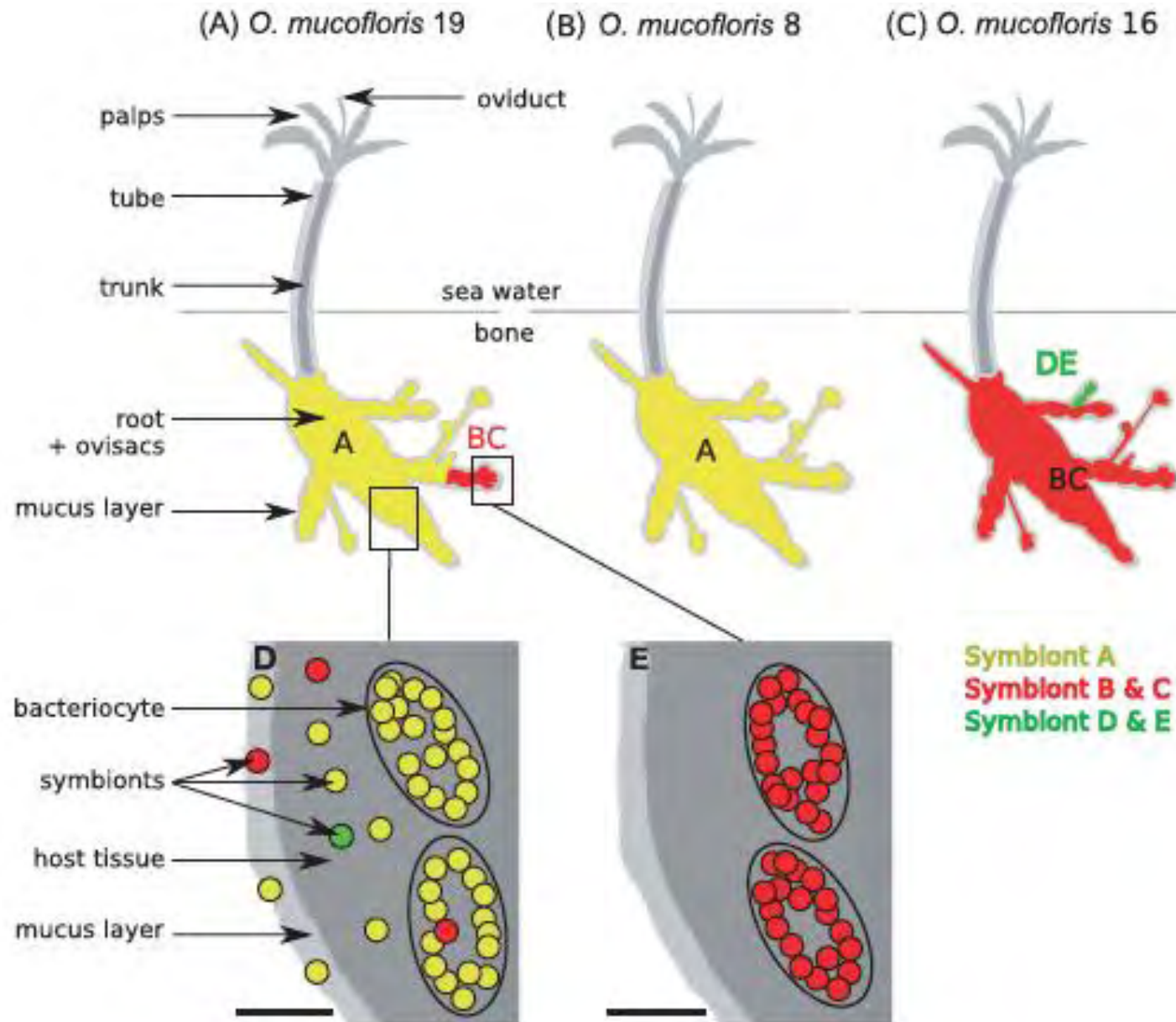
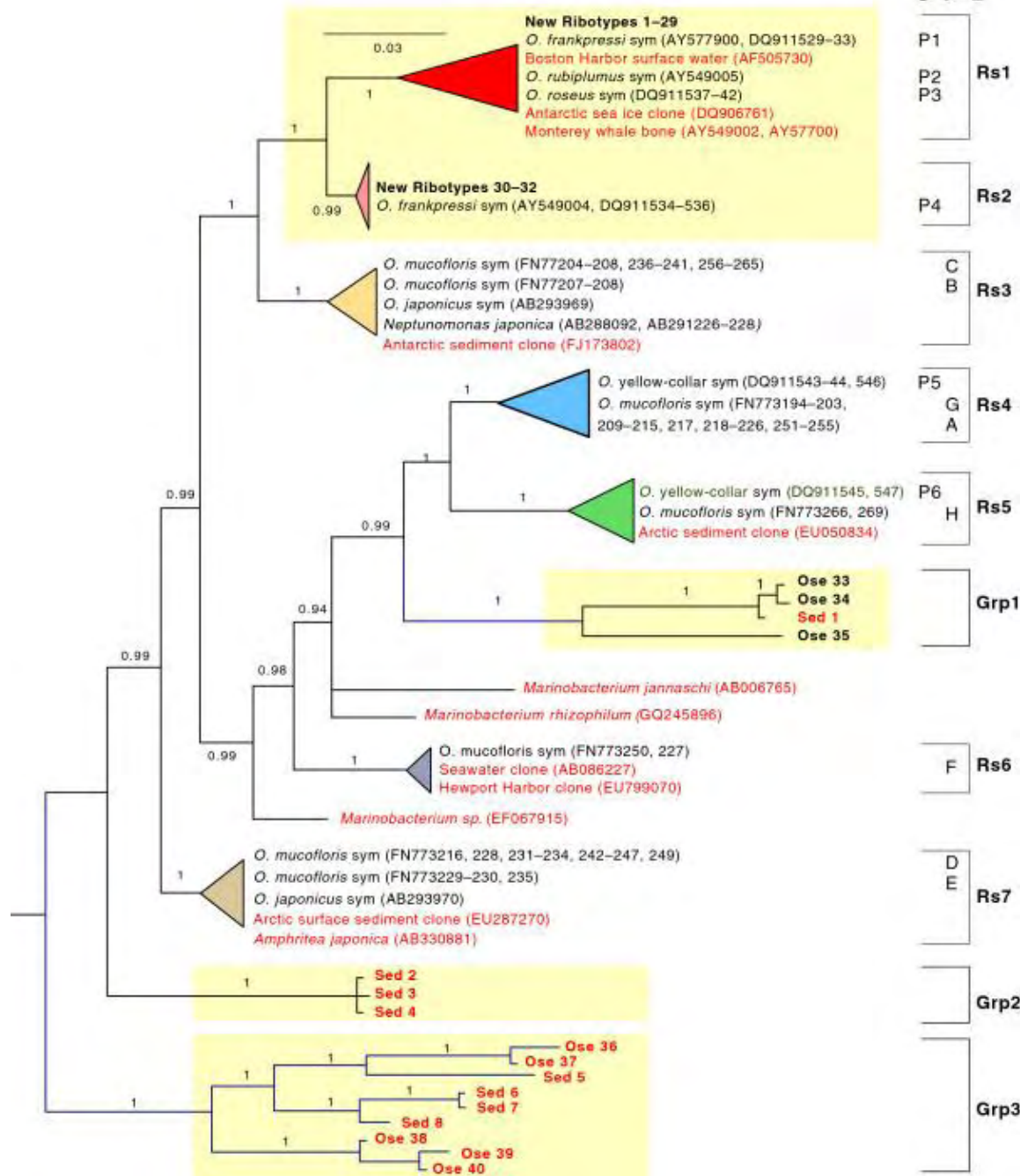


Figure 4. Proposed model of acid secretion for bone dissolution in female *Osedax*.
intracellular carbonic anhydrases (CA)

H_p are secreted directly onto the bone by apical **Vacuolar-H_p-ATPases (VHA)**, **dissolving bone hydroxyapatite and releasing** trapped **collagen and lipids** that are absorbed and transported to symbiotic bacteria located in sub-epidermal bacteriocytes in the roots





Bayesian phylogenetic analysis of ribotype sequences from *Oceanospirillales* bacteria associated with *Osedax* bone worms (black font) and environmental

samples (red font). The yellow highlighted branches include sequences that are new to this study. Closely related endosymbiont ribotypes with genetic distances $\leq 3\%$ were assembled into triangles and designated as ribospecies Rs1–Rs7. For reference, the phylotype designations of Goffredi et al.[11] (P1–P6) and Verna et al.[18] (A–H) are nested within the new ribospecies designations. Groupings of recovered ribotypes that did not cluster with endosymbiont lineages are indicated as Grp1–Grp3. The numbers along branches represent Bayesian posterior probability distributions (PPDs). The branches with PPDs < 0.94 were collapsed into polytomies (e.g., *M. jannaschi* and *M. rhizophilum*).

Salathé and Vrijenhoek BMC Evolutionary Biology 2012

12:189 doi:10.1186/1471-2148-12-189

Основные черты Сибоглинид:

1. Описано 180 видов (143 вида *Frenulata*)
2. Длина от неск см (*Osedax*) до 2 метров (*Vestimentifera*), Диаметр от 100-200 нм (*Frenulata*) до 6-10 см (*Vestimentifera*)
3. Представители глубоководного морского бентоса, обитающие на восстановительных биотопах
4. Живут внутри секретированных трубок (хитин!)
5. Резко гетерономный тип сегментации тела (гигантские передние сегменты VS короткие сегменты опистосомы)
6. Пара нефридия (если есть)
7. Гонопоры открываются в передней части туловища
8. Взрослые особи лишены кишечника
9. Живут за счет эндосимбиотических бактерий, содержащихся внутри клеток специализированного органа трофосомы
10. Имеют крючковидные щетинки, подобные щетинкам сидячих полихет.
11. Лецитотрофная трохофорная личинка

“Siboglinidae”

Clitellatomorpha (Zrzavý et al., 2009)

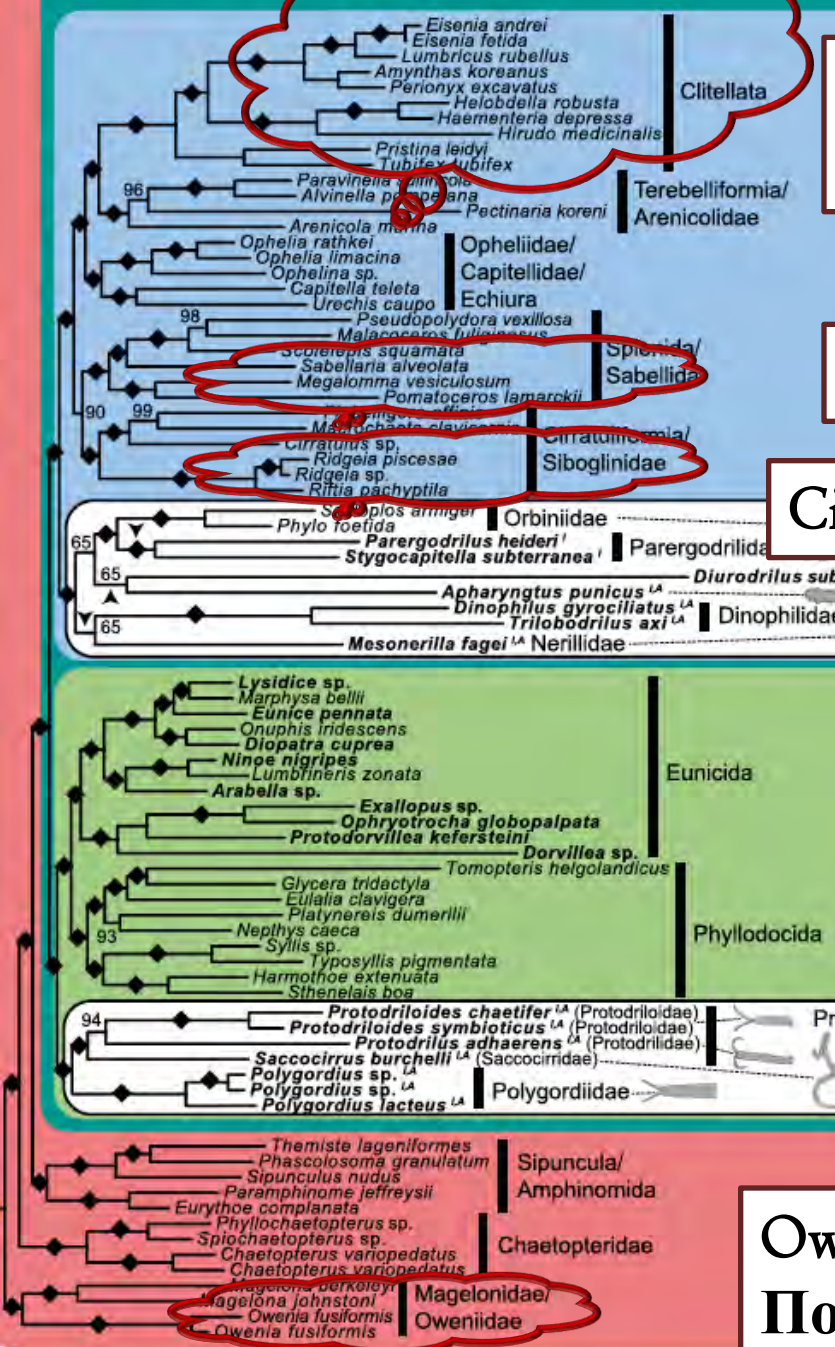
Sabellida (Rouse, Fauchald, 1997)

Cirratuliformia (Weigert et al., 2014)



© Greg Rouse, Rouse

Oweniidae (Rouse et al., 2004, Ливанов, Порфирьева, 1962, 1965)



Sabellida и Siboglinidae

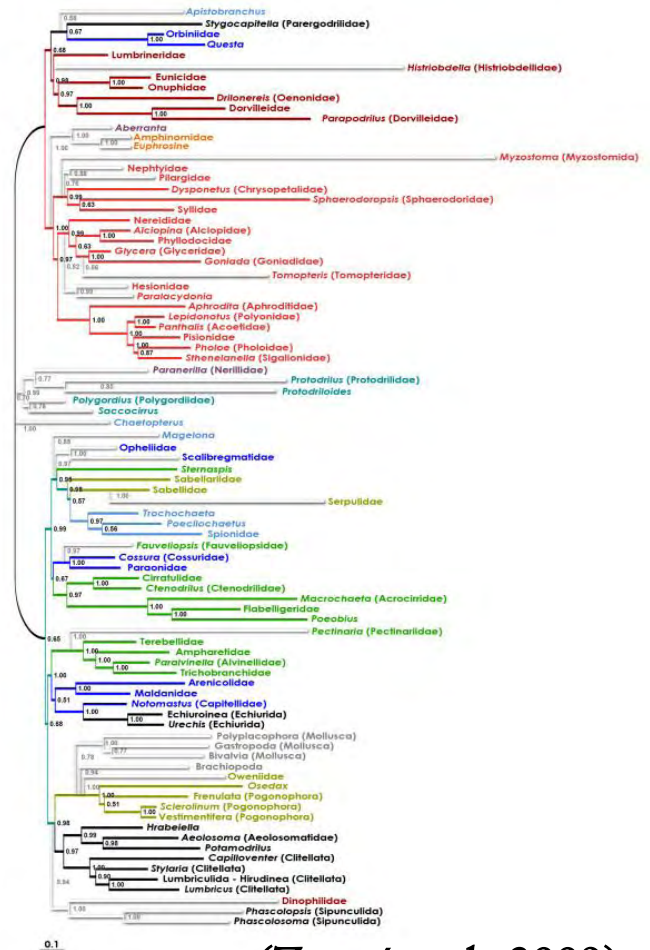
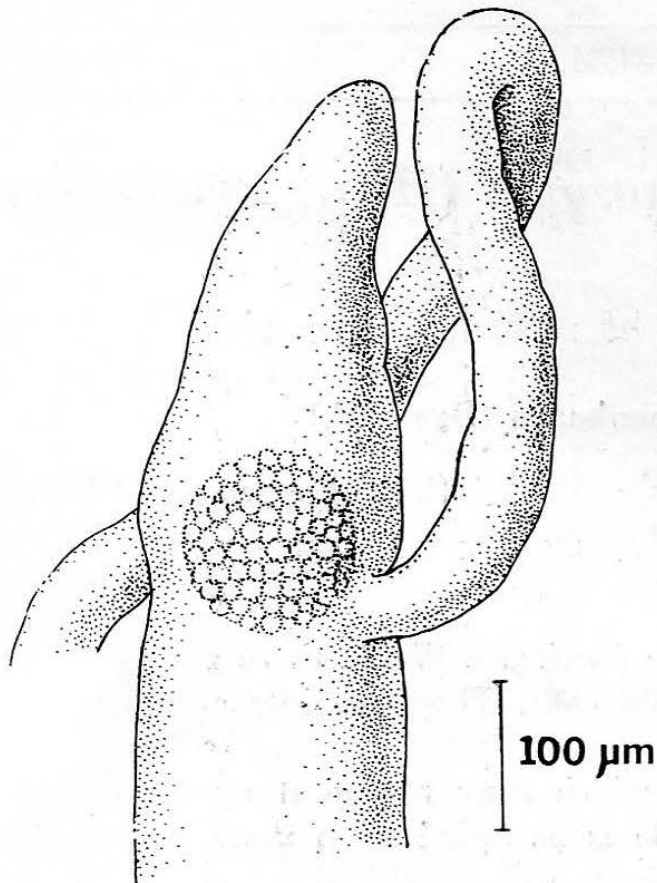
Простомииум редуцируется и сливается с перистомииумом
Перистомииум несет у сабеллид несет воротничок (у
вестиментифер и погонофро есть походяий воротничок)
Пальпы используются для сбора пищи , у тех и других
перистомииальные и образуются позади прототроха
Сегментарные органы – 2 пары – нефридии и гонодукуты
Щетинки крючковидные и капиллярные (у вестиментифер есть
капиллярные в туловище)

se, Fauchald, 1997



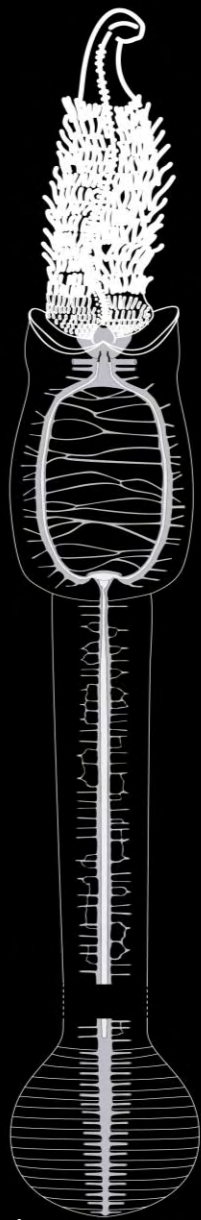
Clitellatomorpha и Siboglinidae

У френулятных погонофор *Siboglinum* (Nørrevang, 1974) и *Oligobrachia* (Southward, 1984) описаны типичные фаосомы – фоторецепторные клетки пиявок и некоторых олигохет. Кроме того, строение V1-гемоглобина вестиментифер практически идентично строению гемоглобина пиявки *Macrobdella* (Haas et al., 1996a).

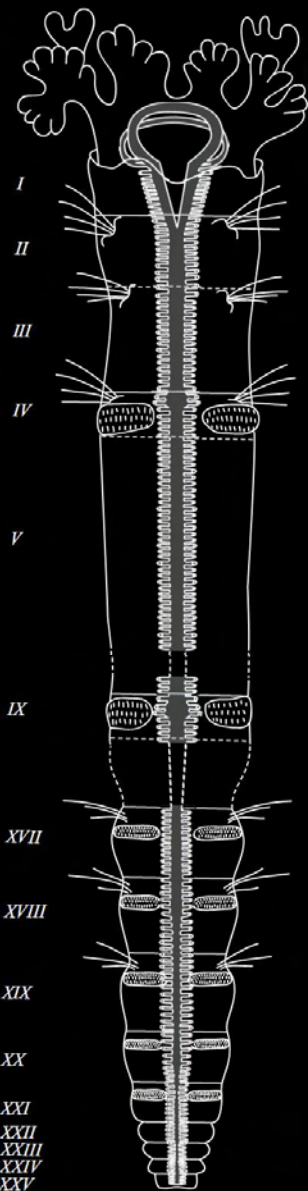


(Zrzavý et al., 2009)

Oweniidae и Siboglinidae



Riftia pachyptila

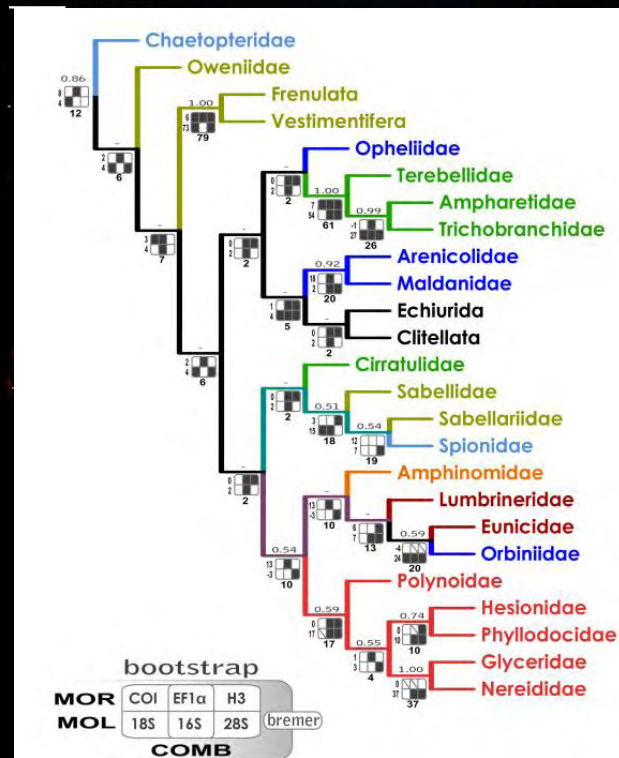


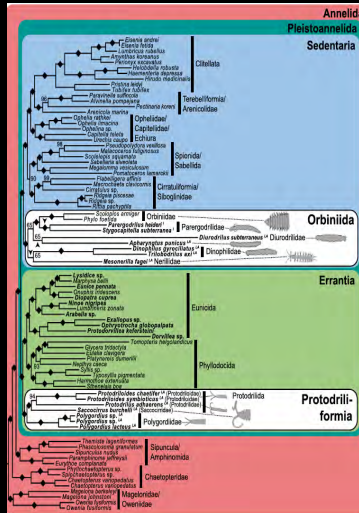
Бубко, Миничев, 1972,
Ливанов, Порфирьева, 1965



A

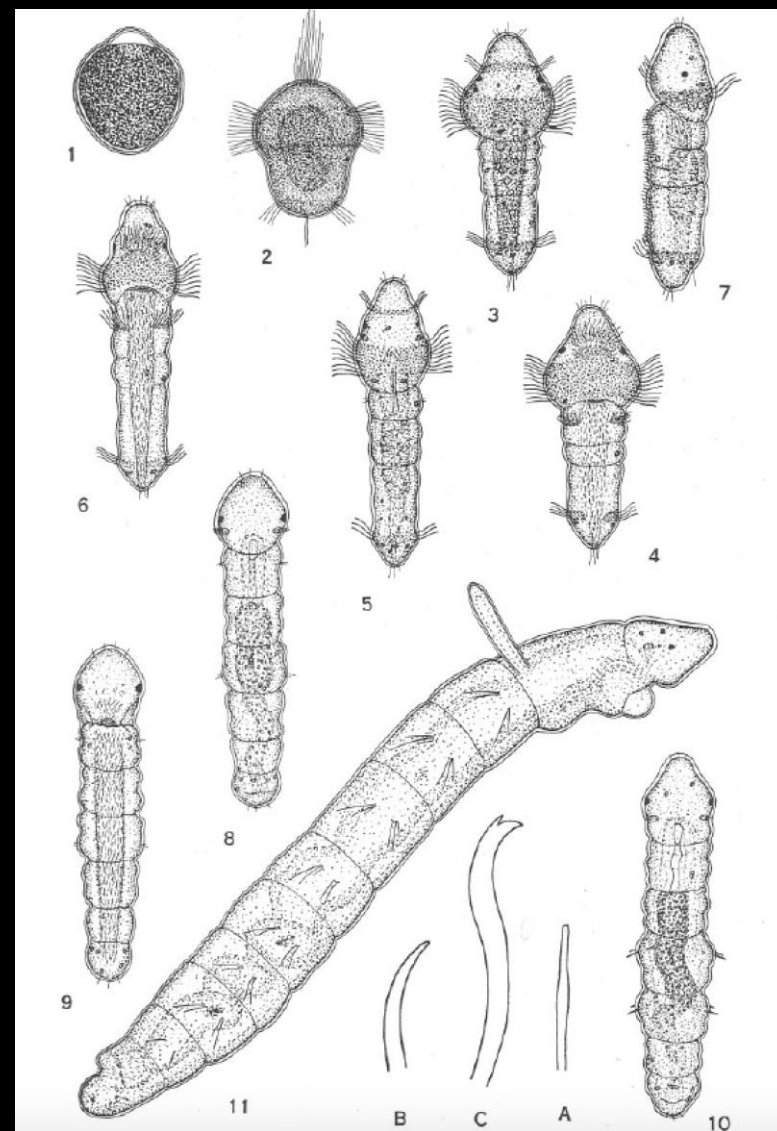
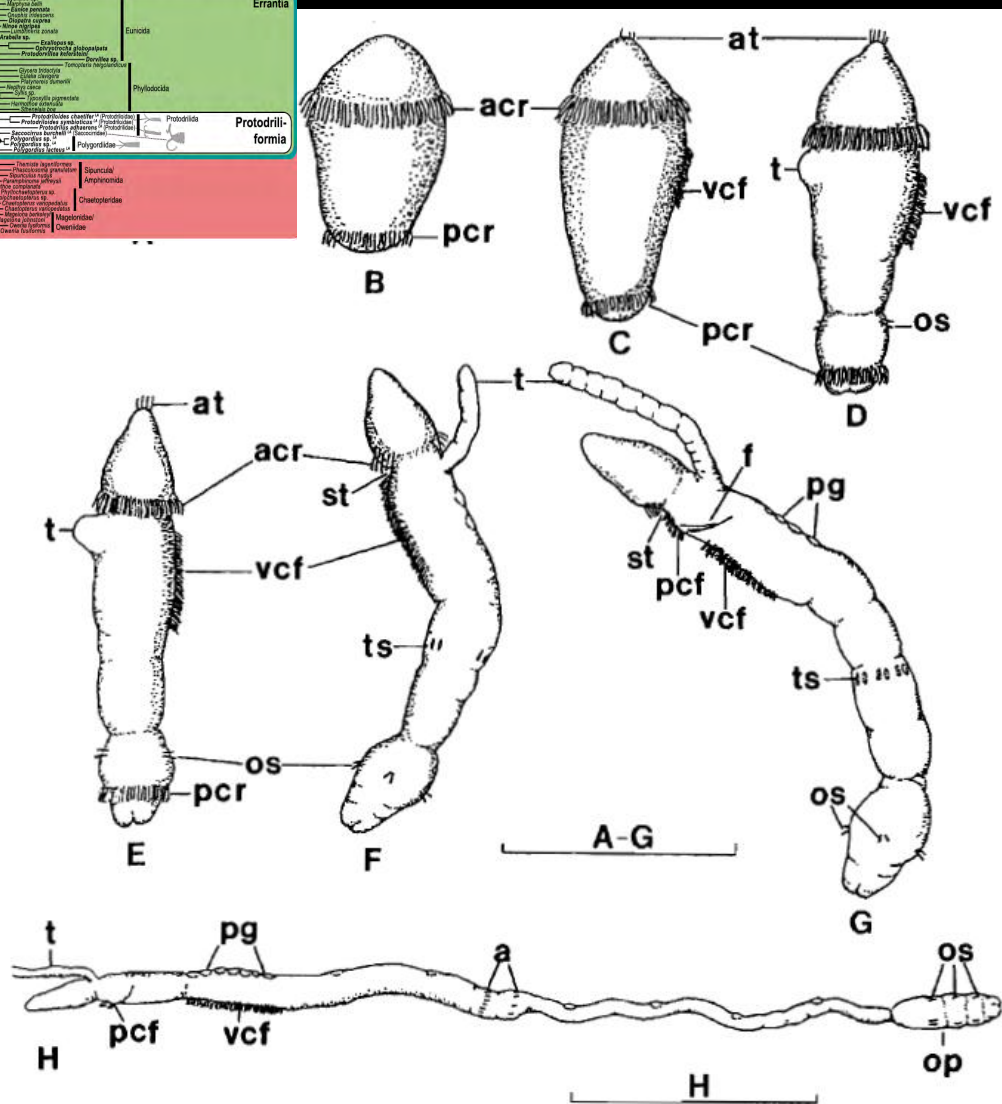
Гетерономная сегментация
Нервная система
Щетинки





Cirratuliformia и Siboglinidae

Внешняя морфология личинок и ювенилей



СПАСИБО ЗА ВНИМАНИЕ !