

УДК 595.142.2

## СИМБИОТИЧЕСКИЕ ПОЛИХЕТЫ *PROCERAEA* SP. И ВИДОИЗМЕНЕНИЕ ГИДРОТЕК У КОЛОНИАЛЬНЫХ ГИДРОИДОВ *ABIETINARIA TURGIDA* (HYDROZOA, SERTULLARIIDAE)

© 1998 г. Т. А. Бритаев<sup>1</sup>, Г. Сан-Мартин<sup>2</sup>, О. В. Шейко<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Институт проблем экологии и эволюции РАН, Москва 117071

<sup>2</sup>Департамент биологии Мадридского автономного университета, Канто Бланко, Мадрид, Испания

<sup>3</sup>Институт экологии и природопользования ДВО РАН, Петропавловск-Камчатский

Поступила в редакцию 20.03.97 г.

Многочисленные мелкие полихеты *Proceraea* sp. обнаружены в гидротеках и в слизистых трубках на поверхности колоний гидроидов *Abietinaria turgida* (Clark, 1876) у побережья о-ва Медный (Командорские о-ва). Приведено описание морфологии личинок и ювенильных особей. В каждой гидротекке обитает по одной особи *Proceraea* sp. на разных стадиях развития от бесщетинковой личинки до 10–11-сегментной ювенильной особи. Молодь с длиной тела более 1.0–1.1 мм покидает гидротекки и переходит к обитанию в слизистых трубках на стволе или ветвях колонии. Присутствие личинок *Proceraea* sp. вызывает изменение формы гидротекки. Инфицированные полипы продуцируют цилиндрическую дистальную надстройку. Отношение количества зараженных гидротек к их общему количеству варьировало от колонии к колонии в пределах от 3.8 до 33.0%. Исчезновение полипов в гидротекках, заселенных полихетами, и присутствие в кишечнике пигментных гранул, характерных для тканей полипов, указывают на питание симбионтов хозяевами. Взаимоотношения между полихетой и гидроидом оцениваются как паразитизм. Предполагается, что самки *Proceraea* sp. откладывают яйца в теки гидроидов. Обсуждается модель двухфазного жизненного цикла *Proceraea* sp., состоящего из паразитической (личинки и молодь) и свободноживущей (взрослые особи) фаз.

Полихеты семейства Syllidae – многочисленная группа в основном мелких животных, приспособленных к обитанию в различных условиях морской среды, в том числе на поверхности и внутри тела других беспозвоночных животных. В настоящее время не менее 18 видов зарегистрированы как комменсалы и около 10 видов – как паразиты губок, кишечнополостных, иглокожих и асцидий (Britayev, Martin, устное сообщение).

Представители подсемейства Autolytinae – специализированные хищники, питающиеся в основном колониальными гидроидными полипами (Fauchald, Jumars, 1979). Тесная связь с гидроидами зачастую определяет распределение аутолитин: даже если в качестве субстрата указаны водоросли, камни или поверхность двустворчатых моллюсков, то как правило, эти субстраты покрыты колониями гидроидов (Gidholm, 1967). Сведения о модифицирующем воздействии симбиотических силлид на организм животного-хозяина ограничены публикацией Райта и Вудвика (Wright, Woodwick, 1977) об индуцировании галлов или блистеров на поверхности хозяина-гидрокоралла *Allopora californica* полихетой *Autolytus penetrans*.

До последнего времени не было сообщений об обитании силлид внутри гидротек гидроидов и о

влиянии присутствия силлид на развитие гидротек видоизмененной формы.

При обработке коллекции гидроидов *Abietinaria turgida* (Clark, 1876), собранных В.В. Ошурковым в августе 1986 г. у мыса Гладкий (о-в Медный, Командорские о-ва, Тихий океан), на глубине 5–12 м на скалистых грунтах, одним из авторов были обнаружены ненормально удлиненные гидротекки, а затем и мелкие полихеты внутри этих гидротек. Всего в нашем распоряжении оказалось более 200 экз. полихет на личиночной и ювенильной стадиях развития, расположенных в теках гидроидов и 7 экз. неполовозрелых особей из слизистых трубок, расположенных на поверхности колоний. В дальнейшем эти полихеты были определены как *Proceraea* sp.

Отсутствие сформировавшихся особей с полностью развитыми глоточными структурами не позволяет привести валидное описание вида, который скорее всего является новым. В то же время мы располагали материалом, достаточным для описания морфологии личиночных и ювенильных стадий развития, а также для реконструирования ряда уникальных особенностей биологии и жизненного цикла этого вида.

## ХОЗЯИН *ABIETINARIA TURGIDA* И ЕГО МЕСТООБИТАНИЯ

Гидроид *A. turgida* (Clark, 1876) распространен в Северной Пацифике от Берингова моря до Сахалина и Южных Курил по азиатскому побережью и до залива Сан-Франциско – по американскому. Заходит в Арктику, на запад – до Восточно-Сибирского моря, на восток – до Канадского сектора Арктики. Обитает на глубинах от литорали до 140 м (Fraser, 1937; Анцулевич, 1987), на Командорах обнаружен на глубине 5–130 м. Размеры Командорских колоний определить трудно, так как они легко ломаются. По литературным данным высота колоний до 16–18 см (Rickets et al., 1985). Часто поселяются на твердых грунтах прибойных участков побережий. Кувшиновидные гидротехи располагаются на стволе и на относительно коротких боковых веточках и тесно прилегают к ним (Rickets et al., 1985). Вход в теку закрывает тонкая прозрачная крышечка. Нами было просмотрено 27 проб *A. turgida*, взятых в разных точках на о-ве Беринга и о-ве Медный, а также несколько дополнительных проб с Камчатки и Северных Курил. Гидроиды с модифицированными теками были обнаружены только у одной пробе.

### СИМБИОНТ *PROCERAEA* SP.

#### Морфология

Бесщетиновые личинки (рисунок, 1, 2). Размещаются в гидротехе, обычно у основания полипов. Тело веретеновидное, расширенное в районе II–III сегментов, плоское с брюшной и выпуклое со спинной стороны. Длина самой короткой личинки 230 мкм. 10–11 сегментов, но точное число сегментов определить трудно, так как границы между задними сегментами не отчетливые. Полуокруглый простомииум несет пару глаз и три почковидных зачатка антенн. Заметен небольшой апикальный пучок ресничек. Тело оканчивается двулопастным пигидиумом с двумя овальными анальными усиками. В передней части тела просвечивает скопление желточных гранул.

По мере развития длина тела личинок увеличивается, количество желтка уменьшается, апикальный пучок ресничек исчезает, формируется глотка, а на передних сегментах – спинные усики. На этих стадиях рост личинок, вероятно, обеспечивается запасами материнского желтка, так как полипы, в чьих теках они располагаются, – живы (рисунок, 3).

Щетиновые личинки (рисунок, 4). У личинок, достигших в длину 450–500 мкм, в передних сегментах, начиная со второго, появляются щетины. Второй – тентакулярный сегмент снабжен парой усиков. Число сегментов остается неизменным (10–11, не считая пигидиума), спер-

еди назад формируются спинные усики. Вероятно, на этой стадии личинки начинают питаться: тело полипов, сосуществующих с личинками, уменьшается в размерах и фрагментируется.

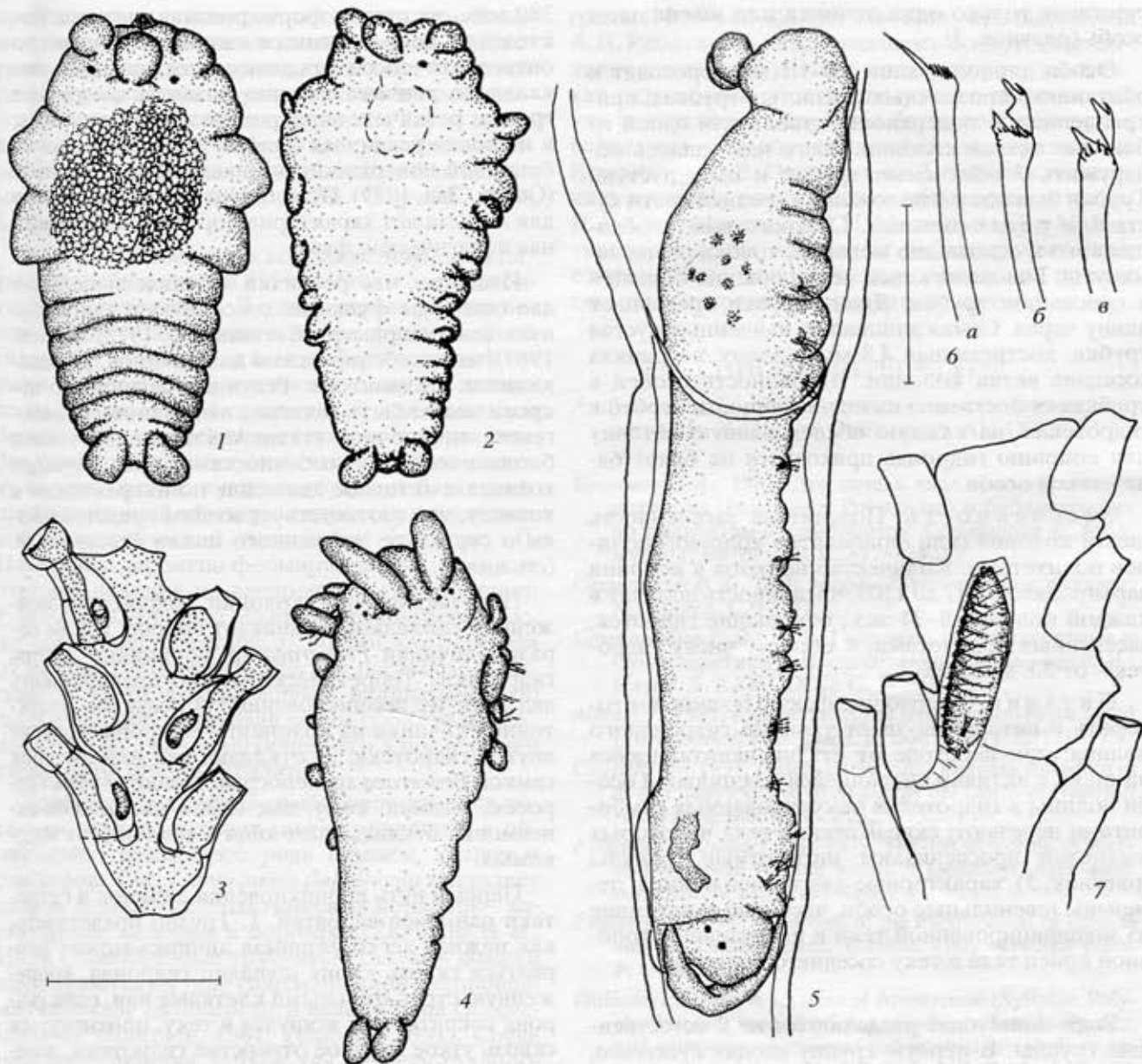
Ювенильные особи в теках (рисунок, 5). Занимают либо основание (“кувшинчик”), либо всю теку, включая видоизмененную дистальную часть. Тело длинное 0.9–1.0 мм в длину, тонкое, червеобразной формы. Простомииум снабжен тремя антеннами примерно равной длины и двумя парами глаз. 10–11 щетиновых сегментов. В предпигидиальной зоне идет пролиферация сегментов. Сквозь стенки кишечника просвечивают гранулы темного пигмента, размер и цвет которых соответствуют размеру и цвету гранул пигмента присутствующего в тканях полипов. Щетины дефинитивные, двух типов: штыковидные с широкой проксимальной частью, характерные для видов рода *Proceraea* (рисунок, 6a) и сложные гетерогомфные с коротким двузубым дистальным члеником (рисунок, 6б–6в). На этой стадии развития хозяин-полип исчезает и модифицированная тека полностью занята полихетой.

Ювенильные особи в слизистых трубках (рисунок, 7). Ювенильные особи, достигшие 1 мм в длину, покидают теки и переходят к обитанию в слизистых трубках прикрепленных к стволу или одной из ветвей колонии. У самых мелких особей (длиной 1.06 мм) сохраняется примерно то же число сегментов, что и у личинок: 10–11. Границы между последними сегментами по-прежнему не четкие. По мере роста увеличиваются число сегментов (у самой крупной особи длиной 2.5 мм 28 щетиновых сегментов [ЩС]), длина придатков головы и спинных усиков.

У самой крупной особи длина простомииума равна его ширине. Простомииум снабжен двумя парами красноватых глаз, расположенных трапециевидно. Глаза передней пары крупнее задних. Сохранилась только средняя антенна, основание которой расположено впереди и между глазами передней пары. Медиальная антенна достигает конца третьего ЩС. Кольчатость не выражена. Единственный сохранившийся дорсальный тентакулярный усик направлен назад, достигает середины 2-го ЩС. Брюшные сегментальные усики отсутствуют; спинные – короткие, листовидные, не членистые. Парные нухальные органы начинаются от задних выростов простомииума и продолжают постеролатерально до середины 1-го ЩС. Глотка снабжена кольцевыми поддерживающими структурами; открывается в провентрикулус в начале 4-го ЩС. Провентрикулус маленький, овальный, расположен в 4–5-м ЩС, по-видимому, полностью не развит.

Каждый ЩС несет расположенный вентролатерально пучок щетинок, состоящий из 4–9 щетинок. Количество щетинок уменьшается в кау-





Личинки и молодь симбиотической полихеты *Proceraea* sp.: 1 – бесщетинковая личинка (заметен теменной пучок ресничек и глыбки желтка, просвечивающие сквозь покровы); 2 – бесщетинковая личинка (появляются спинные усики); 3 – непитающиеся личинки в гидротеках полипа *A. turgida*; 4 – личинка с щетинками в передних сегментах (удлиняются антенны и появляется вторая пара глаз); 5 – ювенильная особь в гидротеке (сквозь покровы в передней части тела просвечивает глотка, в задней – пигментные гранулы); 6 – щетинки ювенильной особи (а – штыковидная; б, в – сложные, с двузубым дистальным члеником); 7 – ювенильная особь в слизистой трубке, прикрепленная к стволу гидроида. Масштаб (мкм): 1 – 92; 2 – 120; 3 – 800; 4, 5 – 180; 6 – 20; 7 – 400.

дальном направлении. В состав каждого пучка входят несколько сложных щетинок с двузубым дистальным члеником и обычно одна штыковидная щетинка. Пигидиум снабжен двумя длинными анальными усиками.

**Экология**

**Локализация.** Личинки и ювенили обитают внутри модифицированных тек полипов (ри-

сунок, 3, 5). Личинки длиной 230–450 мкм обычно расположены в основании гидротеки и сосуществуют с полипом (рисунок, 3). Ювенили длиной свыше 450–500 мкм оккупируют теку полностью, хозяин на этой стадии развития силлиды исчезает (рисунок, 5). Эти наблюдения дают основание полагать, что переход от поздней личинки к ювенили сопровождается открытием рта и сквозного кишечника, а также переходом к активному питанию тканями полипа. В каждой теке всегда при-

существует только одна личинка или ювенильная особь (рисунок, 3).

Особь длиной свыше 1.0–1.1 мм переходят к обитанию в прозрачных слизистых трубках, прикрепленных к поверхности ствола или одной из боковых ветвей колонии. Всего нам удалось обнаружить 7 обитаемых трубок и одну пустую. Трубки бывают расположены в средней части куста или у его основания. С одного конца, обращенного к основанию колонии, трубки слепо замкнуты. Головной конец червя обычно обращен к основанию трубки. Длина трубки превышает длину червя. Самая длинная из найденных пустая трубка, достигающая 4.8 мм в длину, соединяла соседние ветви колонии. Численность особей в трубках существенно ниже численности особей в гидротекках: на каждую обследованную веточку или колонию гидроида приходится не более одной такой особи.

**Заселенность.** Подсчитана заселенность шести колоний (или фрагментов колоний) полипов полихетами. Количество полипов в колонии варьировало от 67 до 1103, численность полихет в каждой колонии 8–74 экз., отношение гидротек, заселенных полихетами, к общему числу гидротек – от 3.8 до 33.0%.

**Питание.** Следующие факты позволяют говорить о питании полихет тканями гидроидного полипа: при переходе от стадии непитающейся личинки к активно питающейся ювенильной особи полипы в гидротекках оккупированных симбионтами исчезают; сквозь стенки тела некоторых ювенилей просвечивают пигментные гранулы (рисунок, 5), характерные для тканей полипа; отмечены ювенильные особи, частично выползшие из модифицированной теки и погружившие головной конец тела в теку соседнего полипа.

Роды *Autolytinae* разделяются на 2 естественные группы. В первую группу входят *Proceraea*, *Procerastea* и *Virchowia*; во вторую – *Autolytus* и *Myrianida* (Gidholm, 1967). Для первой группы характерны следующие признаки: внутренние параподальные железы, отсутствие ресничного покрова, толстые штыковидные щетинки. Параподальные железы нами не были обнаружены, но отсутствие ресничного покрова и форма штыковидных щетинок с уверенностью позволяют отнести наших особей к первой группе видов, а листовидные спинные усики, присутствующие на всех сегментах, свидетельствуют об их принадлежности к роду *Proceraea*.

Весьма характерно отсутствие развитого ресничного покрова у личинок нашего вида. Остатки ресничного покрова в виде апикального пучка ресничек были обнаружены лишь у самых мелких особей длиной 230 мкм. Для сравнения укажем, что у *Autolytus alexandri* Malmgren [длиной

380 мкм, на стадии формирования щетинок (нектохета)], сопоставимых с нашими личинками по онтогенетической продвинутости, помимо апикального венчика хорошо развиты следующие группы ресничек: акротрох, телотрох, метатрох, и широкая ресничная полоса, идущая ото рта по брюшной поверхности к пигидиуму – невротрох (Quian, Chia, 1989). По наблюдениям этих авторов для *A. alexandri* характерна короткая 1–2-недельная пелагическая фаза.

Известно, что реснички личинок выполняют две основные функции: сенсорную и двигательную (см. например: Свешников, 1978; Nielsen, 1987), что особенно важно для личинок, развивающихся в планктоне. Редукция ресничного покрова может быть увязана с выпадением из онтогенеза личиночной стадии, обладающей такими биологическими особенностями, как детекция хозяина и активное движение по направлению к хозяину, что соответствует нашим представлениям о структуре жизненного цикла *Proceraea* sp. (см. ниже).

При наблюдении колонии гидроидов, зараженной сिलлидами, возникает вопрос: каким образом личинки *Proceraea* sp. проникают внутрь гидротеки? Теоретически можно предположить два пути их проникновения: 1) оседание планктонной личинки на колонию и ее проникновение внутрь гидротеки; 2) откладка яиц или личинок самкой *Proceraea* sp. непосредственно внутрь гидротек, подобно тому, как самки наездников-ихневмонид откладывают яйца в тела других насекомых.

Первый путь проникновения личинок в гидротеки наименее вероятен. 1. Трудно представить, как нежная легко уязвимая личинка может прорваться сквозь крону щупалец гидроида, вооруженную стрекательными клетками или, если гидроид сократился и втянулся в теку, протиснуться сквозь узкое входное отверстие гидротеки, запираемое крышечкой. 2. В пользу второго предположения свидетельствует и отсутствие цилиатуры у личинок *Proceraea* sp. Существование в планктоне или свободное развитие во внешней среде предполагает развитие двигательных ресничек, а оседание и связанный с ним поиск хозяина – чувствительных. 3. Во всех исследованных нами заселенных гидротекках обнаружено только по одной особи *Proceraea* sp. При оседании из планктона можно было бы ожидать находки гидротек с двумя и большим числом личинок в одной гидротеке.

Наши наблюдения недостаточны для полной реконструкции жизненного цикла *Proceraea* sp., однако предположение о двухфазном характере жизненного цикла, в котором симбиотическая фаза (личинки и ювенильные особи) чередуется со свободноживущей фазой (взрослые особи),



представляется нам вполне обоснованным. Взаимоотношения симбионт-хозяин в первой симбиотической фазе жизненного цикла могут быть охарактеризованы, как паразитизм, на второй, свободноживущей, — как хищничество. Такая схема жизненного цикла *Proceraea* sp. существенно отличается от известных для *Autolytinae* (см. например: Potts, 1911; Allen, 1921; Cognetti, 1953; Schiedges, 1979).

В обработанных нами колониях *Abietinaria turrida* были обнаружены 224 экз. *Proceraea* sp., обитающих в гидротеках. В одном случае ранняя личинка была обнаружена в немодифицированной гидротее, в другом — в немодифицированной гонотеке (кстати, это единственный случай нахождения *Proceraea* sp. в гонотеке). В подавляющем большинстве случаев гидротеек, заселенные симбионтами, отличаются от интактных. Они состоят из двух частей: кувшинообразной базальной, представляющей обычную гидротееку и, удлинённой цилиндрической надстройкой (рисунок, 3). Надстройка вероятно формируется полипом, как ответная реакция на внедрение в теку личинки *Proceraea* sp. Личинка обычно располагается у основания полипа (рисунок, 3). Полип, как бы уходя от раздражающего воздействия паразита, вытягивается вверх и надстраивает цилиндрическую часть теки, подготавливая таким образом надежное укрытие для замещающей его в последствии ювенильной стадии паразита.

Воздействие полихет-симбионтов на рост хозяев-кишечнополостных может приводить к образованию различного рода шрамов, галлов и блистеров. Так, *Lumbrineris flabellicola* оставляет на теле хозяев — склерактиниевых кораллов — характерные желобки и бороздки (Zibrovius et al., 1975). Свообразные трубчатые галлы — домики индуцируются на теле гидрокораллов полиноидами *Harmothoe melanicornis* и видами рода *Gorgoniapolyne* (Бритаев, 1981; Pettibone, 1991). Среди полихет семейства Syllidae так же есть галлообразующие виды. В частности *Autolytus penetrans* образует небольшие галлы на поверхности гидрокоралла *Allopora californica* (Wright, Woodwick, 1977). Однако до настоящего времени не было сообщений о модифицирующем воздействии полихет на гидротееки Hydrozoa. В этой связи представляет особый интерес находка полипов *Amphisbetia operculata* с “уродливыми” видоизмененными теками, без указания возможного происхождения этих “уродств” (Степаньянц, 1979). Эти модифицированные теки напоминают описанные нами для *Abietinaria* и возможно имеют сходное происхождение.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Работа частично финансировалась Российским фондом фундаментальных исследований,

грант № 96-04-49077. Авторы признательны А.В. Ржавскому, установившему присутствие полихет семейства Syllidae в модифицированных теках гидроидов и обратившему наше внимание на эту ассоциацию. Гидроиды были собраны руководителем гидробиологической экспедиции на Командоры В.В. Ошурковым. Толчком к написанию рукописи послужило ее обсуждение с проф. В.А. Свешниковым и В.Н. Михеевым. Д-р М. Петерсен снабдила нас рядом библиографических ссылок. Всем перечисленным лицам мы приносим свою искреннюю признательность.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Анциуевич А.Е., 1987. Гидроиды шельфа Курильских островов. Л.: Изд-во Зоол. ин-та АН СССР. С. 1–165.
- Бритаев Т.А., 1981. Два новых вида комменсальных полиноид (Polychaeta, Polynoidae) и библиография по полихетам — симбионтам Coelenterata // Зоол. журн. Т. 60. Вып. 6. С. 817–824.
- Свешников В.А., 1978. Морфология личинок полихет. М.: Наука. С. 1–151.
- Степаньянц С.Д., 1979. Гидроиды вод Антарктики и Субантарктики // Исследования фауны морей. Л.: Наука. Т. XXII (XXX). С. 1–199.
- Allen E.J., 1921. Regeneration and reproduction of the syllid *Procerastea* // Phil. Trans. R. Soc. V. 211. P. 131–177.
- Cognetti G., 1953. Osservazioni sulla biologia riproduttiva di una nuova specie di *Autolytus* del Golfo di Napoli // Arch. Zool. Ital. V. 38. P. 323–332.
- Fauchald K., Jumars P.A., 1979. The diet of worms: A study of Polychaete feeding guilds // Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. V 17. P. 193–284.
- Fraser C.M., 1937. Hydroids of the Pacific coast of Canada and the United States. Toronto: Univ. Toronto press. P. 1–208.
- Gidholm L., 1967. A revision of *Autolytinae* (Syllidae, Polychaeta) with special reference to Scandinavian species, and with notes on external and internal morphology, reproduction and ecology // Arkiv for Zoologi. V. 19. P. 157–213.
- Nielsen C., 1987. Structure and function of Metazoan ciliary bands and their phylogenetic significance // Acta Zoologica. V. 68. P. 205–262.
- Pettibone M.H., 1991. Polynoids commensal with gorgonian and stylasterid corals, with a new genus, new combinations, and new species (Polychaeta: Polynoidae: Polynoinae) // Proc. Biol. Soc. Wash. V. 104. P. 688–713.
- Potts F.A., 1911. Methods of Reproduction in the Syllids // Ergebn. Fortschr. V. 3. P. 1–72.
- Quian P.-Y., Chia F.-S., 1989. Larval development of *Autolytus alexandri* Malmgren 1867 (Polychaeta, Syllida) // Invertebrate Reproduction and Development. V. 15. P. 49–56.
- Ricketts E.F., Calvin J., Hedgpeth J.W., Phillips D.W., 1985. Between Pacific tides. Stanford: Stanford University Press. P. 1–652.

- Schiedges K.-L., 1979. Reproductive Biology and Ontogenesis in the Polychaete Genus *Autolytus* (Annelida: Syllida): Observations on Laboratory-Cultured Individuals // Mar. Biol. V. 54. P. 239–250.
- Wright J.D., Woodwick K.H., 1977. A new species of *Autolytus* (Polychaeta: Syllidae) commensal on a Californian hydrocoral // Bull. South. California Acad. Sci. V. 76. P. 42–48.
- Zibrovius H., Southward E.C., Day J.N., 1975. New observation on a little-known species of *Lumbrineris* (Polychaeta) living on a various cnidarians, with notes on its recent and fossil scleractinian hosts // J. Mar. Biol. Ass. U.K. V. 55. P. 83–108.

## SYMBIOTIC POLYCHAETES *PROCERAEA* SP. (POLYCHAETA, SYLLIDAE) AND MODIFICATION OF HYDROTHERCAE IN HYDROID *ABIETINARIA TURGIDA* (HYDROZOA, SERTULLARIIDAE)

T. A. Britayev, G. San-Martin, O. Sheiko

*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow 117071, Russia*  
*Departamento de Biología, Unidad de Zoología, facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de Madrid, Espana*  
*Institute of Ecology and Nature management, Far Eastern Branch of Russian Academy of Sciences,*  
*Petropavlovsk-Kamchatskii, Russia*

Numerous small polychaete *Proceraea* sp. were found inside the hydrothecae and mucous tubes attached to stems of the colonial hydroid *Abietinaria turgida* (Clark, 1976) at the coast of Mednyi Island (Commander Islands). The species remains unidentified due to the absence of mature adult specimens. Morphology of *Proceraea* sp. larvae and juveniles are described. In each hydrotheca there is only one polychaete at different stages of development, from achaetous larvae to juveniles with 10–11 segments. The juveniles of 1.0–1.1 mm long leave the hydrothecae and form mucous cylindrical tubes attached to the stem of branches of hydroid. The presence of larvae inside the hydrothecae stimulates modifying its form. The infested polyps produce the cylindrical elongation attached to distal edges of the thecae. The prevalence (ratio between the number of the thecae infested with polychaete and the total number of thecae in each colony) varies from 3.8 to 33.0%. Disappearance of polyps in the infested hydrothecae as well as the presence of pigmented granules, which are characteristic of hydroid tissues inside the polychaete intestine, are an evidence of feeding polychaetes upon hydroids. The polychaete-hydroid interrelations is considered as parasitism. *Proceraea* sp. females are supposed to lay their eggs into hydrothecae of alive *A. turgida*. A model of the *Proceraea* sp. life cycle consisting of parasitic (larvae and juveniles) and free-living phases are discussed.