

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

ИССЛЕДОВАНИЯ ФАУНЫ МОРЕЙ

34(42)

МНОГОЩЕТИНКОВЫЕ
ЧЕРВИ

МОРФОЛОГИЯ, СИСТЕМАТИКА,
ЭКОЛОГИЯ

Сборник научных работ

ЛЕНИНГРАД

1985

О ВОЗМОЖНОСТИ ПРИМЕНЕНИЯ СООТНОШЕНИЯ МЕЖДУ ЧИСЛОМ СЕГМЕНТОВ И ДЛИНОЙ ТЕЛА В СИСТЕМАТИКЕ И ФИЛОГЕНИИ ПОЛИХЕТ

Б. И. Иоффе, А. Д. Наумов

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

B. I. Ioffe, A. D. Naumov. Segment number relation to the body length: a possible way to its use in systematics and phylogeny of the polychaetes

Теория В. А. Догеля (1954) о полимеризации и олигомеризации гомологичных органов имеет важное значение для понимания филогении аннелид, поскольку олигомеризация в эволюции кольчатых червей играла весьма существенную роль. Однако практическое применение этой теории затрудняется отсутствием количественного подхода к оценке степени олигомеризованности. Обычно группу признают полимерной, если в ней есть представители с большим числом сегментов. Наличие в той же группе малосегментных форм при этом приходится игнорировать. Ранее авторами было показано, что по соотношению между числом сегментов и длиной тела у аннелид можно получить косвенную, но достаточно адекватную статистическую оценку степени олигомеризованности надвидового таксона (Наумов, Иоффе, 1983). В настоящем сообщении авторы продемонстрируют некоторые результаты использования предложенной оценки, которые могут представить интерес для систематики и филогении, на примере конкретной группы полихет — надсемейства Aphroditacea.

Для практического применения предложенный нами метод достаточно прост. Каждый вид характеризуется максимальными известными для него длиной тела (L) и числом сегментов (S). Использование максимальных показателей оказывается в данном случае наиболее целесообразным способом устранения влияния индивидуальной и возрастной изменчивости, поскольку длина и число сегментов у кольчатых червей обычно продолжают увеличиваться после достижения половозрелости. Кроме того, именно такие данные можно собрать по достаточному для статистической обработки числу видов. На скеттер-диаграммах со шкалами $\ln L$, $\ln S$ (где каждому виду соответствует точка) близкие таксоны ранга семейства — подсемейства обычно занимают несовпадающие, достаточно обособленные области. Применение логарифмического масштаба определяется тем, что зависимость числа сегментов от длины тела хорошо описывается регрессионным уравнением

$$\ln S = \ln a + b \ln L,$$

значения коэффициентов a и b при этом заметно различаются для разных таксонов.

Значения коэффициента b меняются в интервале от 1 до 0. При $b=1$ число сегментов пропорционально длине тела, при $b=0$ число сегментов постоянно и от длины тела не зависит. Таким образом, значение b может служить мерой наиболее показательного для эволюции таксонов среднего ранга у полихет процесса сепаратизации (олигомеризационной стабилизации).

При близких к 0 значениях b можно проследить и другой олигомеризационный процесс — литацию (о связи литации со значением коэффициента a см. Наумов и Иоффе, 1983). В этом случае она проявляется

посредственно в уменьшении количества сегментов, так что, убедившись в отсутствии зависимости S от L , следует перейти к прямому сравнению форм по числу сегментов.

Обратимся к рассмотрению конкретного материала *. Надсемейство Aphroditacea в целом характеризуется довольно значительной степенью олигомеризованности. У более примитивных представителей отряда Phyllocosemomorpha — Phyllococidae и Alciopidae — значение b составляет 0,52 и 0,67 соответственно (Наумов, Иоффе, 1983). В надсемействе Aphroditacea столь высокие значения b не встречаются (см. табл.), однако разные семейства этого надсемейства заметно различаются между собой по степени олигомеризованности. Семейство Sigalionidae остается еще мало олигомеризованным по сравнению с семейством Aphroditidae, а Eulepethidae занимают промежуточное положение (см. табл.). Эти три семейства по характеру расположения точек на скеттер-диаграмме представляются достаточно однородными (рис. 1). Сложнее обстоит дело с наиболее богатым родами и видами семейством Polynoidae.

Параметры связи между числом сегментов и длиной тела
в надсемействе Aphroditacea

Группа	b	m_b	a	m_a	Число учтенных видов
Sigalionidae	0,428	0,104	2,86	0,43	15
Eulepethidae	0,289	0,104	2,81	0,34	12
Aphroditidae	0,090	0,031	3,29	0,11	19
Polynoidae:					
Lepidonotinae (подгруппа А-1)	0,380	0,069	3,02	0,29	16
Lepidonotinae (группа Б)	0,268	0,097	3,04	0,36	16
Harmothoinae (подгруппа Н-1)	0,217	0,083	3,37	0,31	15
Harmothoinae (подгруппа Н-2)	0,072	0,020	3,43	0,07	58
Macellicephalinae s. lato	0,014	0,044	3,01	0,14	27
Macellicephalinae s. stricto	0,023	0,037	2,84	0,12	20

Примечание. m_b , m_a — ошибки b и a .

Одно из основных подсемейств семейства полиноид — Lepidonotinae — П. В. Ушаков (1982) разделяет на две группы родов: группу А (с лепидонотоидной головной лопастью) и группу Б (с арктоноидной головной лопастью). Однако даже группа А оказывается неоднородной по степени олигомеризованности. Роды *Perolepis* и *Lepidasthenia* (среди учтенных нами) занимают на скеттер-диаграмме явно обособленное положение (рис. 2) и могут быть обозначены как подгруппа А-1, сохраняющая относительно низкую степень олигомеризованности (см. табл.). Остальная часть подсемейства (подгруппа А-2) включает роды *Lepidonotus* и близкие к нему, у которых тело состоит из 26—27 сегментов ($b=0$). Однако наряду с ними в подгруппе А-2 остаются также формы с гораздо большим числом сегментов и, вероятно, еще достаточно сильной зависимостью числа сегментов от длины тела. В целом подгруппа А-2 оказывается еще настолько гетерогенной (рис. 2), что вычислять

* Основные сведения о числе сегментов и длине тела, использованные в данной работе, почерпнуты из монографии П. В. Ушакова (1982) и дополнены данными ряда других сводок и статей (Pettibone, 1953, 1969a, 1969b, 1976; Hartman, 1961, 1967; Day, 1965; Левенштейн, 1981, 1982 и др.). Статистическая обработка проводилась стандартными методами (Урбах, 1975).

для нее параметры уравнения регрессии не имеет смысла. Можно думать, что она либо включает роды, на самом деле относящиеся к подгруппе А-1 (3 верхние точки), либо (при учете большого числа видов) сможет быть разделена на достаточно однородные совокупности.

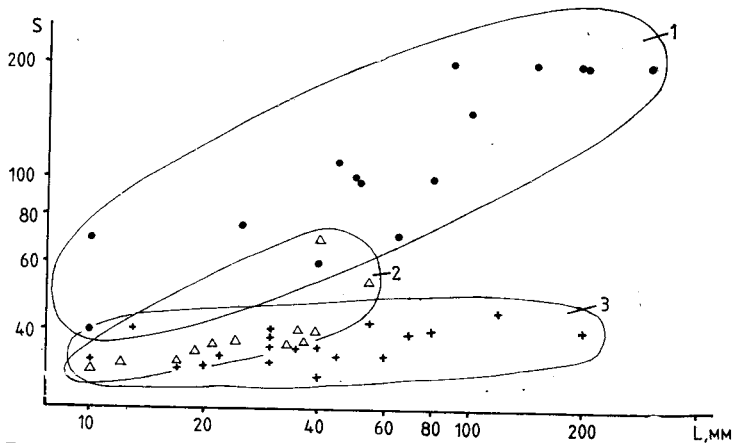


Рис. 1. Связь между числом сегментов и длиной тела в семействах Sigalionidae (1), Eulepethidae (2) и Aphroditidae (3).

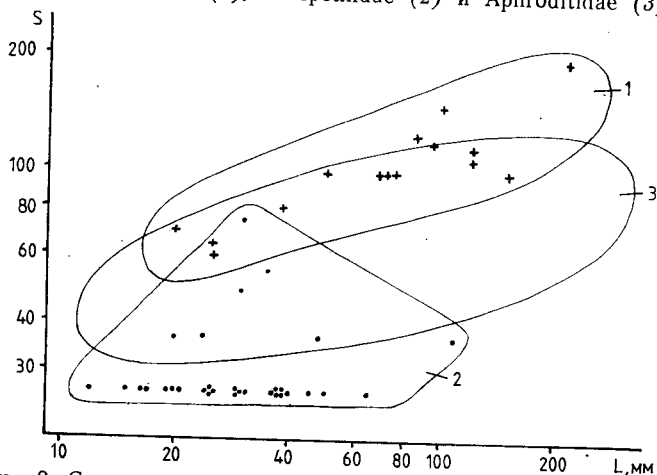


Рис. 2. Связь между числом сегментов и длиной тела в подсемействе Lepidonotinae.

1 — подгруппа А-1, 2 — подгруппа А-2, 3 — область, занятая группой Б. Скеттер-диаграмма, шкалы логарифмические.

Подсемейство Harmothoinae по распределению точек на скеттер-диаграмме (рис. 3) также разделяется на две совокупности родов, обозначаемые нами как подгруппы Н-1 и Н-2. Ядро подгруппы Н-1 составляют роды *Grubeopolynoë*, *Enipo*, *Hermadionella*; в нее же вошел род *Paradyte*. Подгруппа Н-2 включает остальные роды подсемейства, в частности, *Gattyana*, *Harmothoe* и других «типичных» Harmothoinae. Обе подгруппы оказываются достаточно однородными по распределению точек на скеттер-диаграмме, а по значению коэффициента b (см. табл.) достоверно отличаются ($p=0.05$). При этом менее олигомеризованная подгруппа Н-1 и по параметрам уравнения регрессии, и по положению на скеттер-диаграмме оказывается близкой к группе родов Б подсемейства Lepidonotinae, с которой связывают происхождение Harmothoinae (Ушаков, 1982).

Последнее из разбираемых нами подсемейств — *Macellicephalinae* — П. В. Ушаков рассматривает в широком смысле, а Петтибон (Pettibone, 1976) разделяет на 6 отдельных подсемейств. При обоих факторах значение коэффициента b для этой группы можно считать равным 0 (см. табл.). Действительно, большинство родов характеризуется фиксированным числом сегментов, хотя максимальная длина тела у разных видов может различаться достаточно сильно — в качестве примера можно указать на род *Macellicephala* (рис. 4). Таким образом, олигомеризационные изменения по типу литации можно оценивать здесь непосредственно по числу сегментов. Можно отметить, что, хотя существенной неоднородности в распределении точек на скеттер-диаграмме (рис. 4) не усматривается, все представители *Macelloidinae*, *Bathyedithiinae* и *Polaruschakovinae* менее олигомеризованы, чем *Macellicephalinae sensu stricto*.

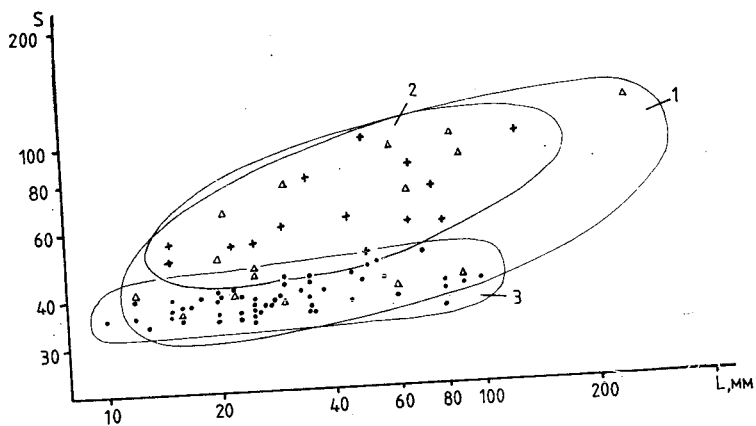


Рис. 3. Связь между числом сегментов и длиной тела в группе родов Б подсемейства *Lepidonotinae* (1) и подсемействе *Harmothoinae* (2 — подгруппа Н-1, 3 — подгруппа Н-2). Скеттер-диаграмма, шкалы логарифмические.

Приведенные в настоящей статье данные показывают, что, наряду с олигомеризованными формами, у которых число сегментов не зависит или почти не зависит от длины тела, среди *Aphroditacea* достаточно широко представлены и более полимерные группы с относительно сильной связью между длиной тела и числом сегментов. При сопоставлении с принятой в настоящее время системой *Aphroditacea* наши результаты подтверждают представления П. В. Ушакова (1982), который ставит в основу филогенетического древа полиноид полимерные формы, близкие к *Perolepis*, и указывает на многократное возникновение в этом семействе малосегментных представителей. Действительно, группа родов А-1 подсемейства *Lepidonotinae*, к которой принадлежит *Perolepis*, оказывается наименее олигомеризованной среди полиноид. Более того, даже среди всех рассмотренных *Aphroditacea* она уступает в этом смысле только семейству *Sigalionidae*. В пределах семейства *Polynoidae* можно проследить по крайней мере два олигомеризационных ряда: первый — *Lepidonotinae* А-1 → *Lepidonotinae* А-2, и второй — *Lepidonotinae* Б → *Harmothoinae* Н-1 → *Harmothoinae* Н-2. Третий такой ряд, вероятно, венчает *Macellicephalinae*. В семействе *Aphroditidae* олигомеризация, естественно, протекала независимо от полиноид.

Проиллюстрировав применение предложенного метода на конкретном примере, следует остановиться на том, какие результаты можно в принципе дать его использование:

1. Характер распределения видов и родов на скеттер-диаграмме может выявить разнородность анализируемой группы по степени олигомеризованности. В случае достаточно резких различий обнаружение такой гетерогенности может послужить исходным пунктом для поиска других морфологических отличий между предварительно намеченными группами (именно в этом смысле следует расценивать выделенные в тексте подгруппы у полиноид).

2. Группы с более низкими значениями b (грубую оценку этого параметра можно получить и по скеттер-диаграммам, не прибегая к статистическим вычислениям), как правило, могут считаться более продвинутыми, поскольку именно олигомеризация представляет собой основное направление эволюции полимерных систем (Догель, 1954).

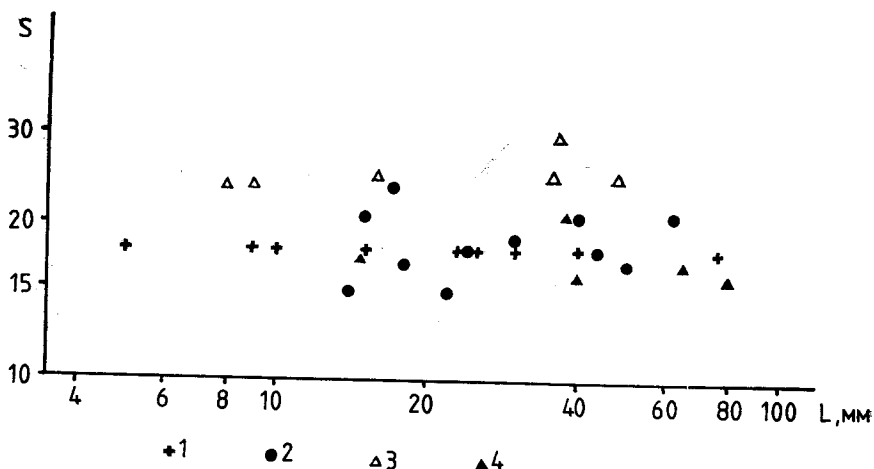


Рис. 4. Связь между числом сегментов и длиной тела у Macellicephalinae. 1 — род *Macellicephalina*, 2 — прочие роды *Macellicephalinae* s. stricto, 3 — *Macelloidinae*, *Bathyedithiinae* и *Polaruschakovinae*, 4 — остальные представители *Macellicephalinae* s. lato. Скеттер-диаграмма, шкалы логарифмические.

3. Некоторый опыт применения описанного метода показывает, что наиболее перспективно его использование при изучении таксонов ранга семейства — подсемейства и надродовых таксонов. Однако в ряде случаев интересные результаты получаются и при сравнении родов достаточно однородного по характеру скеттер-диаграммы семейства (пример такого типа будет опубликован в отдельном сообщении).

4. Объем реальных таксонов ранга семейства — подсемейства по большей части оказывается достаточным для получения статистически достоверных оценок, однако в данном случае авторы не склонны придавать этому большого значения. Понятно, что даже самые достоверные отличия по одному признаку не могут служить надежным основанием для разделения таксона, и наоборот, статистическая недостоверность различий по степени олигомеризованности не мешает разделить две группы, если между ними выявятся отличия и по другим признакам.

Важная роль, которую играли процессы олигомеризации в эволюции полихет, позволяет авторам надеяться, что предложенный метод во многих случаях окажется полезным для исследований в области систематики и филогении этой группы.

ЛИТЕРАТУРА

- ель В. А. Олигомеризация гомологичных органов как один из главных путей эволюции животных. Л., 1954, 368 с.
- еништейн Р. Я. Особенности распространения полихет семейства Polynoidae Канадской котловины Полярного Бассейна. — Тр. Ин-та океанологии, 1981, т. 115, с. 26—36.
- еништейн Р. Я. Новые роды подсемейства Macellicephalinae (Polychaeta, Polynoidae) из Тасмановой котловины. — Зоол. журн., 1982, т. 61, вып. 9, с. 1291—1296.
- умов Д. В., Иоффе Б. И. Применение статистического подхода к теории олигомеризации В. А. Догеля. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1983, т. 109, с. 48—59.
- бах В. Ю. Статистический анализ в биологических и медицинских исследованиях. М., 1975, 295 с.
- иakov П. В. Многощетинковые черви подотряда Aphroditiformia Северного Ледовитого океана и северо-западной части Тихого океана. — Фауна СССР (нов. сер., № 126), Л., 1982, 272 с.
- ay J. H. A monograph on the Polychaeta of the Southern Africa. Part 1. Errantia. London, British Mus., Nat. Hist., 1967, 458 p.
- artman O. Polychaetous annelids from California. — Allan Hancock Pac. Exped., 1961, vol. 25, 226 p.
- artman O. Polychaetous annelids collected by the USNS Eltanin and Staten Islands cruises. — Allan Hancock Monogr. Mar. Biol., 1967, N 2, 387 p.
- ettibone M. H. Some scale-bearing polychaets of Pudget Sound and adjacent waters. Seattle, Univ. Washington Press, 1953, 89 p.
- ettibone M. H. Review of some species referred to Scalicetosus McIntosh (Polychaeta, Polynoidae). — Proc. Biol. Soc. Washington, 1969a, vol. 52, p. 1—30.
- ettibone M. H. Revision of the Polychaetous annelids of the family Eulepethidae Chamberlin. — Smithson. Contr. Zool., 1969b, N 41, p. 1—44.
- ettibone M. H. Revision of the genus Macellicephalinae McIntosh and the subfamily Macellicephalinae Hartmann-Schröder. — Smithson. Contr. Zool., 1976, N 229, p. 1—71.