

УДК 574, 57.03; 593.943.4, 59.087

ИССЛЕДОВАНИЕ РОСТА МОРСКОЙ ЛИЛИИ *HELIOMETRA GLACIALIS* (OWEN 1833 EX LEACH MS) (ECHINODERMATA, CRINOIDEA) ПО КОЛЬЦЕОБРАЗНЫМ МЕТКАМ, ФОРМИРУЮЩИМСЯ В СТРУКТУРЕ ИХ БРАХИАЛИЙ

© 2024 г. Е. А. Стратаненко*

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, 199034 Россия

*e-mail: E. Stratanenko@mail.ru

Поступила в редакцию 01.04.2024 г.

После доработки 29.06.2024 г.

Принята к публикации 03.08.2024 г.

Рост морских лилий был исследован на примере *Heliometa glacialis* (Owen 1833 ex Leach MS), отобранных в северо-западной части Баренцева моря у архипелага Шпицберген. В качестве метода определения возраста выполнялся подсчет кольцеобразных меток в структуре брахиалий морской лилии. Видимые кольца роста, отмечаемые на поверхности брахиалий, рассматривались как годовые. Наиболее подходящей математической моделью, описывающей рост *H. glacialis*, было уравнение Гомперца. Усредненный теоретически предельный радиус брахиалий (R_{∞}) по данному уравнению составил 1694 ± 119 мкм, константа экспоненциального замедления удельной скорости роста (g) 0.41 ± 0.04 , максимальная продолжительность жизни 12–18 лет.

Ключевые слова: морские лилии, *Heliometa glacialis*, рост, брахиалии, метки роста, продолжительность жизни

DOI: 10.31857/S0044513424090051, **EDN:** trsxpа

Изучение роста для многих групп беспозвоночных, особенно моллюсков, в настоящее время является рутинным процессом. В научной литературе можно встретить множество публикаций, посвященных изучению роста и продолжительности жизни этих представителей донной фауны как из южных, так и из северных широт. В противоположность этому существует ряд групп бентосных организмов, вопросы роста которых до сих пор изучены мало. Одной из таких групп являются иглокожие. Внутри данного таксона успешные попытки исследования роста, в том числе индивидуального, были выполнены для морских ежей (Blicher et al., 2007; Gage, 1991, 1992; Jensen, 1969), офиур (Gage, 1990, 2003; Dahm, 1993, 1996, 1999; Dahm, Brey, 1998), а вот для голотурий, морских звезд и морских лилий работы по росту встречаются значительно реже (Sun et al., 2019; Roux, 1976; Ducso, Roux, 1981; Oji, 1989; Messing, 2007). При этом основным методом определения индивидуального возраста для морских ежей, офиур и голотурий являлся метод подсчета кольцеобразных меток, формирующихся в структуре отдельных частей их скелета (стереома) (Smith, 1990). Так, на примере офиур было показано, что чередование

крупных и мелких пор в структуре позвонков их лучей указывает на периодичность роста животного и напрямую связано с сезонным поступлением пищевого материала на дно (Gorzula, 1977; Gage, 1990), как в целом и у большинства бентосных организмов (Brey et al., 1995). При этом среди иглокожих, кроме офиур, прекрасно развитым поддерживающим скелетом лучей или рук также обладают морские лилии (Crinoidea). Внутренний скелет рук морских лилий представлен продольным рядом члеников или позвонков, называемых брахиальными пластинками (брахиалии). Если посмотреть на общий вид позвонков офиур и брахиалий морской лилии, то можно отметить наличие кольцеобразных меток в структуре скелета обоих животных (рис. 1А–1В). Интересно, что для оценки скорости и темпов роста морских лилий брахиалии, как правило, не используются. Чаще всего в литературе, посвященной исследованию роста Crinoidea (преимущественно из районов Северной Атлантики), описываются способы определения темпов роста по скорости регенерации рук (Roux, 1976), линиям роста на рентгеновских снимках члеников стебля (Ducso, Roux, 1981), соотношению содержания изотопов $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ в стеблях (Oji, 1989),

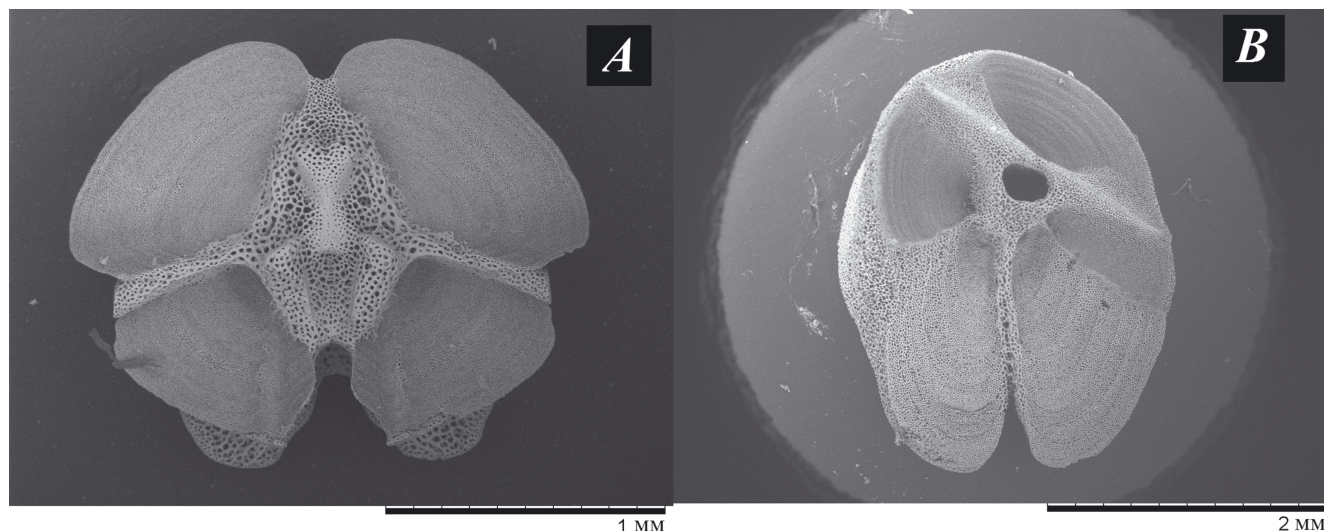


Рис. 1. Позвонки лучей офиуры (А) и брахиальная пластинка морской лилии (В).

а также приводятся результаты экспериментальных наблюдений (Messing et al., 2007; Syverson et al., 2015). Однако ввиду того, что в опубликованных по данной теме работах рост анализируется преимущественно у стебельчатых морских лилий или на основе экспериментальных исследований, возникает необходимость выработки и поиска общей методики по изучению роста как стебельчатых, так и бесстебельчатых морских лилий.

Таким образом, учитывая тот факт, что основным районом исследования роста отдельных представителей иглокожих в большинстве публикаций является Северная Атлантика, то исследование роста малоизученных в этом отношении представителей морских лилий, отобранных в морях Северного Ледовитого океана, представляется весьма интересным.

В данной работе приводятся предварительные результаты исследования роста морских лилий в Баренцевом море на примере широко распространенного в северных морях России вида *Heliometra glacialis* (Owen 1833 ex Leach MS).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для исследования роста и продолжительности жизни *H. glacialis* использовался коллекционный материал Зоологического института российской Академии наук (УФК ЗИН РАН № 2-2.20 <http://www.ckp-rf.ru/usu/73561/>, коллекционный № 149/18179).

Сбор материала производился в Баренцевом море у северо-западной оконечности архипелага Шпицберген в 1957 г. в ходе экспедиции на судне

“Лена” (рис. 2). Общее количество проанализированных экземпляров — 16.

В лабораторных условиях с помощью линейки с ценой деления 1 мм у каждого экземпляра из анализируемой пробы была измерена ширина чашечки (calyx) или тела животного. Длина рук не измерялась, поскольку целые руки не сохранились ввиду их ломкости.

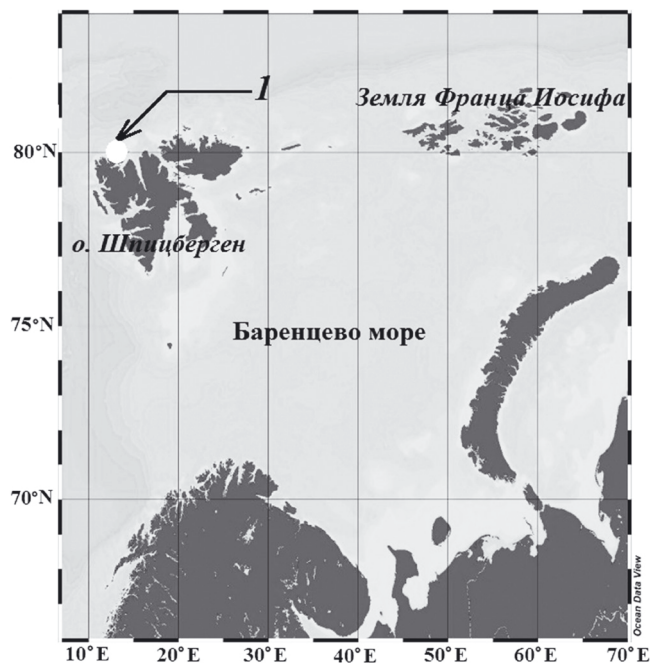


Рис. 2. Район исследований: 1 — место сбора проб *Heliometra glacialis* (Owen 1833 ex Leach MS).

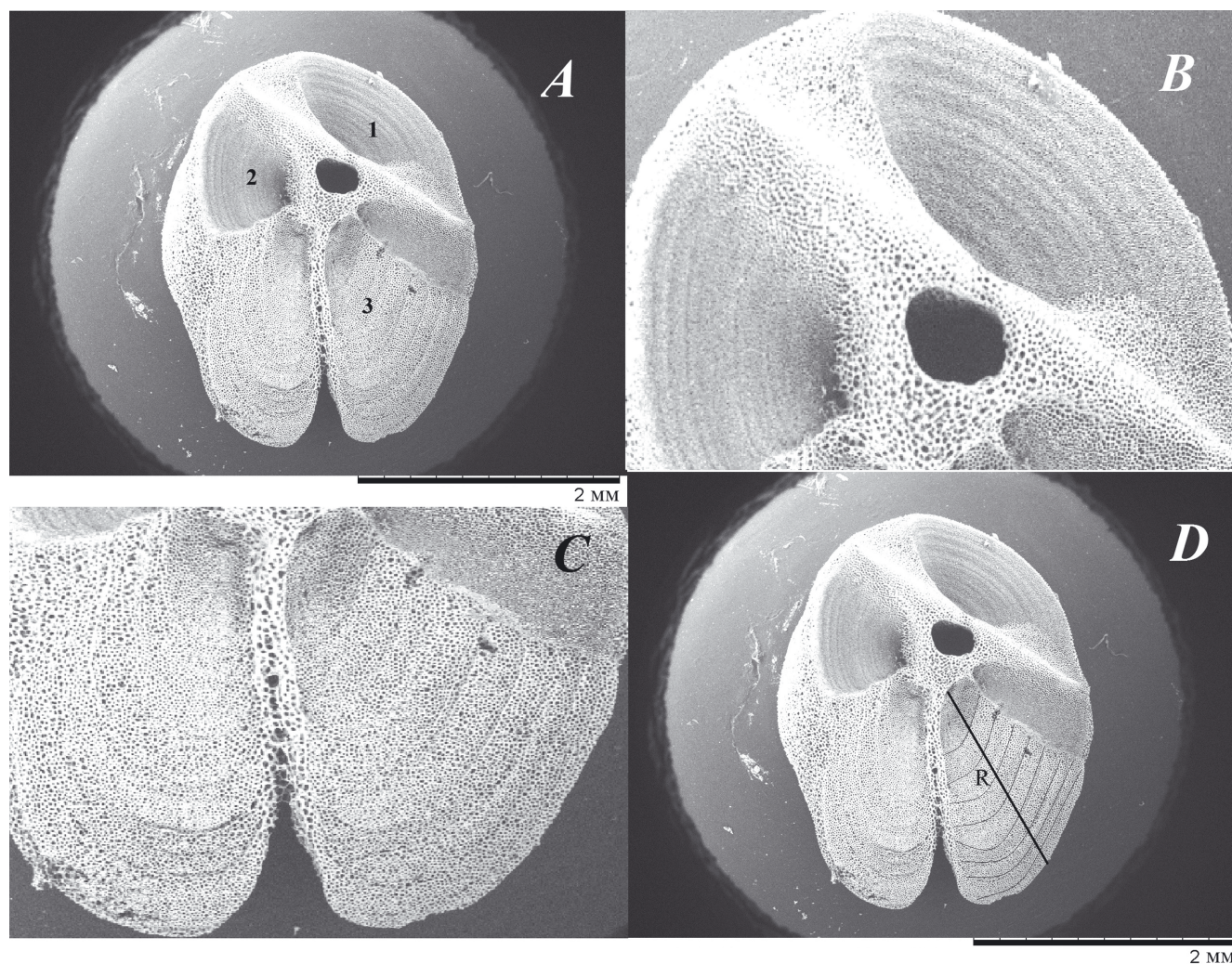


Рис. 3. Брахиальная пластинка морской лилии *Heliometra glacialis* (Owen 1833 ex Leach MS): *A* – общий вид брахиальной пластинки (1 – аборальная впадина, 2 – средняя латеральная впадина, 3 – оральная латеральная впадина); *B* – структура аборальной и средней латеральной впадины; *C* – структура оральной латеральной впадины; *D* – линии роста на оральной латеральной впадине и радиус брахиальной пластинки (*R*), вдоль которого осуществлялось измерение ростовых меток.

Определение индивидуального возраста изучаемых морских лилий выполнялось методом подсчета кольцеобразных ростовых меток на брахиалиях их рук. Этот метод аналогичен методу, разработанному для офиур (Gage, 1990; Dahm, 1993; Dahm, Brey, 1998; Dahm, 1999). Для исследования использовались только первые, расположенные наиболее близко к чашеобразному телу вторичные брахиалии (ПВr1). Мягкие ткани и органику с брахиалий удаляли раствором хлорной извести. Далее очищенные и высушенные брахиалии подготавливали для работы на сканирующем микроскопе (SEM модель: Hitachi, TM-1000, Japan).

На полученных с помощью сканирующего микроскопа снимках каждой брахиалии (рис. 3*A–3D*)

измеряли ширину кольцеобразных приростов. Подсчет меток роста производился вдоль радиуса брахиальной пластинки на оральных латеральных впадинах брахиалии (рис. 3*C–3D*). На этих участках у всех рассматриваемых образцов рисунок из кольцеобразных меток хорошо визуализировался, что не требовало проведения дополнительных манипуляций по прокаливанию и окрашиванию брахиалий для их проявления. На аборальных и средних латеральных впадинах брахиалий также прослеживается рисунок из колец (рис. 3*A*), однако зачастую из-за более плотной и мелкопористой структуры (Smith, 1990) визуально различимыми оказываются только те кольца (рис. 3*B*), которые находятся на значительном удалении от центра. В связи с этим данные участки брахиалий

оказываются менее пригодными для оценки роста организма.

Параметры математических моделей роста исследуемых морских лилий рассчитывались на основе полученных величин измерений ширины кольцеобразных приростов с использованием уравнений Берталанфи и Гомперца.

Уравнение Берталанфи применялось в следующей форме:

$$R_t = R_\infty \times (1 - e^{-k(t-t_0)}), \quad (1)$$

где R_t — расстояние (мкм) от центра руки до возрастной метки (кольца) в конкретный момент времени t (годы), t_0 — возраст начала роста в соответствии с данным уравнением, R_∞ — теоретически предельный радиус руки, e — основание натурального логарифма, k — константа роста. Параметры уравнения подбирались методом Форда—Валфорда для рекуррентных зависимостей R_{t+1} от R_t и методом Берталанфи для зависимостей $\ln(1 - R_t/R_\infty)$ от t .

Уравнение Гомперца применялось в следующей форме:

$$R_t = R_\infty \times e^{\ln(R_0/R_\infty) \times e^{-gt}}, \quad (2)$$

где R_t — расстояние (мкм) от центра руки до возрастной метки (кольца) в конкретный момент времени t (годы), R_0 — радиус брахиалии при $t = 0$, R_∞ — теоретически предельный радиус брахиалии, g — скорость экспоненциального замедления удельной скорости роста. Все параметры уравнения находились путем анализа зависимости $\ln(R_{t+1})$ от $\ln(R_t)$ по аналогии с методом Форда—Валфорда (Sparre, Venema, 1998). Окончательное значение R_0 подбиралось путем оптимизации целевой функции в Microsoft Excel с помощью надстройки SOLVER.XLAM.

Максимальная продолжительность жизни *H. glacialis* из анализируемой выборки вычислялась по минимальному значению второй производной для найденных уравнений роста согласно предложению Алимова и Казанцевой (2004).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Ширина чашечек исследуемых особей *H. glacialis* (16 экз.) варьировала от 0.6 до 1.8 см. Число видимых колец роста на поверхности брахиалий (индивидуальный возраст), принятых нами за годовые, изменялось от 4 до 12.

У большей части морских лилий с шириной чашечек от 0.6 до 1.5 см было отмечено по 5–6 видимых меток роста, 4 метки роста наблюдалось как у образцов с размерами чаши 1.0 см, так и у более крупных — 1.6 см, максимальное число колец роста было зарегистрировано у образца с размером чашечки 1.3 см. При этом у самой крупной лилии (1.8 см) визуальными различиями на поверхности брахиальной пластинки были лишь 7 колец.

Применение уравнения Берталанфи в качестве математической модели роста *H. glacialis* позволило подобрать параметры роста для всей выборки. Теоретически предельный размер радиуса брахиалий (R_∞) в среднем для 16 экз. составил 2044 ± 151 мкм, константа роста (k) — 0.22 ± 0.03 . При этом параметры группового роста, вычисленные по общей рекуррентной регрессии для данного уравнения, существенно отличались от усредненных и характеризовались следующими значениями: $R_\infty = 3545$ мкм, $k = 0.06$.

На основе уравнения Гомперца также удалось подобрать параметры роста для всех исследуемых

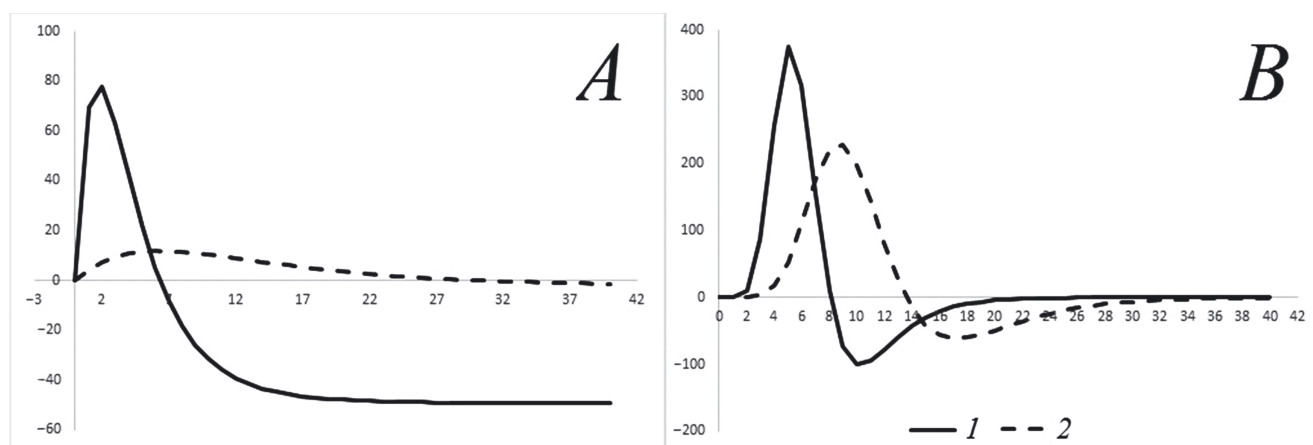


Рис. 4. Максимальная продолжительность жизни *Heliometra glacialis* (Owen 1833 ex Leach MS), вычисленная для исследованной выборки из Баренцева моря по минимальному значению второй производной на основе параметров уравнений Берталанфи (А) и Гомперца (В): 1 — построена по средним значениям параметров индивидуального роста, 2 — построена по параметрам группового роста. По оси абсцисс указана продолжительность жизни, годы; по оси ординат — вторая производная.

экземпляров *H. glacialis*. Среднее значение теоретически предельного радиуса брахиалий (R_∞) для исследуемой популяции достигало 1694 ± 119 мкм, усредненная константа экспоненциального замедления удельной скорости роста (g) — 0.41 ± 0.04 . Вычисленные с помощью уравнения Гомперца параметры группового роста несколько отличались от усредненных, но не столь значительно, как в случае с уравнением Берталанфи — $R_\infty = 2078$ мкм, $g = 0.24$.

Для дальнейших расчетов максимальной продолжительности жизни *H. glacialis* использовались параметры уравнений как Берталанфи, так и Гомперца. Расчеты проводились по параметрам роста, усредненным для исследуемой выборки, и отдельно по значениям параметров, вычисленных для группового роста. При этом выявленное расхождение в величинах основных параметров роста, полученных по уравнению Берталанфи, в дальнейшем создало сложности при оценке максимальной продолжительности жизни анализируемых морских лилий. Так, по усредненным для выборки параметрам индивидуального роста максимальная продолжительность жизни *H. glacialis* составила 12–13 лет, тогда как по параметрам группового роста продолжительность жизни была в 2 раза больше — около 30 лет (рис. 4А). В свою очередь, аналогичный анализ с использованием для расчетов параметров усредненного и группового роста, полученных по уравнению Гомперца, дал более объяснимые и реальные результаты — 12 и 18 лет (рис. 4В). В связи с этим можно предположить, что в данном случае для описания и оценки темпов роста *H. glacialis* оптимально подходит уравнение Гомперца. Согласно результатам анализа кривых, аппроксимирующих рост и продолжительность жизни *H. glacialis* (рис. 4В), для этого вида характерен быстрый рост на протяжении первых шести-семи лет, а максимальная продолжительность жизни составляет 12–18 лет.

ОБСУЖДЕНИЕ

Применяемая методика определения индивидуального возраста морских лилий по кольцеобразным приростам, отмечаемым в структуре их брахиалей, ранее для этой группы иглокожих нигде не рассматривалась и не описывалась, но мы склонны полагать, что она является вполне рабочей. Схожие ростовые метки в структурных элементах скелета иглокожих также отмечались у морских ежей (Pears, Pears, 1975; Blicher et al., 2007), офиур (Gage, 1990, 2003; Dahm, 1993, 1996, 1999; Dahm, Brey, 1998) и голотурий (Sun et al., 2019). Во всех случаях авторы связывают формирование данных меток с замедлением роста в периоды снижения поступления органического вещества на дно (Pears et al., 1986), это

предположение подтверждалось, в том числе, и экспериментальными исследованиями (Brey et al., 1995; Robinson, McIntyre, 1997; Agatsuma, Nakata, 2004). Учитывая тот факт, что исследуемые морские лилии были собраны в высоких широтах Арктики, где ярко выражена сезонность, то можно рассматривать каждую ростовую метку как годовую.

Сопоставление размеров тела (чашечки) *H. glacialis* и количества видимых меток роста на их брахиалиях из исследуемого района Баренцева моря не позволило выявить четкой зависимости, поскольку во многих случаях одно и то же количество возрастных меток соответствовало экземплярам с разными размерами чашечки. Данная проблема также обсуждалась в работах при исследовании роста офиур (Dahm, 1993; Dahm, Brey, 1998) и ежей (Blicher et al., 2007). Авторы отмечают, что, как правило, все кольца роста видны у наиболее молодых экземпляров, а по мере роста животного и уплотнения кальцитовых структуры первые годовые кольца становятся неотличимыми от общей структуры (Dahm, 1993; Dahm, Brey, 1998). Поскольку в нашей выборке наиболее мелкие экземпляры были отмечены единично, оценить реальную погрешность этого метода не представлялось возможным. Для сглаживания возможных искажений интерпретации индивидуального возраста нами использовались первые или вторые вторичные брахиалии, расположенные наиболее близко к чашеобразному телу лилии (зоне начала роста рук). В дополнение к этому применялся математический анализ кривых роста, успешно опробованный нами ранее на офиурах (Стратаненко, 2020). Суть данного метода состоит в том, что реальные значения радиусов руки каждого исследуемого экземпляра накладывались на индивидуальные кривые роста соответствующего экземпляра. Применение данного алгоритма позволяет определить, насколько радиусы начальных меток роста при нанесении их на кривую роста совпадают с первым годом жизни. В ходе исследования было выявлено, что метки, расположенные наиболее близко к центру брахиальной пластинки, соответствовали в среднем возрасту 2–4 года. При этом при применении уравнения Гомперца данное обстоятельство учитывалось непосредственно в расчете, путем подбора окончательного значения R_0 . Таким образом, введение в уравнение величины радиуса брахиальной пластинки при $t = 0$ позволило нивелировать конечный результат и дало более объяснимые и реальные результаты оценки максимальной продолжительности жизни, чем в случае с уравнением Берталанфи. К сожалению, на настоящий момент мы не располагаем дополнительными сведениями об оценках роста и продолжительности жизни морских лилий, выполненных непосредственно по меткам, формирующимся в структуре их брахиалий. Тем не менее наши данные по оценке продолжительности жизни

исследуемой популяции *H. glacialis* из Баренцева моря оказались довольно близки к данным иностранных коллег, которые использовали другие методы анализа. Так, для популяции *Endoxocrinus wuyvillethomsoni* (Thomson 1872) из Атлантики, согласно результатам исследований скорости регенерации рук, максимальный возраст составил 20 лет (Roux, 1976), а для *Bathocrinus carpenterii* (Danielssen et Koren 1877) подсчет характерных линий на члениках стебля (видимых на рентгеновских снимках) позволил установить максимальный возраст в 15 лет (Ducos, Roux, 1981). Таким образом, наши и немногочисленные на настоящий момент опубликованные данные по росту нескольких видов морских лилий дают диапазон продолжительности их жизни в 15–20 лет. Однако, учитывая особенности применения каждого из методов оценки, а также различия в биологии каждого из видов, сложно сделать вывод о степени сопоставимости результатов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор искренне благодарит С.Г. Денисенко за научную идею и полезные наставления, которые послужили стимулом к выполнению настоящей работы. Сканирующая электронная микроскопия была выполнена в научно-исследовательском ресурсном центре “Таксон” (Зоологический институт РАН) (<http://www.ckr-rf.ru/ckr/3038/>). Также выражаю особую благодарность рецензентам за внимательное прочтение рукописи, полезные замечания и советы.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа осуществлялась при финансовой поддержке Российской академии наук (проект № 122031100275-4).

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных, соответствующих критериям Директивы 2010/63/EU.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор данной работы заявляет, что у нее нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алимов А.Ф., Казанцева Т.И., 2004. Основные количественные характеристики популяций и связь между ними // Журнал общей биологии. Т. 65. № 1. С. 3–18.
- Стратаненко Е.А., 2020. Сравнительный анализ роста и продолжительности жизни офиуры *Ophiacantha bidentata* Retzius 1805 (Echinodermata, Ophiuroidea) в высоких широтах российской Арктики // Зоологический журнал. Т. 99. № 11. С. 1283–1292.
- Agatsuma Y., Nakata A., 2004. Age determination, reproduction and growth of the sea urchin *Hemicentrotus pulcherrimus* in Oshoro Bay, Hokkaido, Japan // Journal of the Marine Biological Association UK. V. 84. P. 401–405.
- Blicher M.E., Rysgaard S., Sejr M.K., 2007. Growth and production of the sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis* in a high-Arctic fjord, and growth along a climatic gradient (60 to 74° N) // Marine Ecology Progress Series. V. 341. P. 89–102.
- Brey T., Pearse J., Basch L., McClintock J., 1995. Growth and production of *Sterechinus neumayeri* (Echinoidea: Echinodermata) in McMurdo Sound, Antarctica // Marine Biology. V. 124. P. 279–292.
- Dahm C., 1993. Growth, production and ecological significance of *Ophiura albida* and *O. ophiura* (Echinodermata: Ophiuroidea) in the German Bight // Marine Biology. V. 116. P. 431–437.
- Dahm C., 1996. Ökologie und Populations dynamik antarktischer Ophiuroiden (Echinodermata) // Berichte zur Polarforschung. V. 194. P. 1–289.
- Dahm C., 1999. Ophiuroids (Echinodermata) of Southern Chile and the Antarctic: taxonomy, biomass, diet and growth of dominant species // Scientia Marina. V. 63 (1). P. 427–432.
- Dahm C., Brey T., 1998. Determination of growth and age of slow growing brittle stars (Echinodermata: Ophiuroidea) from natural growth bands // Journal of the Marine Biological Association U.K. V. 78. P. 941–151.
- Ducos A., Roux M., 1981. Modalités particulières de croissance liées au milieu abyssal chez les Bathocrinidae (Echinodermes, Crinoïdespédonculés) // Oceanologica Acta. V. 4. P. 389–394.
- Gage J.D., 1990. Skeletal growth bands in sea brittle stars: microstructure and significance as age markers // Journal of the Marine Biological Association U.K. V. 70. P. 209–224.
- Gage J.D., 1991. Skeletal growth zones as age-markers in the sea urchin *Psammechinus miliaris* // Marine Biology. V. 110. P. 217–228.
- Gage J.D., 1992. Natural growth bands and growth variability in the sea urchin *Echinus esculentus*: results from tetracycline tagging // Marine Biology. V. 114. P. 607–616.
- Gage J.D., 2003. Growth and production of *Ophiocten gracilis* (Ophiuroidea: Echinodermata) on the Scottish continental slope // Marine Biology. V. 143 (1). P. 85–97.
- Gorzula S.J., 1977. A study of growth in the brittle-star *Ophiocoma nigra* // Western Naturalist. V. 6. P. 13–33.
- Jensen M., 1969. Age determination of echinoids // Sarsia. V. 37. P. 41–44.
- Messing C.G., David J., Roux M., Ameziame N., Baumiller T.K., 2007. In situ stalk growth rates in tropical western Atlantic sea lilies (Echinodermata:

- Crinoidea) // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. V. 353. P. 211–220.
- Oji T., 1989. Growth rate of stalk of *Metacrinus rotundus* (Echinodermata: Crinoidea) and its functional significance // Journal of the Faculty of Science, University of Tokyo. V. 22(II). P. 39–51.
- Pearse J.S., Pearse V.B., 1975. Growth zones in the echinoid skeleton // American Zoologist. V. 15. P. 731–753.
- Pearse J.S., Pearse V.B., Davis K.K., 1986. Photoperiodic regulation of gametogenesis and growth in the sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus* // Journal of Experimental Zoology. V. 237. P. 107–118.
- Robinson S.M.C., McIntyre A.D., 1997. Aging and growth of the green sea urchin // Bulletin of the Aquaculture Association of Canada. V. 97. P. 56–60.
- Roux M., 1976. Aspects de la variabilité et de la croissance au sein d'une population de la pentacrine actuelle: *Annacrinus wyvillethomsoni* Jeffreys (Crinoidea) // Thallas. Jugosl. 12. P. 307–320.
- Smith A.B., 1990. Biomineralization in echinoderms // Skeletal biomineralization: patterns, processes and evolutionary trends. V. 1. P. 413–442.
- Sparre P., Venema S.C., 1998. Introduction to tropical fish stock assessment. Part 1. Manual // FAO Fisheries Technical Paper. Rev. 2. Rome, FAO № 306.1. 407 p.
- Sun J., Hamel J-F, Gianasi B.L., Mercier A., 2019. Age determination in echinoderms: first evidence of annual growth rings in holothuroids // Proceedings the royal society B. 286. 20190858
- Syverson V.J., Messing C.G., Stanley K., Baumiller T.K., 2015. Growth, injury, and population dynamics in the extant cyrtocrinid *Holopus mikihe* (Crinoidea, Echinodermata) near Roatan, Honduras // Bulletin of Marine Science. V. 91(1). P. 47–61

A STUDY ON THE GROWTH OF THE UNSTALKED CRINOID *HELIOMETRA GLACIALIS* (OWEN 1833 EX LEACH MS) (ECHINODERMATA, CRINOIDEA) BASED ON RING-SHAPED BANDS FORMED IN THE BRACHIALS

E. A. Stratanenko*

Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, 199034 Russia

**e-mail: E. Stratanenko@mail.ru*

The growth of the unstalked crinoid *Heliometra glacialis* was studied based on material from the northwestern part of the Barents Sea near the Svalbard Archipelago. The calculation of the crinoid age was performed using ring-shaped markings in the their brachials. The growth rings visible on the surface of the crinoid brachials were considered as annual. The most suitable mathematical model describing the growth of *H. glacialis* was the Gompertz equation. The averaged limiting radius of the brachials (R_{∞}), according to this equation, was 1694 ± 119 microns, the exponential deceleration constant of the specific growth rate (g) amounted to 0.41 ± 0.04 , and the maximum lifespan to 12–18 years.

Keywords: sea lily, *Heliometra glacialis*, lifespan, growth markings, brachials