

УДК 593.99

АНАТОМИЯ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ И МЕХАНИЗМ ПИТАНИЯ *QUATUORALISIA MALAKHOVI* (HEMICHORDATA, TORQUARATORIDAE)

© 2024 г. Академик РАН В. В. Малахов, А. И. Лукиных, О. В. Ежова*

Поступило 11.09.2023 г.

После доработки 10.10.2023 г.

Принято к публикации 11.10.2023 г.

Проведено анатомическое исследование пищеварительной системы глубоководного кишечнодышащего *Quatuoralisia malakhovi*. Показано, что латеральные губы воротника свернуты таким образом, что образуют ресничную борозду, ведущую во внутренний канал, по которому собранные частицы детрита поступают в латеральные глоточные каналы. Размер отобранных частиц находится в диапазоне от 1–6 мкм до 100–200 мкм, что соответствует питанию остатками планктонных диатомовых водорослей. Указана роль фекального шнура как якоря, удерживающего на дне сильно обводненное желеобразное тело Torquaratoridae во время питания.

Ключевые слова: кишечнодышащие, глубоководные Enteropneusta, морфология, пищеварительный тракт, фекальные шнуры, Берингово море

DOI: 10.31857/S2686738924010042, **EDN:** LAAAXM

Начиная с 60-х годов прошлого века на фотографиях дна в разных районах Мирового океана на батимальных и абиссальных глубинах были отмечены загадочные структуры в виде правильных спиралей и синусоид [1]. Только в 2005 году стало понятным, что эти загадочные структуры представляют собой фекальные шнуры представителей новой группы глубоководных кишечнодышащих – семейства Torquaratoridae [2]. Как оказалось, Torquaratoridae – обильная видами группа, имеющая всеветное распространение [3–7]. Биология Torquaratoridae изучена слабо. В отличие от мелководных кишечнодышащих, торквараториды ведут не роющий, а эпибентосный образ жизни. Остается непонятным, каким образом Torquaratoridae отбирают из осадка частицы детрита. Цель настоящей работы – изучить анатомию пищеварительной системы и механизм питания *Quatuoralisia malakhovi* Ezhova et Lukinykh, 2022.

Материал для настоящей работы был собран 18 июня 2018 года в 82-м рейсе НИС “Академик М.А. Лаврентьев” в Командорской котловине Берингова моря (массив Вулканологов) при трале-

нии на станции LV 82–9 с координатами 55.3451–55.3466N, 167.2750–167.2752E в диапазоне глубин 1957–1933 м. Экземпляры *Q. malakhovi* были собраны с применением подводного телеуправляемого аппарата “Команч 18” и зафиксированы для гистологического исследования в 8%-ном растворе формалина, приготовленном на морской воде. Отмывка от фиксатора и дегидратация материала проводилась 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 гистологических срезов толщиной 10 мкм. Срезы были окрашены гематоксилином Караччи и спиртовым раствором эозина. Некоторые детали строения пищеварительной системы *Q. malakhovi* были изучены с помощью сканирующей электронной микроскопии (СЭМ). Материал для СЭМ был дегидратирован ацетоном по стандартной методике, высушен в критической точке с использованием CO₂ (HCP-2 Critical Point Dryer, Hitachi, 1980) и напылен смесью золото-палладий (EIKO IB-3 Ion Coater, 1980), после чего изучен с помощью СЭМ JSM-6380LA (JEOL, 2005).

Как и у всех полухордовых, тело *Q. malakhovi* разделяется на три отдела: хоботок, воротник и длинное туловище (рис. 1). Внешняя морфология *Q. malakhovi* детально описана в предыдущей публи-

Московский государственный университет
им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия

*E-mail: olga_ejova@mail.ru

кации [8]. Рот *Q. malakhovi* находится на брюшной стороне между хоботом и воротником (рис. 2, *mo*). Воротник имеет симметричные ушковидные разрастания – латеральные воротниковые губы (рис. 1, 2, *lp*). Согласно прижизненным наблюдениям *in situ* *Q. malakhovi* ведет эпибентосный образ жизни, передвигаясь по поверхности осадка на уплощенной вентральной стороне. При этом концы латеральных воротниковых губ, погруженных в верхний слой осадка, оставляют хорошо различимые борозды (рис. 1, *fs*). Латеральные воротниковые губы, как и все тело *Q. malakhovi*, одеты ресничным покровным эпителием, имеющим в своем составе многочисленные одноклеточные слизистые железы [8]. Латеральные воротниковые губы свернуты таким образом, что вдоль передне-вентрального края губы проходит ресничная борозда (рис. 2, *cg*), ведущая во внутренний канал губы (рис. 2, *icl*). На поперечных срезах фиксированных экземпляров ресничная борозда вместе с внутренним каналом образуют характерный грибообразный контур (рис. 2, *l*). Ширина ресничной борозды колеблется на разных срезах от 0 до 200 мкм.

В туловище *Q. malakhovi* можно выделить три подотдела: бронхиогенитальный, печеночный и кишечный (рис. 2). Бронхиогенитальный подотдел несет симметричные ряды жаберных пор, которые скрыты завернутыми на дорсальную сторону латеральными крыльями. В пищеварительном тракте бронхиогенитальному подотделу соответствует

жаберная глотка (рис. 2, 2). У *Q. malakhovi* нет буккальной полости, и ротовое отверстие ведет непосредственно в жаберную глотку. Вдоль всего тела *Q. malakhovi* по брюшной стороне проходит мидвентральная борозда (рис. 2, *myf*). Она глубоко вдается внутрь тела, в результате чего на протяжении всего пищеварительного тракта проходит мидвентральный гребень, делящий полость глотки и последующих отделов кишечника на левую и правую половины (рис. 2, *mvr*).

Вдоль дорсальной стороны жаберной глотки тянутся два симметричных ряда жаберных щелей, разделенных жаберными перегородками. Первичные перегородки формируют дорсо-латеральные стенки жаберной глотки, а вторичные перегородки свободно свисают в полость жаберной глотки, почти достигая ее вентральной стенки (рис. 2, 2). Полость глотки подразделяется парабранхиальными гребнями (рис. 2, *pbr*) на центральную зону и два симметричных периферических глоточных канала (рис. 2, 2). Эпителий нижней стороны парабранхиальных гребней и гастродермис дна глотки сближены и на некоторых срезах соприкасаются, так что периферические глоточные каналы оказываются частично изолированными от центральной зоны глотки. В задней части глотки высота парабранхиальных гребней уменьшается, периферические глоточные каналы объединяются, формируя короткий пищевод, который переходит в печеночный отдел кишечника.

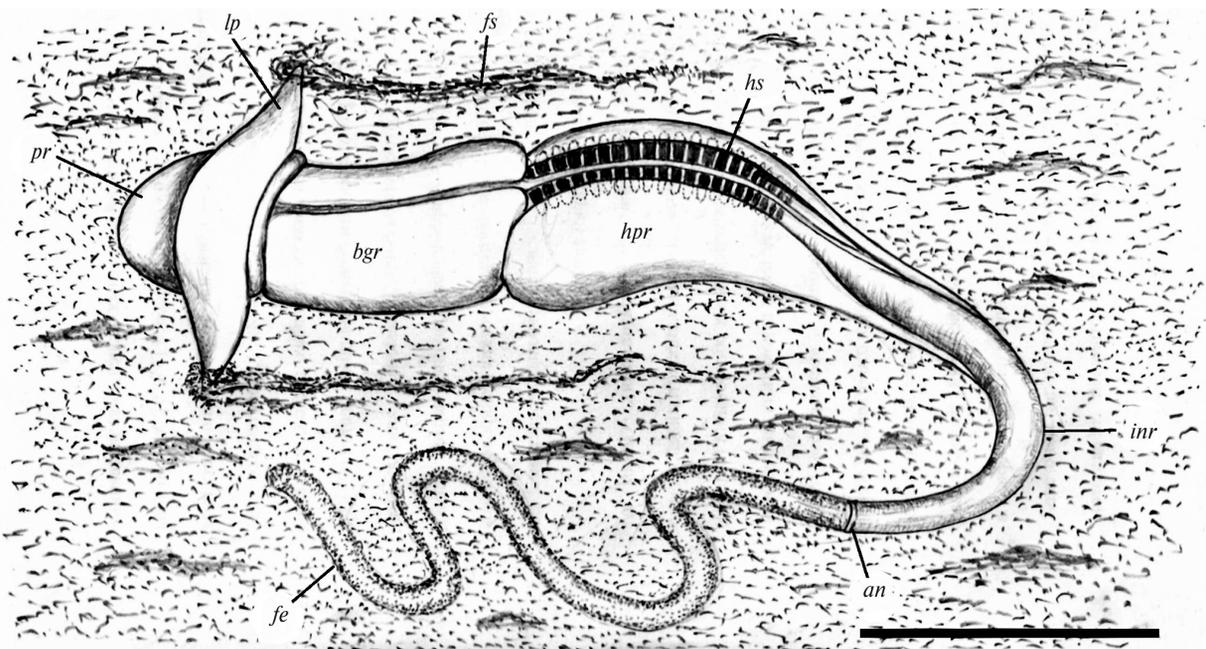


Рис. 1. Питающаяся *Quatuoralisia malakhovi* на поверхности осадка; рисунок на основе подводных фотографий. Масштаб: 5 см. *an* – анус; *bgr* – бронхиогенитальный подотдел туловища; *fe* – фекальный шнур; *fs* – борозды в осадке, оставляемые латеральными воротниковыми губами; *hpr* – печеночный подотдел туловища; *hs* – печеночные дивертикулы; *inr* – кишечный подотдел туловища; *lp* – латеральные воротниковые губы; *pr* – хобот.

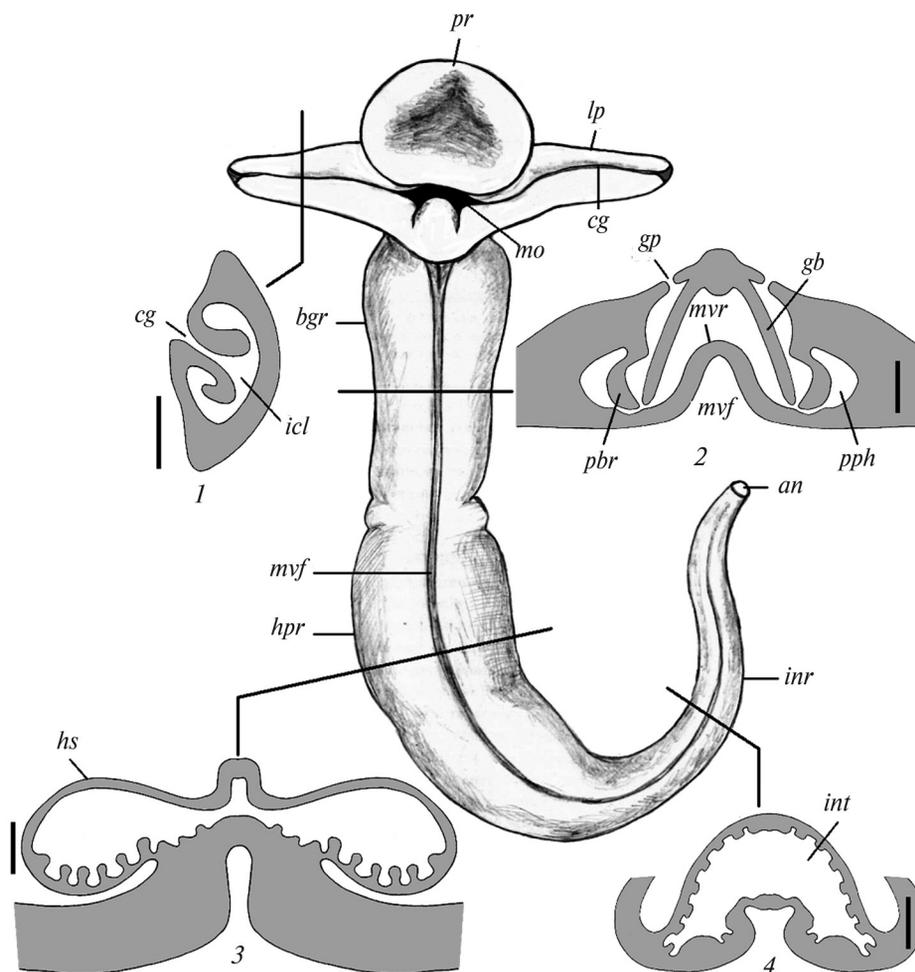


Рис. 2. Внешний вид *Quatuoralisia malakhovi* с вентральной стороны и схемы поперечных срезов на соответствующих уровнях (1 – через латеральную воротниковую губу, 2 – через бранхиогенитальный подотдел туловища, 3 – через печеночный подотдел туловища, 4 – через кишечный подотдел туловища). Масштаб: 1 мм. *cg* – ресничная борозда на латеральных воротниковых губах; *gb* – жаберные перегородки; *gp* – жаберные поры; *icl* – внутренний канал в латеральных воротниковых губах; *int* – кишка; *pph* – периферические глоточные каналы; *mo* – рот; *mvf* – мидвентральная борозда; *mvr* – мидвентральный гребень; *pbr* – парабранхиальные гребни. Остальные обозначения на рис. 1.

Печеночный подотдел туловища резко обособлен от бранхиогенитального поперечной бороздой на поверхности латеральных крыльев (рис. 1). Ему соответствует печеночный отдел пищеварительного тракта. На спинной стороне печеночного отдела располагаются метамерные печеночные дивертикулы буро-зеленого цвета (рис. 1, *hs*). В печеночные дивертикулы заходят симметричные выросты кишечника. Гастродермис вентральной стенки этих кишечных выростов образует многочисленные складки (рис. 2, 3).

Печеночный отдел пищеварительного тракта без резкой границы переходит в кишечный отдел (рис. 2, 4). Стенка кишечника складчатая (рис. 2, *int*) и способна сильно растягиваться. Как правило, полость кишечника заполнена фекальными массами, кото-

рые продолжают в плотный фекальный шнур, тянущийся за ползущим по дну животным (рис. 1, *fê*).

Большинство кишечноресничных – роющие животные. Многие из них заглатывают грунт, переваривая содержащийся в нем детрит и мелкие организмы. Другие виды имеют длинный хобот, который животные высовывают из норки и собирают частицы детрита за счет муко-цилиарного механизма. У таких форм на хоботке имеется дорсальная бороздка, по которой частицы детрита двигаются к основанию хобота и с помощью подковообразного ресничного органа транспортируются ко рту [9–11]. У *Torquaratoridae* хобот невелик, а ресничный орган у них отсутствует, зато развиты латеральные воротниковые губы, которые являются основным органом суспензионного питания. У *Q.*

malakhovi латеральные губы свернуты так, что по их вентральной поверхности, обращенной к осадку, проходит ресничная борозда, ведущая во внутренний ресничный канал. Подобные борозды можно видеть на латеральных губах других торквараторид [2–5]. При движении животного латеральные губы вспахивают поверхностный слой осадка, при этом мелкие частицы осадка загоняются биением ресничек губного покровного эпителия в борозду и по внутреннему ресничному каналу транспортируются ко рту. Кроме *Q. malakhovi* строение латеральных губ изучено на срезах только у *Yoda demiankoopi* [5]. Судя по срезам, у *Q. malakhovi* ширина ресничной борозды, через которую частицы детрита попадают во внутренний канал воротниковой губы, не превышает 200 мкм (см. выше). У *Y. demiankoopi* эта ширина также составляет около 200 мкм [5]. Именно эта ширина определяет верхний предел размера отбираемых частиц детрита.

У представителей семейств *Harrimaniidae* и *Ptychoderidae* в глотке имеются симметричные парабранхиальные гребни, расположенные в парафронтальной плоскости, которые подразделяют глотку на дорсальную дыхательную и вентральную пищеварительную части [12–14]. Глотка *Q. malakhovi* и других *Torquaratoridae* уплощена во фронтальной плоскости, и парабранхиальные гребни расположены в парасагиттальных плоскостях, в результате чего у них в глотке имеется не один вентральный, а два латеральных канала [3–5] – периферические глоточные каналы. Как можно предполагать, собранные латеральными воротниковыми губами частицы осадка поступают непосредственно в периферические каналы глотки.

Реснички на жаберных перегородках обеспечивают фильтрацию воды, выходящей через жаберные отверстия. Через жаберные щели *Balanoglossus gigas* не могут проходить частицы крупнее 1–2 мкм [11]. У *Harrimania planctophilis* верхний предел размера частиц, свободно проходящих через жаберные поры, составляет 5,8 мкм [15]. С учетом этого можно предположить, что размер частиц, отбираемых *Torquaratoridae*, лежит в диапазоне от 1–6 мкм до 100–200 мкм. В содержимом кишечника *Q. malakhovi* обнаружены преимущественно остатки планктонных диатомовых водорослей родов *Thalassiosira*, *Coscinodiscus*, *Actinocyclus*, *Chaetoceros* и других, которые укладываются в этот диапазон [16].

У многих представителей семейств *Spengelidae*, *Ptychoderidae* и *Torquaratoridae* дорсальная часть гастродермиса печеночного отдела формирует печеночные дивертикулы [2, 4, 13, 14]. Гастродермис кишечника в печеночном подотделе содержит многочисленные пищеварительные вакуоли, что свидетельствует об интенсивном внутриклеточном переваривании [17–19].

Склеенный слизью плотный фекальный шнур *Torquaratoridae* не разрушается после того, как выходит из ануса. Как видно на подводных фотографиях, длина спирального или причудливо извитого фекального шнура может в несколько раз превосходить длину самого червя [1–6]. При полном опорожнении кишечника торквараториды всплывают над дном и могут перемещаться благодаря подводным течениям [4, 6, 20]. Таким образом, фекальный шнур служит якорем, который удерживает сильно обводненное желеобразное тело *Torquaratoridae* на дне во время питания.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность Национальному научному центру морской биологии им. А.В. Жирмунского (ННЦМБ) ДВО РАН за организацию и проведение 82 рейса НИС “Академик М.А. Лаврентьев”, а также ФАНО России за финансирование этой экспедиции. Особая благодарность пилотам и техникам, обеспечившим в рейсах работы с применением ТПА “Команч 18”. Материал для исследования передан музеем ННЦМБ ДВО РАН. Авторы глубоко признательны Е.М. Крыловой, С.В. Галкину и А.В. Гебруку (Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН) за любезное сопровождение материала для исследования. Авторы благодарны рецензенту представленной работы за ценные замечания и рекомендации. Все гистологические работы осуществлены в студенческой лаборатории эволюционной морфологии животных (www.evolmorph.ru) кафедры зоологии беспозвоночных биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова. Коллекции серий гистологических срезов хранятся там же. Исследование с помощью СЭМ осуществлено в ЦКП “Электронная микроскопия в науках о жизни” МГУ им. М.В. Ломоносова.

ИСТОЧНИК ФИНАНСИРОВАНИЯ

Исследование выполнено при финансовой поддержке гранта РФФИ, соглашение 23-14-00047.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Все применимые международные, национальные и институциональные принципы использования животных были соблюдены.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Bourne D. W., Heezen B. C. A Wandering enteropneust from the abyssal Pacific, and the distribution of “spiral” tracks on the sea floor // *Science*. 1965. V. 150. № 3692. P. 60–63.

2. 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. V. 434. P. 374–376.
3. Holland N. D., Jones W. J., Jacob E., et al. A new deep-sea species of epibenthic acorn worm (Hemichordata, Enteropneusta) // Zoosystema. 2009. V. 31. № 2. P. 333–346.
4. Holland N. D., Kuhnz L. A., Osborn K. J. Morphology of a new deep-sea acorn worm (class Enteropneusta, phylum Hemichordata): A part-time demersal drifter with externalized ovaries // J. Morph. 2012. V. 273. № 7. P. 661–671.
5. 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. V. 141. e12379.
6. Osborn K. J., Kuhnz L. A., Priede I. G., et al. Diversification of acorn worms (Hemichordata, Enteropneusta) revealed in the deep sea // Proc. Roy. Soc. (ser. B). 2012. V. 279. № 1733. P. 646–1654.
7. 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. V. 131. P. 244–257.
8. 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. V. 195. P. 105014.
9. Barrington E. J. W. Observations on feeding and digestion in *Glossobalanus minutes* // Q. J. Microsc. Sci. 1940. V. 82. P. 227–260.
10. Burdon-Jones C. Observations on the enteropneust *Protoglossus koehleri* (Caullery & Mesnil) // Proc. Zool. Soc. London. 1956. V. 127. № 1. P. 35–58.
11. Burdon-Jones C. The feeding mechanism of *Balanoglossus gigas* // Bol. Fac. Filos. Cienc. Letr. Univ. S. Paulo. 1962. V. 24. № 261. P. 255–280.
12. Spengel J. Die Enteropneusten des Golfes von Neapel. Fauna und Flora des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeres-Abschnitte. Berlin: Herausgegeben von der Zoologischen Station zu Neapel. 1893. 756 S.
13. Horst van der C. J. Hemichordata. Bronn's Klass. Ordn. Tierreichs. 1939. Abt. 4. B. 4. № 2. P. 1–737.
14. Hyman L. H. The Invertebrates: small coelomate groups. New York: McGraw-Hill Book Co. 1959. V. 5. 783 p.
15. Cameron C. B. Particle retention and flow in the pharynx of the enteropneust worm *Harrimania planktophilus*: the filter feeding pharynx may have evolved prior to the chordates // Biol. Bull. (Woods Hole). 2002. V. 202. P. 192–200.
16. Ежова О. В., Трухан М. А., Лукиных А. И. и др. Особенности питания глубоководного кишечнорышасящего (Hemichordata, Enteropneusta, Torquaratoridae) из Берингова моря // Доклады Российской Академии Наук. Науки о жизни. 2021. Т. 500. № 5. С. 432–436.
17. Benito J., Fernández I., Pardos F. Fine structure of the hepatic sacculations of *Glossobalanus minutes* (Enteropneusta, Hemichordata) // Acta Zool. (Stockh.). 1993. V. 74. P. 77–86.
18. Bridges T. S., Woodwick K. H. Comparative morphology and function of hepatic caeca in four enteropneusts // Acta Zool. (Stockholm). 1994. V. 75. № 4. P. 371–378.
19. Benito J., Pardos F. Hemichordata. In: Microscopic Anatomy of Invertebrates. New York: WileyLiss Inc. 1997. V. 15. P. 15–101.
20. 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. V. 52. P. 1228–1240.

ANATOMY OF DIGESTIVE SYSTEM AND FEEDING MECHANISM OF *QUATUORALISIA MALAKHOVI* (HEMICHORDATA, TORQUARATORIDAE)

Academician of the RAS V. V. Malakhov, A. I. Lukinykh, O. V. Ezhova[#]

Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russian Federation

[#]*E-mail: olga_ejova@mail.ru*

An anatomical study of the digestive system of the deep-sea enteropneust *Quatuoralisia malakhovi* was carried out. It is shown that the lateral collar lips are twisted in such a way that they form a ciliary groove leading to an internal channel through which the collected detritus particles are transferred to the peripheral pharyngeal channels. The size of the selected particles ranges from 1–6 μm to 100–200 μm, which corresponds to feeding on the remains of planktonic diatoms. The importance of the faecal cord as an anchor holding the heavily watered jelly-like body of Torquaratoridae at the sea floor during feeding is noted.

Keywords: acorn worms, deep-sea Enteropneusta, morphology, digestive tract, faecal cords, Bering sea