

УДК 593.99, 595.123.1

NEMERTODERMATIDA – ЭНДОСИМБИОНТЫ КИШЕЧНИКА ГЛУБОКОВОДНЫХ КИШЕЧНОДЫШАЩИХ (NEMICHORDATA, TORQUARATORIDAE)

© 2024 г. О. В. Ежова^{1,*}, А. И. Лукиных¹, академик РАН В. В. Малахов¹

Поступило 15.11.2023 г.

После доработки 25.11.2023 г.

Принято к публикации 25.11.2023 г.

В печеночном отделе пищеварительного тракта глубоководного кишечногодышащего, представителя семейства *Torquaratoridae* *Quatuoralisia malakhovi* [Ezhova et Lukinykh, 2022] из Берингова моря, обнаружены червеобразные эндосимбионты. Гистологическое изучение симбионтов позволяет отнести их к группе Nemertodermatida. Представители *Torquaratoridae* по типу питания сходны с голотуриями, у которых также обнаружены эндосимбионты из таксона Xenacoelomorpha.

Ключевые слова: Xenacoelomorpha, *Quatuoralisia malakhovi*, Enteropneusta, гистологическое строение, Берингово море.

DOI: 10.31857/S2686738924020119, **EDN:** WFFSDJ

Глубоководные кишечногодышащие *Torquaratoridae* — недавно открытая группа морских беспозвоночных [1–5]. Они обитают на глубинах от 350 м до 8800 м [3, 4, 6] и, в отличие от мелководных кишечногодышащих, не зарываются в толщу грунта. В некоторых районах Мирового океана *Torquaratoridae* достигают высокой плотности. Так, например, в Беринговом море на глубинах около 2000 м плотность этих кишечногодышащих достигает 12 экз./м² [7]. Не подлежит сомнению, что при такой плотности *Torquaratoridae* играют важную роль в функционировании сообществ батиали и абиссали.

Биология *Torquaratoridae* изучена слабо. В частности, мало известно об их симбионтах. В первой публикации о *Torquaratoridae* было вскользь упомянуто, что в кишечнике *Torquarator bullocki* [Holland, Clague, Gordon, Gebruk, Pawson & Vecchione, 2005] обитают бескишечные турбеллярии и паразитические копеподы, хотя ни описания, ни иллюстраций приведено не было [1]. На подводной фотографии *Allaparus isidis* [Priede, Osborn, Gebruk, Jones, Shale, Rogacheva & Holland, 2012] был замечен белый отросток на внешней стороне генитальных крыльев торквараториды, который, возможно, является прикрепившейся пиявкой [4]. У *Quatuoralisia malakhovi* [Ezhova et Lukinykh, 2022] во всех отделах целома были найдены метацеркарии трематод [8].

Настоящая работа посвящена описанию находки симбионтов — представителей типа Nemertodermatida у глубоководных кишечногодышащих *Torquaratoridae*.

Материал для работы был собран 18.06.2018 г. в ходе 18-го рейса НИС “Академик М. А. Лаврентьев” в Командорской котловине Берингова моря (массив Вулканологов) при тралении на станции LV 82–9 с координатами 55.3451–55.3466° N, 167.2750–167.2752° E в диапазоне глубин 1957–1933 м. Экземпляры *Q. malakhovi* были зафиксированы для гистологического исследования в 8%-ном растворе формалина, приготовленном на морской воде. Отмывка от фиксатора и дегидратация материала проводились по стандартной методике в спиртах восходящей концентрации. Подготовленные для гистологического исследования фрагменты были залиты в парапластовые блоки и разложены с помощью микротомы Leica RM 2125 на серии поперечных и сагиттальных гистологических срезов толщиной 10 мкм. Срезы окрашивались гематоксилином Караччи и спиртовым раствором эозина. Фотографирование срезов осуществлено с применением микроскопа Микмед-6 (ЛОМО, Санкт-Петербург, Россия, 2018) с цифровой камерой “МС-12”. Всего было изучено 5 экземпляров, в 2 из них обнаружены симбионты.

Все зараженные особи *Q. malakhovi* были самками, в каждой из них найдено по одному симбионту. Симбионты были обнаружены в просвете кишечника в переднем участке печеночного отдела

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

*E-mail: olga_ejova@mail.ru

Q. malakhovi. На срезах симбионты имеют удлинённо-листовидную форму (рис. 1а, б). Размеры одной особи симбионта составляют приблизительно 900 мкм в длину и 400 мкм в самом широком участке тела, размеры другой особи – 1 мм в длину и около 870 мкм в ширину. Симбионты контактируют со складками кишечного эпителия *Q. malakhovi*.

Симбионты одеты вакуолизированным ресничным эпителием толщиной 20 мкм (рисунок, а, б, ер). Базальной пластинки, подстилающей покровный эпителий, не отмечено. Под покровным эпителием располагается субэпидермальный слой, состоящий из мелких клеток (см. рисунок, а, б, sel). Ширина субэпидермального слоя колеблется от 50 до 80 мкм. Центральная область тела занята крупными вакуолизированными клетками центральной паренхимы (см. рисунок, а, б, ср). Ротовое отверстие шириной 100 мкм находится в середине тела (см. рисунок, а, то) и ведёт в цилиндрическую глотку глубиной 130 мкм (см. рисунок, а, ph). На предполагаемом переднем конце симбионта располагается статоцист (см. рисунок, в, круговая рамка). Он представляет собой овальное тело диаметром 15 мкм, подвешенное на радиальных связках. Статоциты не сохранились, однако в центре статоциста располагаются два уплощённых ядра, которые, предположительно, соответствуют ядрам двух литоцитов. На переднем конце можно видеть выделение секрета фронтальных желез (см. рисунок, в, sfg). На противоположном, заднем конце субтерминально открывается отверстие полового атриума (см. рисунок, г, ga). От него вглубь тела продолжается темноокрашенный тяж, прилегающий к центральной паренхиме.

На границе субэпидермального слоя и центральной паренхимы обнаружены отдельно лежащие крупные клетки с большим ядром и темной цитоплазмой (см. рисунок б, квадратные рамки). Можно предполагать, что это гонии – предшественники половых клеток. На гистологических срезах симбионтов не обнаружено никаких структур, которые можно было бы отнести к выделительной системе. Также на срезах, окрашенных гематоксилином и эозином, не удалось различить нервных и мышечных волокон.

Основные черты организации обнаруженных симбионтов (отсутствие базальной пластинки покровного эпителия, положение рта и полового атриума, отсутствие выделительной системы, отсутствие оформленных гонад и расположение оогониев на границе субэпидермального слоя и центральной паренхимы, наличие статоциста с двумя литоцитами) позволяют отнести их к группе Nemertodermatida, которая вместе с Acoela и Xenoturbellida входит в таксон Xenacoelomorpha. При этом Acoela и Nemertodermatida рассматриваются как сестринские группы, образующие кладу Acoelomorpha [9–12].

В макрозообентосном сообществе на склонах массива Вулканологов на глубинах от 1370 до 4278 м доминируют главным образом различные голотурии [7]. Однако на горизонте глубин 1830–2290 м торквараторида *Q. malakhovi* вытесняет голотурий с доминирующих позиций [7, 13]. Экологические ниши Torquaratoridae и Holothuroidea перекрываются, поскольку и те, и другие являются детритофагами-собираателями [7, 14–16]. Интересно, что для мелководных голотурий также известны симбионты из таксона Acoelomorpha, обитающие в пищеварительном тракте [17, 18]. Так, в пищеварительном тракте и водных легких голотурии *Eupyrgus scaber* [Lütken, 1857] из Баренцева моря обитает *Aechmalotus pyrula* [Beklemishev, 1915], которая входит в таксон Acoela. К этому же таксону принадлежат представители рода *Aphanostoma* [Ørsted, 1845], найденные в пищеварительном тракте голотурий *Myriotrochus rinkii* Steenstrup, 1851 и *Chiridota laevis* [O. Fabricius, 1780] из Баренцева моря [18]. У голотурий *Mesothuria intestinalis* [Ascanius, 1805] и *Parastichopus tremulus* [Gunnerus, 1767] из Северного моря в пищеварительном тракте и целомических полостях обнаружена *Meara stichopi* [Westblad, 1949] из группы Nemertodermatida [17, 19]. Таким образом, сходство экологических ниш Holothuroidea и Torquaratoridae отражается в наличии близких групп эндосимбионтов.

БЛАГОДАРНОСТИ

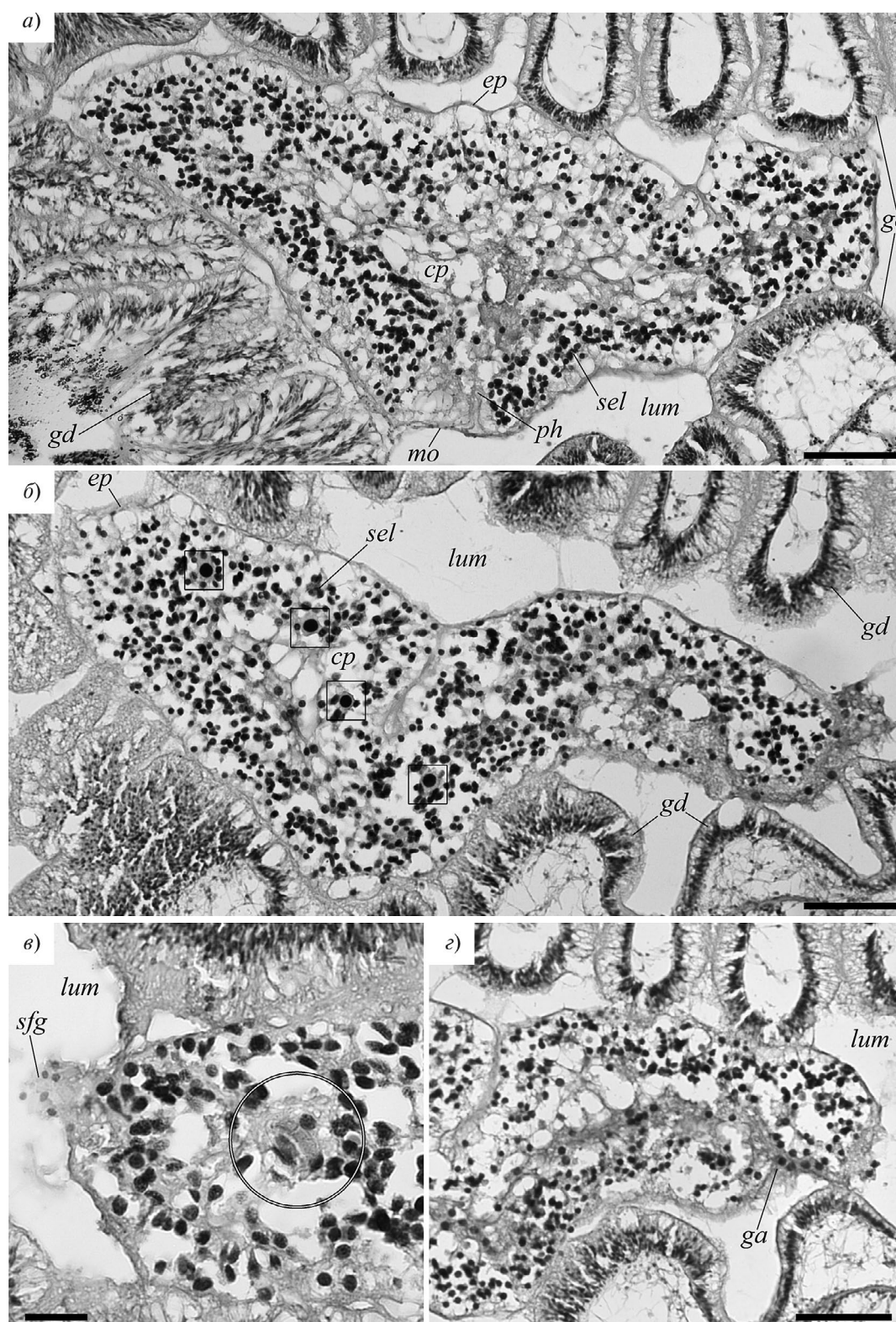
Авторы выражают глубокую благодарность Национальному научному центру морской биологии им. А. В. Жирмунского (ННЦМБ) ДВО РАН, предоставившему материал для настоящей работы. Авторы признательны Е. М. Крыловой, С. В. Галкину и А. В. Гебруку (Институт океанологии им. П. П. Ширшова РАН) за сопровождение материала для исследования. Гистологическое изучение материала проведено в студенческой лаборатории эволюционной морфологии животных (www.evolmorphan.ru) кафедры зоологии беспозвоночных биологического факультета МГУ.

ИСТОЧНИК ФИНАНСИРОВАНИЯ

Исследование выполнено при финансовой поддержке гранта РНФ 23-24-00066.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ И СТАНДАРТОВ

Все применимые международные, национальные и институциональные принципы использования животных были соблюдены. В соответствии с пунктом 3 главы 1 Директивы 2010/63/ЕС от 22.09.2022 г. о защите животных, используемых в научных целях, требования биоэтики не распространяются на объект данного исследования.



Гистологические срезы симбионтов в печеночном отделе кишечника *Quatuorialis malakhovi*: (а) – продольный срез со ртом (*mo*) и глоткой (*ph*); (б) – продольный срез с гониями (показаны квадратными рамками); (в) – участок поперечного среза переднего конца с предполагаемым статостомом (показан круговой рамкой); (з) – участок продольного среза с половым атриумом (*ga*). Масштаб (а, б, з) – 100 мкм, (в) – 20 мкм; *cp* – центральная паренхима симбионта; *ep* – покровный эпителий симбионта; *ga* – половой атриум; *gd* – гастродермис хозяина; *lum* – просвет кишечника хозяина; *mo* – рот; *ph* – глотка; *sel* – субэпидермальный слой симбионта; *sfg* – секрет фронтальных желез.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

У авторов нет финансовых или каких-либо иных конфликтов интересов. Все авторы прочли финальную версию рукописи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Holland N.D., Clague D.A., Gordon D.P., et al. 'Lophenteropneust' hypothesis refuted by collection and photos of new deep-sea hemichordates // Nature. 2005. Vol. 434. P. 374–376.
- Osborn K.J., Kuhnz L.A., Priede I.G., et al. Diversification of acorn worms (Hemichordata, Enteropneusta) revealed in the deep sea // Proc. R. Soc. B. 2012. Vol. 279. P. 1646–1654.
- Osborn K.J., Gebruk A.V., Rogacheva A., et al. An externally brooding acorn worm (Hemichordata, Enteropneusta, Torquaratoridae) from the Russian Arctic // Biol. Bull. 2013. Vol. 225. P. 113–123.
- Priede I.G., Osborn K.J., Gebruk A.V., et al. Observations on torquaratorid acorn worms (Hemichordata, Enteropneusta) from the North Atlantic with descriptions of a new genus and three new species // Invert. Biol. 2012. Vol. 131. № 3. P. 244–257.
- Holland N.D., Hiley A.S., Rouse G.W. A new species of deep-sea torquaratorid enteropneust (Hemichordata): a sequential hermaphrodite with exceptionally wide lips // Invert. Biol. 2022. Vol. 141. e12379.
- Smith K.L.J., Holland N.D., Ruhl H.A. Enteropneust production of spiral fecal trails on the deep-sea floor observed with time-lapse photography // Deep Sea Res. I. 2005. Vol. 52. P. 1228–1240.
- Rybakova E., Galkin S., Gebruk A., et al. Vertical distribution of megafauna on the Bering Sea slope based on ROV survey // PeerJ. 2020. Vol. 8. e8628.
- Ежова О.В., Белолюбская К.И., Крупенко Д.Ю. и др. Первая находка трематод (Digenea) в глубоководных кишечнодышащих Torquaratoridae (Hemichordata, Enteropneusta) // Доклады РАН. Науки о жизни. 2022. Т. 503. С. 133–137.
- Ehlers U. Comparative morphology of statocysts in the Plathelminthes and the Xenoturbellida // Hydrobiologia. 1991. Vol. 227. P. 263–271.
- Zhang Z.-Q., Hooper J., Soest R., et al. Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and taxonomic richness // Zootaxa. 2011. Vol. 3148. P. 24–25.
- Brusca R.C., Moore W., Shustes S.M. Invertebrates. Introduction to the Bilateria and the Phylum Xenacoelomorpha: triploblasty and bilateral symmetry provide new avenues for animal radiation. Sinauer Associates, Inc. 2016. Ch. 9. P. 345–372.
- Haszprunar G. Review of data for a morphological look on Xenacoelomorpha (Bilateria incertae sedis) // Org. Divers. Evol. 2016. Vol. 16. P. 363–389.
- Ezhova O.V., Lukinykh A.I., Galkin S.V., et al. Deep-sea acorn worms (Enteropneusta) from the Bering Sea with the description of a new genus and a new species of Torquaratoridae dominating soft-bottom communities // Deep-Sea Res. II. 2022. 105014.
- Ezhova O.V., Trukhan M.A., Lukinykh A.I., et al. Digestive system and feeding of deep-sea acorn worm *Quatuoralisia malakhovi* (Enteropneusta: Torquaratoridae) from the Bering Sea // Deep-Sea Res. I. 2023. (in press).
- Rodkina S.A. The fatty acid composition of the deep-sea acorn worm *Quatuoralisia malakhovi* Ezhova et Lukinykh, 2022 (Hemichordata, Enteropneusta) // Rus. J. Mar. Biol. 2023. Vol. 49. № 4. P. 326–329.
- Rodkina S.A., Kiyashko S.I., Mordukhovich V.V. Diet of deep-sea holothurians in the Volcanologists Massif, Bering Sea, as inferred from stable isotope and fatty acid analyses // Deep-Sea Res. II. 2023. 105266.
- Jangoux M. Diseases of echinodermata. II. Agents metazoans (Mesozoa to Bryozoa) // Dis. Aquat. Org. 1987. Vol. 2. P. 205–234.
- Беклемишев В.Н. О паразитных турбелляриях Мурманского моря. Ч. 1: Асоела // Труды Петроградского Об-ва естествоиспытателей. 1916. С. 103–172.
- Westblad E. On *Meara stichopi* (Bock) Westblad, a new representative of Turbellaria Archoophora // Ark. Zool. 1949. Vol. 1. P. 43–57.

NEMERTODERMATID ENDOSYMBIONTS OF DEEP-SEA ACORN WORMS (HEMICHORDATA, TORQUARATORIDAE)

O. V. Ezhova^{a,*}, A. I. Lukinykh^a, Academician of the RAS V. V. Malakhov^a

^aLomonosov Moscow State University, Moscow, Russian Federation

*E-mail: olga_ejova@mail.ru

Worm-like endosymbionts were found in the hepatic region of a deep-sea acorn worm, a representative of the family *Torquaratoridae* *Quatuoralisia malakhovi* [Ezhova et Lukinykh, 2022] from the Bering Sea. Histological study of the symbionts allows us to attribute them to the taxon Nemertodermatida. Torquaratorids are similar in type of feeding to holothuroids, in which the xenacoelomorph endosymbionts have also been found.

Keywords: Xenacoelomorpha, *Quatuoralisia malakhovi*, Enteropneusta, histological structure, Bering Sea.