

УДК 593.99

ОСОБЕННОСТИ ПИТАНИЯ ГЛУБОКОВОДНОГО КИШЕЧНОДЫШАЩЕГО (HEMICHORDATA, ENTEROPNEUSTA, TORQUARATORIDAE) ИЗ БЕРИНГОВА МОРЯ

© 2021 г. О. В. Ежова^{1,*}, М. А. Трухан¹, А. И. Лукиных¹, Е. М. Крылова²,
С. В. Галкин², А. В. Гебрук², академик РАН В. В. Малахов¹

Поступило 25.04.2021 г.

После доработки 19.06.2021 г.

Принято к публикации 19.06.2021 г.

Глубоководные представители полухордовых Torquaratoridae gen. sp. достигают высокой численности до 12 экз./м² на глубинах 1830–2130 м на склоне Массива Вулканологов в юго-западной части Берингова моря и доминируют на этом горизонте глубин в донных сообществах. Такое значение численности на два порядка выше, чем зафиксированное ранее. Для выяснения этого феномена было исследовано содержимое кишечника Torquaratoridae gen. sp. В его составе обнаружены преимущественно детрит, панцири планктонных диатомей *Thalassiosira*, *Coscinodiscus*, *Actinocyclus*, *Chaetoceros*, *Neodenticula* и *Grammatophora*, а также остатки скелетов донных беспозвоночных с незначительным добавлением минеральных частиц. Судя по полученным данным, торквараториды относятся к подвижным детритофагам с высокой специализацией к потреблению фитодетрита и способны конкурировать с голотуриями, имея сходные трофические ниши. Необычно высокая численность торквараторид, вероятно, связана с большим количеством органического вещества, поступающего на дно вследствие весеннего “цветения” фитопланктона в поверхностных водах Берингова моря.

Ключевые слова: Enteropneusta, Torquaratoridae, содержимое кишечника, диатомовые водоросли, детритофагия, Берингово море

DOI: 10.31857/S2686738921050115

В начале 2000-х годов глубоководные представители полухордовых Enteropneusta были выделены в новое семейство Torquaratoridae [1–4]. Торквараториды существенно отличаются как по строению, так и по образу жизни от других семейств Enteropneusta (Ptychoderidae, Spengelidae и Harrimaniidae), в основном, обитающих на мелководье. У представителей мелководных семейств развит цилиндрический воротниковый отдел. 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]. Мелководные кишечнордышущие ведут обычно роющий образ жизни, обитая в U-образных норках в толще осадка. Torquaratoridae встречаются на глубинах от 350 до 4000 м, ведут преимуще-

ственно эпибентосный образ жизни и могут даже всплывать в толщу воды [1–4]. Это крупные организмы, достигающие 28 см в длину [2, 4]. Численность торквараторид на дне обычно не высокая, зарегистрированные ранее максимальные значения составляют около 10 экз. на 100 м² на глубине 2712–3954 м [5]. При этом характерные спиралевидные или “меандрирующие” фекальные следы их жизнедеятельности могут быть заметным компонентом глубоководных донных ландшафтов [6]. Неожиданно высокая численность торквараторид до 12 экз. на м² была зафиксирована недавно в Беринговом море на северном и южном склонах Массива Вулканологов на глубине от 1830 до 2290 м [7, 8] (рис. 1). Этот показатель на два порядка превышал отмеченные ранее максимальные значения. Кроме того, на этом горизонте глубин Torquaratoridae gen. sp. доминировали в донном сообществе, вытесняя с лидирующих позиций голотурий. Биология торквараторид остается слабо изученной. Задачей настоящей работы является изучение питания Torquaratoridae gen. sp. на основании данных о содержимом кишечника.

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

² Институт океанологии им. П.П. Ширшова Российской академии наук, Москва, Россия

*e-mail: olga.ejova@gmail.com

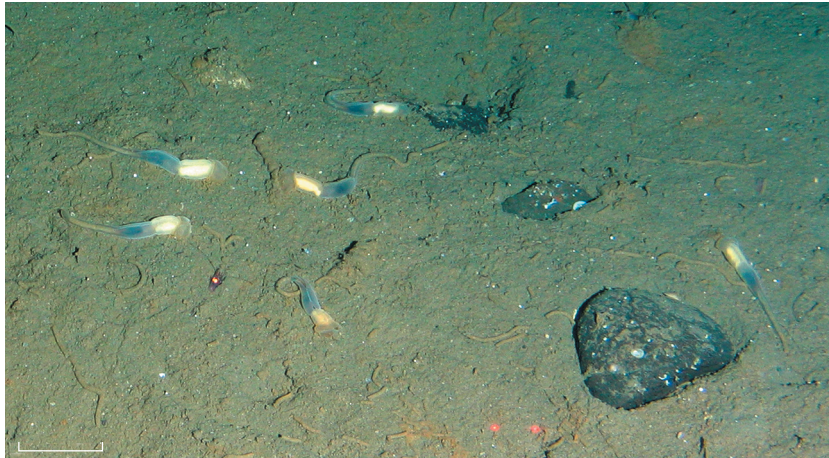


Рис. 1. *Torquaratoridae* gen. sp. в естественной среде обитания на мягком субстрате; южный склон Массива Вулканологов, 1933–1953 м. Фотография сделана ННЦМБ ДВО РАН с применением ТПА “Команч 18”. Масштаб: 10 см.

Материал для нашего исследования был получен в 75-м (2016 г.) и 82-м (2018 г.) рейсах НИС “Академик М.А. Лаврентьев” [7–9] (табл. 1).

Экземпляры *Torquaratoridae* gen. sp., оказавшиеся новым видом, описание которого будет дано в отдельной статье, были сфотографированы *in situ* 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. 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 эозина. Фотографии срезов сделаны с помощью микроскопа “Микмед-6” (ЛОМО, Санкт-Петербург, Россия, 2018), снабженного 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) извлеченный из кишечника материал 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) в ЦКП “Электронная микроскопия в науках о жизни” МГУ им. М.В. Ломоносова.

При исследовании постпеченочного отдела кишечника *Torquaratoridae* gen. sp. с помощью СЭМ (рис. 2а, 2б) и на гистологических срезах (рис. 2в) видно, что практически весь объем кишечника занимает дисперсная смесь, состоящая из хлопьев детрита и остатков различных организмов (табл. 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, так и пеннатные формы (рис. 2а, 2б). Из центрических диатомовых основное место занимают представители родов *Thalassiosira* (рис. 2а), *Coscinodiscus*, *Actinocyclus* из класса *Coscinodiscophyceae*. Панцири этих диатомовых водорослей в кишечнике *Torquaratoridae* gen. sp.

Таблица 1. Станции НИС “Академик М.А. Лаврентьев”, на которых были собраны *Torquaratoridae* gen. sp.

Рейс	Станция	Дата сбора	Координаты	Глубина, м	Иллюстрации в данной статье
75	LV 75–17	27.06.2016	55.4609°N 167.2688°E	2289	–
82	LV 82–9	18.06.2018	55.3451–55.3466°N 167.2750–167.2752°E	1957–1933	1, 2

встречаются как целиком, так и в виде отдельных фрагментов. Пеннатные диатомовые представлены родами *Neodenticula* (рис. 2б) и *Grammatophora*. 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 [10].

Кроме того, в содержимом кишечника встречаются мелкоперфорированные обломки панцирей планктонных инфузорий *Parafavella sp.* (рис. 2в), отдельные спикеры демоспонгиевых губок: микросклеры и обломки макросклер (как гладкие, так и снабженные шипиками), элементы известкового скелета офиур и голотурий. Иногда обнаруживаются фекальные пеллеты других животных.

Таким образом, преобладающими компонентами содержимого кишечника *Torquaratoridae gen. sp.* являются детрит и панцири планктонных диатомей, с очень незначительной примесью минеральных частиц. Те же основные компоненты пищевого комка отмечали ранее у различных видов глубоководных голотурий и других детритофагов в Беринговом море [11]. *Torquaratoridae gen. sp.* из нашего материала, вероятно, занимают трофическую нишу, близкую к эпибентосным голотуриям [12].

Торквараториды, как и голотурии, 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 [5].

Крутой склон Массива Вулканологов простирается от глубины примерно 350 м до 4200 м у его основания в Командорской котловине. На всем протяжении склона донные сообщества сменяют одно другое, с довольно узкими вертикальными горизонтами численного доминирования разных видов [7]. Эти горизонты составляют, как правило, 100–300 м, и в диапазоне примерно от 400 до 2300 м смена доминирующих видов сопровождается изменением соотношения мягких осадков и твердых грунтов, иногда представленных галькой, припорошенной осадком [7]. Начиная с глубины около 1400 м вниз по склону среди доминантов на мягких осадках появляются голотурии *Synallactes chuni* и заметную роль начинают играть торквараториды. В горизонте 1830–2130 м и до глубины 2290 м торквараториды доминируют, причем *Synallactes chuni* продолжает встречаться, но уже в меньших количествах. Ниже 2290 м роль доминирующей группы опять переходит к голо-

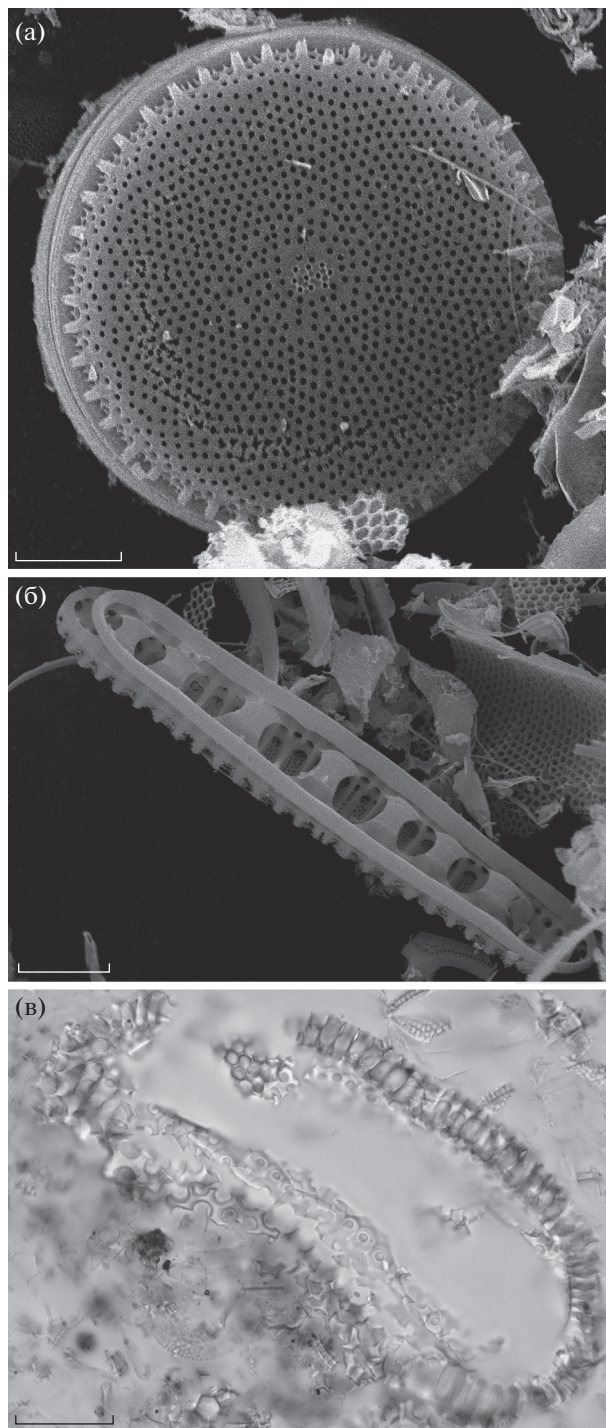


Рис. 2. Остатки организмов, наиболее часто встречающиеся в кишечнике *Torquaratoridae gen. sp.* (а) Панцирь диатомовой водоросли *Thalassiosira sp.* (СЭМ). (б) Панцирь диатомовой водоросли *Neodenticula seminae* (СЭМ). (в) Фрагмент скелета планктонной инфузории *Parafavella sp.* (фото с гистологического среза). Масштаб: (а, б) – 5 мкм, (в) – 30 мкм.

туриям, а именно к *Paelopatides solea*. На глубинах от 1830 до 2290 м торквараториды не только многочисленны на мягких грунтах, но часто встреча-

Таблица 2. Остатки организмов, обнаруженные в кишечнике *Torquaratoridae* gen. sp.

Группа/тип остатков	Роды и виды	Встречаемость на срезах	Иллюстрации в данной статье
Diatomea	<i>Thalassiosira</i>	обильно	2а
	<i>Coscinodiscus</i>	часто	
	<i>Actinocyclus</i>	часто	2б
	<i>Chaetoceros</i>	часто	
	<i>Neodenticula seminae</i>	часто	
	<i>Grammatophora</i>	часто	
Ciliophora (Tintinnina)	<i>Parafavella</i>	нечасто	2в
Demospongiae (спикулы)	—	часто	
Echinodermata (фрагменты скелета)	—	нечасто	
Мелкие чешуйки	?	часто	
Фекальные комочки		нечасто	
Хлопьевидный детрит		обильно	

ются на илах с высоким содержанием твердых фракций (гравия и обломков породы) и на твердых субстратах [7]. 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 [13].

Берингово море относится к высокопродуктивным районам Мирового океана [14]. Весеннее “цветение” фитопланктона в западной части Берингова моря начинается в апреле и сопровождается развитием в большом количестве диатомовых водорослей с доминирующим родом *Thalassiosira* [15]. После пика весеннего развития фитопланктона формируется интенсивный поток органического вещества из поверхностных горизонтов моря на дно. Повышенное содержание фитодетрита на дне после весеннего пика сохраняется на протяжении нескольких месяцев [12] и обеспечивает питанием многочисленные популяции детритофагов, в том числе энтеропнеустов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность “Национальному научному центру морской биологии” (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, обеспечившим в рейсах работы с применением ТПА “Команч 18”. Авторы глубоко признательны А.А. Георгиеву (кафедра микологии и альгологии биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова) за помощь в определении остатков планктонных организмов. Авторы благодарны А.В. Кременецкой и Е.И. Рыбаковой (ИОРАН) за

обсуждение экологии и распределения голотурий. Все гистологические работы, а также подготовка к электронно-микроскопическому исследованию 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. Электронно-микроскопические исследования были проведены с использованием оборудования ЦКП “Электронная микроскопия в науках о жизни” МГУ им. М.В. Ломоносова (УНУ “Трехмерная электронная микроскопия и спектроскопия”). Исследование выполнено в рамках научного проекта государственного задания МГУ им. М.В. Ломоносова № 121032300121-0.

ИСТОЧНИКИ ФИНАНСИРОВАНИЯ

Исследование выполнено при финансовой поддержке гранта РФФ 18-74-10025, а также частично (анализ подводных фотографий) при поддержке гранта РФФИ 18-05-60228 и гранта 13.1902.21.0012 Министерства науки и высшего образования РФ (соглашение № 075-15-2020-796).

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

У авторов нет финансовых или каких-либо иных конфликтов интересов. Все авторы прочли финальную версию рукописи. Все применимые международные, национальные и институциональные принципы использования животных были соблюдены.

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. V. 434. P. 374–376.

2. *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.
3. *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.
4. *Jabr N., Archambault P., Cameron C.B.* Biogeography and adaptations of torquaratorid acorn worms (Hemichordata: Enteropneusta) including two new species from the Canadian Arctic // *Can. J. Zool.* 2018. V. 96. P. 1221–1229.
5. *Osborn K.J., Kuhnz L.A., Priede I.G., Urata M., Gebruk A.V., Holland N.D.* Diversification of acorn worms (Hemichordata, Enteropneusta) revealed in the deep sea // *Proc. Roy. Soc. (ser. B)*. 2012. V. 279. № 1733. P. 646–1654.
6. *Jones D.O.B., Alt C.H.S., Priede I.G., Reid W.D.K., Wigham B.D., Billett D.S.M., Gebruk A.V., Rogacheva A., Gooday A.J.* Deep-sea surface-dwelling enteropneusts from the Mid-Atlantic Ridge: Their ecology, distribution and mode of life // *Deep Sea Res. II*. 2013. V. 98 (B). P. 374–387.
7. *Rybakova E., Galkin S., Gebruk A., Sanamyan N., Martynov A.* Vertical distribution of megafauna on the Bering Sea slope based on ROV survey // *PeerJ*. 2020. 8: e8628.
8. *Галкин С.В., Мордухович В.В., Крылова Е.М., Денисов В.А., Малютин А.Н., Михайлик П.Е., Полоник Н.С., Санамян Н.П., Шилов В.А., Ивин В.В., Адрианов А.В.* Исследования экосистем гидротермальных выходов и холодных высачиваний в Беринговом море (82-й рейс научно-исследовательского судна “Академик М.А. Лаврентьев”) // *Океанология*. 2019. Т. 59. № 4. С. 687–690.
9. *Галкин С.В., Ивин В.В.* Биологические исследования в Беринговом море с использованием телеуправляемого аппарата “Команч” // *Океанология*. 2019. Т. 59. № 1. С. 153–154.
10. *Katsuki K., Takahashi K.* Diatoms as paleoenvironmental proxies for seasonal productivity, sea-ice and surface circulation in the Bering Sea during the late Quaternary // *Deep Sea Research Part II*. 2005. V. 52. P. 2110–2130.
11. *Соколова М.Н.* Питание и трофическая структура глубоководного макробентоса. М.: Наука, 1986. 208 с.
12. *Witbaard R., Duineveld G.C.A., Kok A., van der Weele J., Berghuis E.M.* The response of *Oneirophanta mutabilis* (Holothuroidea) to the seasonal deposition of phytopigments at the porcupine Abyssal Plain in the North-east Atlantic // *Prog. Oceanogr.* 2001. V. 50. P. 423–441.
13. *Billett D.S.M.* Deep-sea holothurians // *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review*. 1991. V. 29. P. 259–317.
14. *Сорокин Ю.И.* Первичная продукция в Беринговом море // *Комплексные исследования экосистемы Берингова моря: Сб. науч. трудов. Отв. ред. В.В. Сапожников*. М.: Из-во ВНИРО, 1995. С. 264–276.
15. *Мордасова Н.В.* Хлорофилл в западной части Берингова моря // *Океанология*. 1994. Т. 34. № 4. С. 557–563.

FEEDING PECULIARITIES OF DEEP-SEA ACORN WORM (HEMICHORDATA, ENTEROPNEUSTA, TORQUARATORIDAE) FROM THE BERING SEA

O. V. Ezhova^{a, #}, M. A. Trukhan^a, A. I. Lukinykh^a, E. M. Krylova^b, S. V. Galkin^b, A. V. Gebruk^b, and academician of the RAS V. V. Malakhov^a

^a *Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russian Federation*

^b *Shirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation*

[#] *e-mail: olga.ejova@gmail.com*

Deep-sea hemichordates Torquaratoridae gen. sp. reach high abundance up to 12 ind. m⁻² at the depth 1830–2130 m on the slope of the Volcanologists Massif in the south-western part of the Bering Sea and dominate the benthic community in this depth layer. Such a value of abundance exceeds by two orders the value recorded earlier. To clarify this phenomenon, we examined the gut contents of Torquaratoridae gen. sp. The most common in the gut contents was the detritus and shells of planktonic diatoms *Thalassiosira*, *Coscinodiscus*, *Actinocyclus*, *Chaetoceros*, *Neodenticula* and *Grammatophora* as well as the remains of skeletons of benthic invertebrates with little admixture of mineral particles. According to obtained data, torquaratorids are mobile deposit feeders with high selectivity to fresh phytodetritus, able to compete with holothurians occupying with them similar trophic niche. Unusually high abundance of torquaratorids apparently is related to high organic matter flux to the seafloor as a result of spring phytoplankton bloom in surface layers of the Bering Sea.

Keywords: Enteropneusta, Torquaratoridae, gut contents, Diatomea, deposit feeders, Bering Sea