

УДК 595.142.2:591.4

СТРОЕНИЕ И ПРОИСХОЖДЕНИЕ ТРОФОСОМЫ ВЕСТИМЕНТИФЕР (ANNELIDA, SIBOGLINIDAE)

© 2022 г. Академик РАН В. В. Малахов¹, Н. Н. Римская-Корсакова¹, М. М. Ганцевич^{1,*}

Поступило 18.10.2021 г.

После доработки 28.10.2021 г.

Принято к публикации 28.10.2021 г.

Исследовано анатомическое и гистологическое строение трофосомы гигантской вестиментиферы *Riftia pachyptila*. Трофосома состоит из продольно ориентированных тяжей. Тяжи трофосомы переплетаются, образуют дивертикулы и анастомозируют друг с другом. Каждый тяж имеет внутри осевой кровеносный сосуд, связанный с эфферентными сосудами на поверхности тяжа радиальными капиллярами. На основе данных по строению и развитию трофосомы выдвинуто предположение, что эволюционным предшественником трофосомы была кровеносная сеть, связывающая вентральный и дорсальный сосуды. Клетки целомической выстилки на поверхности сосудов разрослись и дали начало паренхиматозной ткани трофосомы. При этом трофосома развивалась из двух источников, а именно: за счет целомической выстилки на поверхности сосудов кишечного плексуса и за счет целомической выстилки на поверхности сосудов кровеносного сплетения стенки тела.

Ключевые слова: вестиментиферы, трофосома, анатомия, гистология, происхождение, Siboglinidae, *Riftia pachyptila*

DOI: 10.31857/S2686738922010176

Вестиментиферы – это бескишечные морские беспозвоночные, которые существуют за счет хемоавтотрофных сульфид-окисляющих бактерий. Особый интерес к этой группе возник после открытия богатой фауны гидротермальных сообществ в рифтовых зонах Мирового океана. По современным представлениям Vestimentifera – одно из подсемейств в семействе Siboglinidae, которое относится к типу кольчатых червей [1, 2]. Органом бактериального питания вестиментифер является трофосома – тканевый тяж, расположенный в туловищном отделе. В трофосоме были обнаружены хемоавтотрофные сульфид-окисляющие бактерии, которые осуществляют окисление сульфида и фиксацию углекислоты в цикле Кальвина-Бенсона [3–5]. В проведенных ранее исследованиях клеточный состав трофосомы был изучен на ультраструктурном уровне, что позволило выявить в составе этого органа несколько типов клеток, в частности, бактериоциты, клетки внешней обкладки трофосомы и клетки, образующие стенки кровеносных сосудов [6, 7]. При этом общая анатомия трофосомы и гистологическое строение ее тяжей не описаны, а происхождение

этого органа у вестиментифер остается загадочным.

Riftia pachyptila Jones, 1980 – самый крупный представитель семейства Siboglinidae и один из крупнейших представителей типа Annelida, длина трубки которого достигает 2.5 м, а размеры самого червя достигают 1.5 м [8]. Эта вестиментифера широко распространена в Тихом океане и является эдификатором для гидротермальных сообществ. Задача настоящей работы – изучить анатомическое строение трофосомы и предложить гипотезу происхождения этого органа у вестиментифер.

Экземпляры *R. pachyptila* были собраны в гидротермальном бассейне Гуаймас в Калифорнийском заливе Тихого океана в 12-м рейсе научно-исследовательского судна “Академик Мстислав Келдыш” с глубины 1990 м, (станция АМК 1519, дата сбора 16.10.1986, координаты станции 27°02.45' с.ш., 111°22.80' з.д.). Материал был собран манипуляторами обитаемого аппарата “Пайсис”. Собранный материал хранился в коллекции Института океанологии им. П.П. Ширшова РАН. Для ручного препарирования был выбран экземпляр *R. pachyptila* с длиной тела 880 мм, зафиксированный в 4% формалине. Материалом для микроанатомических и гистологических исследований послужили 6 особей *R. pachyptila* с длиной тела от 8.3 до 308 мм. Животные были за-

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

*e-mail: mgantsevich@gmail.com

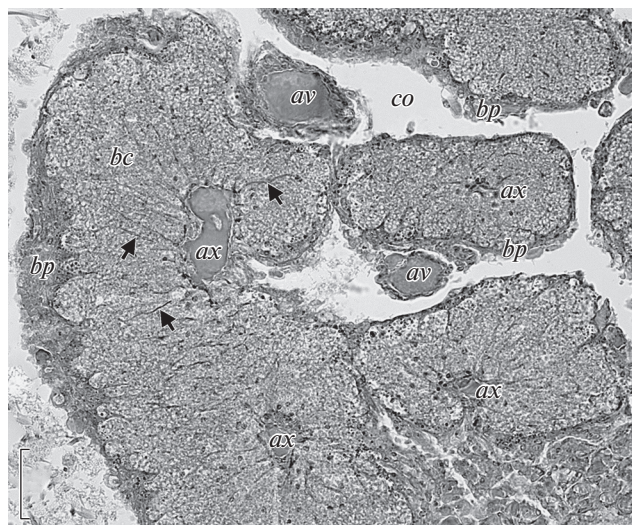


Рис. 1. Поперечный срез через участок трофосомы *R. pachyptila*. Обозначения: av – афферентные сосуды трофосомы, со – целом, bp – кровеносный плексус на поверхности трофосомы, bc – бактериоциты, ax – осевые сосуды тяжей трофосомы, стрелками показаны радиальные кровеносные капилляры. Масштаб 0.05 мм.

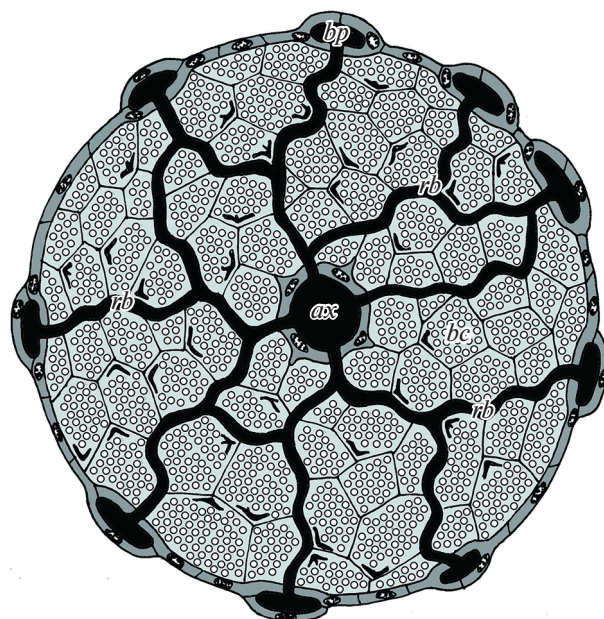


Рис. 2. Схема поперечного среза тяжа трофосомы. Обозначения: rb – радиальные кровеносные капилляры, остальные обозначения – как на рис. 1.

фиксированы в жидкости Буэна. До начала гистологической обработки животные хранились в 70% этаноле. Для изучения строения была применена стандартная гистологическая методика [9]. Срезы изготовлены на ротационном микротоме Leica RM 2125 и окрашены гематоксилином Караччи. Серии срезов хранятся в коллекции кафедры зоологии беспозвоночных Московского государственного университета.

Трофосома проходит по оси тела, целиком помещаясь в туловищном отделе. Самые передние срезы, на которых может быть обнаружена трофосома, находятся позади диссепимента, отделяющего туловищный отдел от вестиментального, на уровне гонопоров, открывающихся в вестиментальную полость. Задний конец трофосомы располагается впереди диссепимента, отделяющего туловищный отдел от первого сегмента опистосомы. Трофосома представляет собой цилиндрический орган, состоящий из отдельных продольных тяжей диаметром около 0.3 мм. Тяжи трофосомы переплетаются, образуют дивертикулы и анастомозируют друг с другом. У фиксированных экземпляров тяжи трофосомы окрашены в оттенки коричневого цвета. На поверхности тяжей трофосомы, как правило, видны дендритные отложения молекулярной серы ярко-белого цвета. Кристаллов серы больше в задней части тела. Снаружи трофосома одета полупрозрачной мышечной оболочкой, связанной тяжами со стенкой тела.

По оси тяжа трофосомы проходит осевой кровеносный сосуд диаметром 20–30 мкм (рис. 1, 2).

По периферии тяжа располагаются кровеносные сосуды периферического кровеносного плексуса диаметром от 3 до 10 мкм. Сосуды периферического кровеносного плексуса связаны с осевым кровеносным сосудом радиальными кровеносными капиллярами диаметром 1–3 мкм (рис. 1). Кровеносный плексус на поверхности тяжей формируется за счет ветвления афферентных кровеносных сосудов, отходящих от кровеносной обкладки вентрального сосуда. Вторичные афферентные сосуды связывают кровеносные плексусы соседних трофосомных тяжей. Осевые сосуды трофосомных тяжей представляют собой эфферентные сосуды, связанные с мезентериальным сосудом, из которого кровь поступает в дорсальный сосуд.

К осевому сосуду трофосомного тяжа прилегают уплощенные клетки с базофильной цитоплазмой. Со стороны полости тела тяж трофосомы одет уплощенными базофильными клетками, образующими стенки сосудов периферического кровеносного плексуса. Средняя зона трофосомы представлена паренхиматозной тканью, состоящей из крупных (диаметром около 20 мкм) клеток-бактериоцитов с оттесненными на периферию ядрами неправильной формы (рис. 1, 2). Цитоплазма бактериоцитов содержит многочисленные мелкие (2–5 мкм в диаметре) вакуоли, в которых находятся овальные бактерии.

В ранних исследованиях предполагалось, что трофосома вестиментифер развивается за счет энтодермальных клеток преобразованного кишечника [6, 10–12]. Это предположение основывалось на том факте, что у ювенильных особей сохраняются рот и рудиментарный кишечник, в клетках которого были обнаружены неидентифицированные бактерии. Однако, по данным авторов [13, 14], исследовавших механизм заражения ювенильных особей вестиментифер, сербидокисляющие бактерии проникают в организм червя из внешней среды не через рудиментарный кишечник, а через стенку тела в передней части туловищного отдела. Тот факт, что трофосома представляет собой совокупность тяжей, осью каждого из которых является кровеносный сосуд, позволяет предполагать, что трофосома связана в своем происхождении с кровеносной системой. У типичных аннелид кровеносная система представлена спинным кровеносным и брюшным кровеносными сосудами. Кровь из вентрального сосуда переходит в дорсальный по кровеносной сети в стенке тела и по сосудам кровеносного плексуса в стенке кишечника и дорсовентральном мезентерии [15]. Эта общая схема справедлива и для вестиментифер с той разницей, что у последних дорсальный и вентральный сосуды связаны друг с другом сосудистой сетью в стенке тела и кровеносным плексусом в толще трофосомы [6, 16–18].

Мы предполагаем, что эволюционным предшественником трофосомы была кровеносная сеть, связывающая вентральный и дорсальный сосуды в туловищном отделе (рис. 3, 1). Клетки целомической выстилки на поверхности сосудов разрослись и дали начало паренхиматозной ткани трофосомы (рис. 3, 2).

Важно подчеркнуть, что по данным ультраструктурных исследований между клетками бактериоцитами сохраняются контакты по типу *zonulae adhaerens* и септатные десмосомы [7]. Такие контакты типичны для эпителиальной ткани, в том числе и для мезодермального эпителия целомической выстилки. По данным [16] у *Lamelli-brachia luymesii* Land & Nørrevang, 1975, трофосома состоит из двух частей. В передней части туловища доли трофосомы располагаются в стенке тела среди перьевидной мускулатуры, а в задней части доли трофосомы располагаются центрально вокруг мезентериального сосуда. Исследования по развитию вестиментиферы *Ridgeia piscesae* Jones, 1985, показывают, что трофосома развивается из двух зачатков: целомической выстилки со стороны стенки тела и целомической выстилки на поверхности рудиментарного кишечника [19]. Таким образом, можно предполагать, что трофосома вестиментифер развилась из двух источников, а именно: за счет целомической выстилки на поверхности сосудов кишечного плексуса и за счет

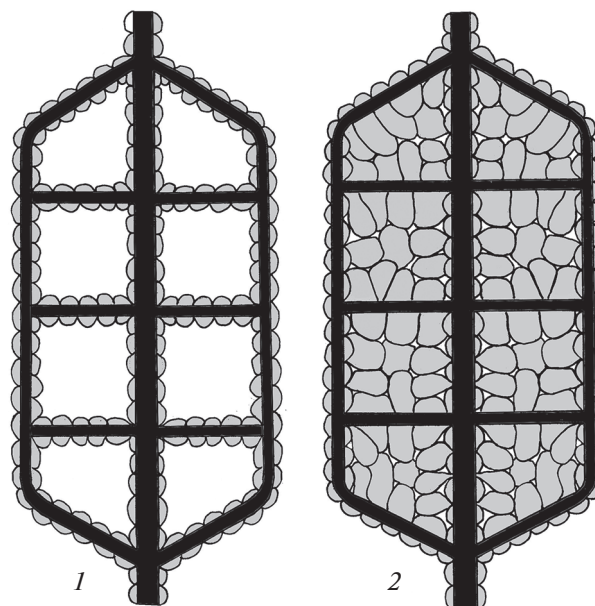


Рис. 3. Предполагаемое преобразование участка сети кровеносных капилляров (1) в трофосомный тяж (2) за счет разрастания целомического эпителия.

целомической выстилки на поверхности сосудов кровеносного сплетения стенки тела.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую благодарность С.В. Галкину (Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН), предоставившему сборы вестиментифер.

ИСТОЧНИК ФИНАНСИРОВАНИЯ

Исследование поддержано грантом РНФ 18-14-00141-П.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Все процедуры, проводимые в исследованиях с участием животных, соответствовали этическим стандартам учреждения или принятой практике для таких исследований. Информированное согласие было получено от всех участников исследования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Hilario A., Capa M., Dahlgren T.G., Halanych K.M., Little C.T.S., Thornhill D.J., Verna C., Glover A.G. New Perspectives on the Ecology and Evolution of Siboglinid Tubeworms // PLoS One. 2011. V. 6. Iss. 2. P. 1–13.

2. Карасева Н.П., Римская-Корсакова Н.Н., Галкин С.В., Малахов В.В. Таксономия, географическое и бати-метрическое распространение вестиментифер (Annelida, Siboglinidae) // Зоол. журн. 2016. Т. 95. № 6. С. 624–659.
3. Cavanaugh C.M., Gardiner S.L., Jones M.L., Jannasch H.W., Waterbury J.B. Prokaryotic Cells in the Hydrothermal Vent Tube Worm *Riftia pachyptila* Jones: Possible Chemoautotrophic Symbionts // Science. 1981. V. 213. № 4505. P. 340–342.
4. Felbeck H., Childress J.J., Somero G.N. Calvin-Benson cycle and sulphide oxidation enzymes in animals from sulphide-rich habitats // Nature. 1981. V. 298. P. 291–293.
5. Fisher C.R., Childress J.J., Minnich E., Autotrophic carbon fixation by the chemoautotrophic symbionts of *Riftia pachyptila* // Biol. Bull. 1989. V. 177. P. 372–385.
6. Gardiner S.L., Jones M.L. Vestimentifera. In: Microscopic Anatomy of Invertebrates. V. 12. Onychophora, Chilopoda, and Lesser Protostomata. N.Y.: Wiley-Liss, 1993. P. 371–460.
7. Bright M., Sorgo A. Ultrastructural Reinvestigation of the Trophosome in Adults of *Riftia pachyptila* (Annelida, Siboglinidae) // Invertebrate Biol. 2003. V. 122. P. 347–368.
8. Jones M.L., *Riftia pachyptila*, new genus, new species, the vestimentiferan worm from the Galapagos rift geothermal vents (Pogonophora) // Proc. Biol. Soc. Wash. 1980. V. 93. № 4. P. 1295–1313.
9. Валовая М.А., Каптарадзе Д.Н. Микротехника: Правила. Приемы. Искусство. Эксперимент. М.: изд-во Моск.ун-та. 1993. 240 с.
10. Southward E.C. Development of the gut and segmentation of newly settled stages of *Ridgeia* (Vestimentifera): Implications for relationship between Vestimentifera and Pogonophora // J. Mar. Biol. Ass. U.K. 1988. V. 68. P. 465–487.
11. Jones M.L., Gardiner S.J. Evidence for a transient digestive tract in Vestimentifera // Proc. Biol. Soc. Wash. 1988. V. 101. P. 423–433.
12. Jones M.L., Gardiner S.J. On the early development of the vestimentiferan tube worm *Ridgeia* sp. and observations on the nervous system and trophosome of *Ridgeia* sp. and *Riftia pachyptila* // Biol. Bull. 1989. V. 177. P. 254–276.
13. Nussbaumer A.D., Fisher C.R., Bright M. Horizontal Endosymbiont Transmission in Hydrothermal Vent Tubeworms // Nature. 2006. V. 441. P. 345–348.
14. Bright M., Eichinger I., Salvini-Plawen L. The Metatrophophore of a Deep-Sea Hydrothermal Vent Vestimentiferan (Polychaeta: Siboglinidae) // Org. Divers. Evolut. 2013. V. 13. P. 163–188.
15. Fauvel P. Classe des Annelides Polychaetes. In: Grasse P. (ed.). Traite de Zoologie. Anatomie, Systematique, Biologie. T. 5. Fasc. 1. Annelides, Myzostomides, Sipunculians, Echiuriens, Priapulians, Endoproctes, Phoronidiens. P. 13–197.
16. J. Van der Land and Nørrevang A. Structure and relationship of *Lamellibranchia* (Annelida, Vestimentifera) // K. Danske Vidensk. Selsk. Skr. Bd. 21. 1977. № 3. S. 1–102.
17. Малахов В.В., Попеляев И.С., Галкин С.В. Микроскопическая анатомия вестиментиферы *Ridgeia phaeophiale* и проблема положения вестиментифер в системе животного царства. 3. Рудиментарная пищеварительная система, трофосома, кровеносная система // Биол. моря. 1996. Т. 22. № 4. С. 211–220.
18. Rimskaya-Korsakova N.N., Galkin S.V., Malakhov V.V. The anatomy of the blood vascular system of the giant vestimentiferan tubeworm *Riftia pachyptila* (Siboglinidae, Annelida) // J. Morphol. 2017. V. 278. № 6. P. 810–827.
19. Малахов В.В., Ганцевич М.М. Трофосома у вестиментиферы *Ridgeia piscesae* Jones, 1985 (Annelida, Siboglinidae) развивается из клеток целомической выстилки // Доклады Академии наук. 2019. Т. 485. № 4. С. 519–522.

STRUCTURE AND ORIGIN OF THE VESTIMENTIFERAN TROPHOSOME (ANNELIDA, SIBOGLINIDAE)

Academician of the RAS V. V. Malakhov^a, N. N. Rimskaya-Korsakova^a, and M. M. Gantsevich^{a,#}

^a Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russian Federation

[#]e-mail: mgantsevich@gmail.com

The anatomical and histological structure of the trophosome of the giant vestimentiferan *Riftia pachyptila* has been studied. The trophosome consists of longitudinally oriented strands. The strands of the trophosome intertwine, form diverticula and anastomose with each other. Each strand has an axial blood vessel inside, connected to efferent vessels on the surface of the strand by radial capillaries. Based on the data on the structure and development of the trophosome, it is suggested that the evolutionary precursor of the trophosome was a blood network connecting the ventral and dorsal vessels. The cells of the coelomic lining on the surface of the vessels grew and gave rise to the parenchymal tissue of the trophosome. At the same time, the trophosome developed from two sources, namely: due to the coelomic lining on the surface of the vessels of the intestinal plexus and due to the coelomic lining on the surface of the vessels of the circulatory plexus of the body wall.

Keywords: vestimentiferans, trophosome, anatomy, histology, origin, Siboglinidae, *Riftia pachyptila*