

Трухан М.А.¹, Лукиных А.И.¹, Ежова О.В.¹, Крылова Е.М.², Галкин С.В.², Гебрук А.В.², Малахов В.В.¹
masha.truhan@gmail.com, lukinyh.anastasiya@yandex.ru, olga.ejova@gmail.com, elenamkr@mail.ru, galkin@ocean.ru, agebruk@gmail.com, vmalakhov@inbox.ru

¹ МГУ имени М.В. Ломоносова, кафедра зоологии беспозвоночных, студенческая лаборатория эволюционной морфологии животных (www.evolmorphan.ru)
² Институт океанологии имени П.П. Ширшова Российской Академии Наук

В начале 2000-х годов глубоководные кишечнодышащие были выделены в новое семейство Torquaratoridae [1–4]. Торквараториды существенно отличаются как по строению, так и по образу жизни от других семейств Enteropneusta, в основном, обитающих на мелководье [5]. Мелководные кишечнодышащие ведут обычно роющий образ жизни, обитая в U-образных норках в толще осадка. Torquaratoridae встречаются на глубинах от 350 до 4000 м, ведут преимущественно эпибентосный образ жизни и могут даже всплывать в толщу воды [1–4]. У представителей мелководных семейств воротниковый отдел цилиндрический, лишённый развитых выростов, тогда как у глубоководных торквараторид воротниковый отдел разрастается в боковых направлениях, формируя широкие латеральные губы, используемые для сбора пищи с поверхности осадка посредством мукоцилиарного механизма [3, 4].

Численность торквараторид на дне обычно не высокая: зарегистрированные ранее максимальные значения на глубине 2712–3954 м составляют около 10 экз. на 100 м² [6]. При этом характерные спиралевидные или зигзагообразные следы жизнедеятельности торквараторид могут быть заметным компонентом глубоководных донных ландшафтов [7]. Однако в 2016 году, во время экспедиции НИС «Академик М.А. Лаврентьев» в Беринговом море (рис. 1А) была зафиксирована неожиданно высокая численность торквараторид (рис. 2) – 12 экз. на м² [8]. Эта находка была сделана на склоне Массива Вулканологов, в районе подводного вулкана Пийпа на глубине от 1830 до 2290 м (рис. 1Б). Такой показатель численности на два порядка превышал отмеченные ранее максимальные значения [6]. Кроме того, на этом горизонте глубин торквараториды доминировали в донном сообществе, вытесняя с лидирующих позиций голотурий.

Такой экологический феномен заслуживает отдельного изучения, в частности выяснения трофической структуры данного сообщества. В качестве первого шага мы исследовали состав пищи в содержимом кишечника обнаруженных торквараторид.

Материал и методы

Экземпляры торквараторид для нашего исследования были получены в ходе 75-го рейса НИС «Академик М.А. Лаврентьев» в 2016 году [8, 9]. Животные были сфотографированы *in situ* с применением подводного телеуправляемого аппарата «Comanche 18» и зафиксированы для гистологического исследования в ходе 82-го рейса НИС «Академик М.А. Лаврентьев» в 2018 году (Таблица 1). Материал был зафиксирован в 8%-ном растворе формалина, приготовленном на морской воде. Отмывка от фиксатора и дегидратация материала проводилась по стандартной методике [10] в спиртах восходящей концентрации. Содержимое кишечника было изучено у двух экземпляров. Подготовленные для гистологического исследования фрагменты были залиты в парапластовые блоки и разложены с помощью микротома «Leica RM 2125» на серии гистологических срезов толщиной 10 мкм. Срезы окрашивались гематоксилином Караччи и спиртовым раствором еозина. Фотографии срезов сделаны с помощью микроскопа «Микмед-6» (ЛОМО, Санкт-Петербург, Россия, 2018), снабжённого цифровой камерой «МС-12». Коллекционный номер серии срезов экземпляра, используемого в данной работе, – 2020-QM-05. Для исследования содержимого кишечника с помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) извлечённый из кишечника материал был дегидратирован ацетоном по стандартной методике, высушен в критической точке с использованием CO₂ («HCP-2 Critical Point Dryer», Hitachi, 1980) и напылён смесью золото-палладий («EIKO IB-3 Ion Coater», 1980), после чего изучен с помощью СЭМ «JSM-6380LA» (JEOL, 2005) в ЦКП «Электронная микроскопия в науках о жизни» МГУ им. М.В. Ломоносова.



Рисунок 2. Торквараториды в естественной среде обитания. Фотография сделана ННЦМБ ДВО РАН с применением ТПА «Comanche 18».

Таблица 2. Остатки организмов и другой материал, обнаруженный в кишечнике исследуемых торквараторид.

Группа / тип остатков	Роды и виды	Встречаемость на срезах и под СЭМ	Рисунки
Diatomea	<i>Thalassiosira</i>	обильно	3А
	<i>Coscinodiscus</i>	часто	3Б
	<i>Actinocyclus</i>	часто	3Г
	<i>Chaetoceros</i>	часто	3В
	<i>Neodenticula seminae</i>	часто	
	<i>Grammatophora</i>	часто	
Ciliophora (Tintinnina)	<i>Parafavella</i>	нечасто	3Д
Demospongiae (спикулы)	–	часто	3Е
Echinodermata (фрагменты скелета)	–	нечасто	3Ж
Мелкие чешуйки	?	часто	
Фекальные комочки		нечасто	3З
Хлопьевидный детрит		обильно	
Песчинки		редко	

Литература

- Holland et al. ‘Lophenteropneust’ hypothesis. *Nature* 2005.
- Holland et al. A new deep-sea species of epibenthic acorn worm (Hemichordata, Enteropneusta). *Zoosystema* 2009.
- Holland et al. Morphology of a new deep-sea acorn worm. *J Morph.* 2012.
- Jabr et al. Biogeography and adaptations of torquaratorid acorn worms. *Can J Zool.* 2018.
- Hyman. Smaller Coelomate Groups. *Phylum Hemichordata*. 1959.
- Osborn et al. Diversification of acorn worms. *Proc Roy Soc (B)*. 2012.
- Jones et al. Deep-sea surface-dwelling enteropneusts. *Deep Sea Res II*. 2013.
- Rybakova et al. Vertical distribution of megafauna on the Bering Sea. *PeerJ*. 2020.
- Галкин и др. Биологические исследования в Беринговом море. *Океанология* 2019.
- Валовая и др. Микротехника. 1993.
- Katsuki et al. Diatoms as paleoenvironmental proxies. *Deep Sea Res II*. 2005.
- Соколова. Питание и трофическая структура глубоководного макробентоса. 1986.
- Witbaard et al. The response of *Onetrophanta mutabilis* (Holothuroidea) to the seasonal deposition of phytopigments. *Prog Oceanogr.* 2001.
- Billett. Deep-sea holothurians. *Oceanogr Mar Biol*. 1991.

Благодарности

Авторы выражают благодарность ННЦМБ ДВО РАН за организацию и проведение 75 и 82 рейсов НИС «Академик М.А. Лаврентьев», а также ФАНО России за финансирование этих экспедиций. Особая благодарность пилотам и техникам ТПА «Comanche 18». Авторы глубоко признательны А.А. Георгиеву (кафедра микологии и альгологии МГУ им. М.В. Ломоносова) за помощь в определении остатков планктонных организмов. Все гистологические работы, а также подготовка к электронно-микроскопическому исследованию осуществлены в студенческой лаборатории эволюционной морфологии животных (www.evolmorphan.ru) кафедры зоологии беспозвоночных МГУ им. М.В. Ломоносова. СЭМ-исследования были проведены с использованием оборудования ЦКП «Электронная микроскопия в науках о жизни» МГУ им. М.В. Ломоносова (УНУ «Трёхмерная электронная микроскопия и спектроскопия»). Исследование выполнено в рамках научного проекта государственного задания МГУ им. М.В. Ломоносова № 121032300121-0 при финансовой поддержке грантов РНФ 18–74–10025 и РФФИ 18–05–60228, а также гранта 13.1902.21.0012 Министерства науки и высшего образования РФ (соглашение № 075–15–2020–796).

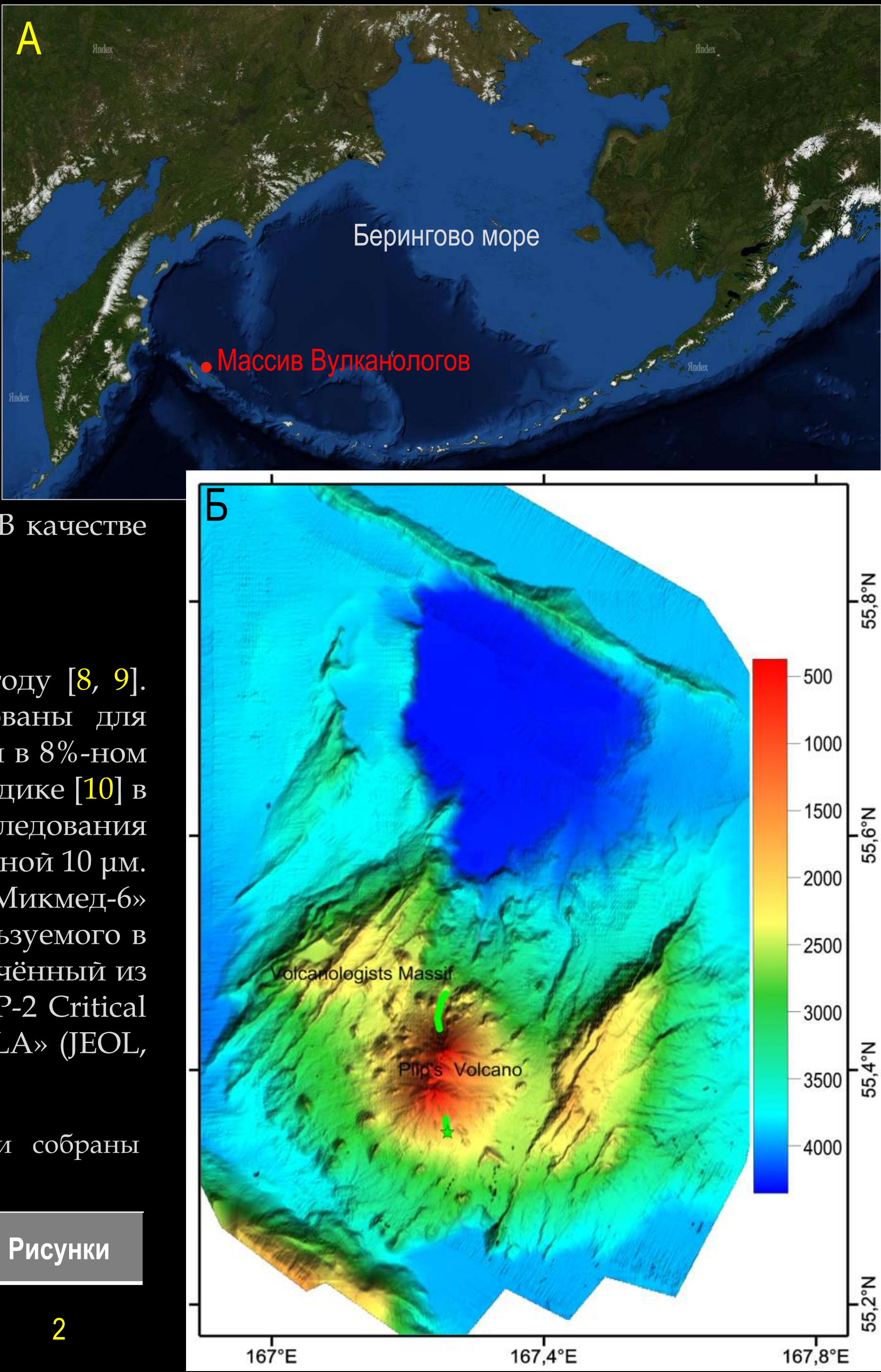


Рисунок 1. Район 75 и 82 рейсов НИС «Академик М.А. Лаврентьев» в Беринговом море (А) и место обнаружения торквараторид на склоне Массива Вулканологов (Б): зелёная линия и звезда означают находки данного вида торквараторид и точку их типичной локализации.

Результаты и обсуждение

При исследовании постпечёчного отдела кишечника собранных торквараторид с помощью СЭМ (рис. 3А–Г) и на гистологических срезах (рис. 3Д–Ж) видно, что практически весь объём кишечника занимает дисперсная смесь, состоящая из хлопьев детрита и остатков различных организмов (Таблица 2). Минеральные частицы встречаются редко. Заметных отличий состава содержимого кишечника у двух исследованных экземпляров, собранных на разных глубинах, не наблюдается.

Чаще всего в содержимом кишечника отмечаются панцири диатомовых водорослей. Разнообразие Diatomea очень велико; можно наблюдать как центрические (рис. 3А, Б), так и пеннатные формы (рис. 3В, Г). Панцири диатомовых водорослей встречаются как целиком, так и в виде отдельных фрагментов. Помимо диатомовых водорослей перечисленных родов, обнаружены формы, сходные с *Thalassiothrix longissima* и *Rhizosolenia* sp., которые наряду с *Thalassiosira trifulta* доминируют по численности в поверхностных отложениях на дне Берингова моря [11]. Кроме того, в содержимом кишечника встречаются мелкоперфорированные обломки панцирей планктонных инфузорий *Parafavella* sp. (рис. 3Д), отдельные спикулы демоспонгиевых губок: микросклеры (рис. 3Е) и обломки макросклер (как гладкие, так и снабжённые шипиками), элементы известкового скелета голотурий и офиур (рис. 3Ж). Иногда обнаруживаются фекальные пеллеты других животных (рис. 3З).

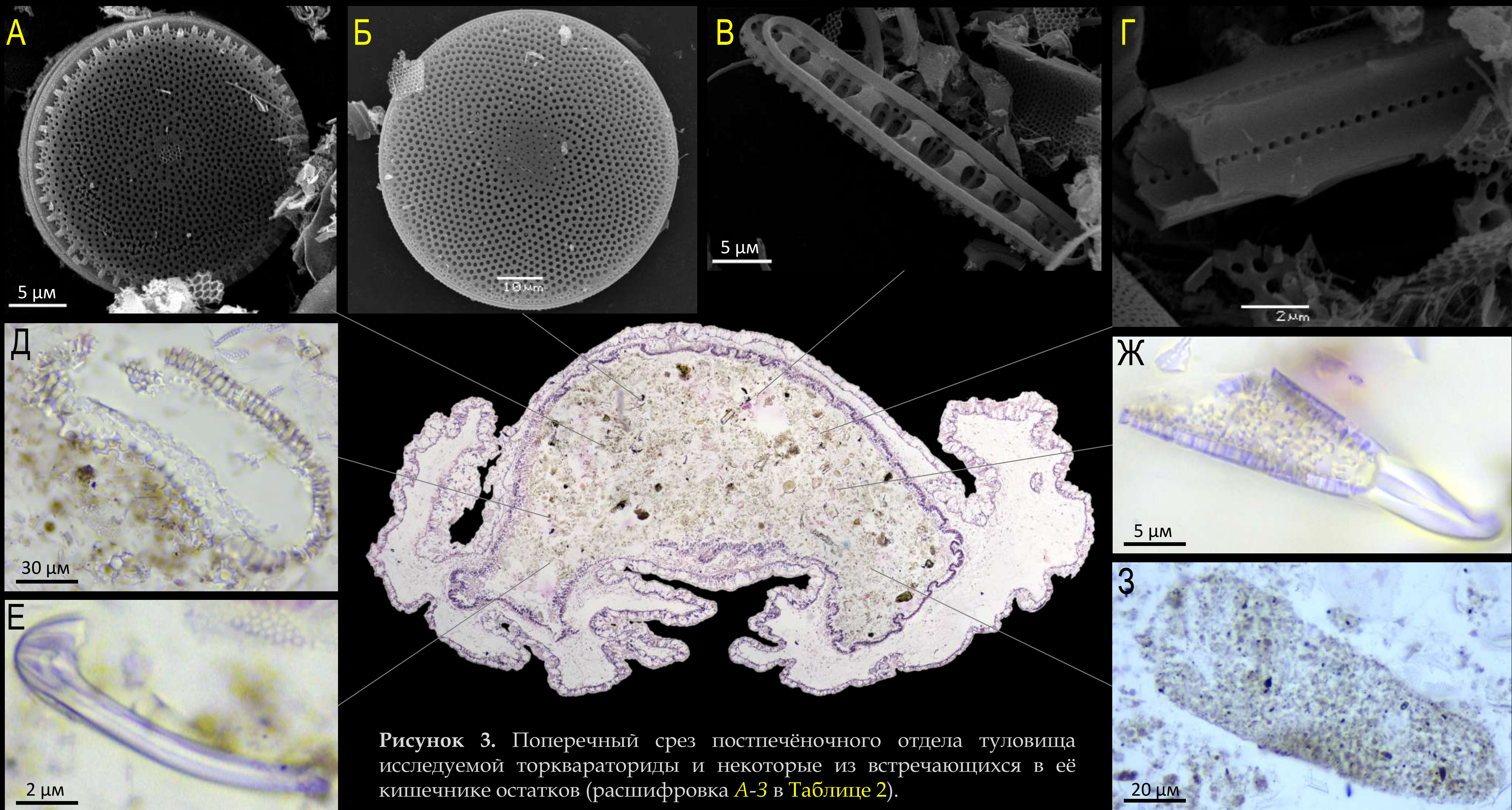


Рисунок 3. Поперечный срез постпечёчного отдела туловища исследуемой торквараториды и некоторые из встречающихся в её кишечнике остатков (расшифровка А–З в Таблице 2).

Те же основные компоненты пищевого комка отмечены ранее у различных видов глубоководных голотурий и других детритофагов в Беринговом море [12]. Торквараториды из нашего материала, вероятно, занимают трофическую нишу, близкую к эпибентосным голотуриям [13] и, судя по исследованному содержимому кишечника, относятся к детритофагам с высокой специализацией к фитодетриту – наиболее высококалорийной пище для глубоководных детритофагов. Кроме того, подобно голотуриям, торквараториды могут подниматься в толщу воды, используя содержимое кишечника как балласт, который "сбрасывается" перед перемещением в новые места кормления в потоке придонных течений [6]. Пока трудно сказать, какие особенности биологии малоизученных торквараторид обеспечивают их доминирование, пусть и в узком вертикальном диапазоне, в конкуренции с голотуриями, повсеместно преобладающими на мягких осадках на больших глубинах в океане [14].

После пика весеннего развития фитопланктона в Беринговом море формируется интенсивный поток органического вещества из поверхностных горизонтов на дно. Повышенное содержание фитодетрита на дне сохраняется на протяжении нескольких месяцев [13] и обеспечивает питанием многочисленные популяции детритофагов, в том числе кишечнодышащих.