

УДК 595.142.2:591.4

**ТРОФОСОМА У ВЕСТИМЕНТИФЕРЫ *Ridgeia piscesae* Jones, 1985
(Annelida, Siboglinidae) РАЗВИВАЕТСЯ ИЗ КЛЕТОК
ЦЕЛОМИЧЕСКОЙ ВЫСТИЛКИ**

Член-корреспондент РАН В. В. Малахов, М. М. Ганцевич*

Поступило 25.10.2018 г.

Исследовали строение ранних ювенильных особей вестиментиферы *Ridgeia piscesae* (Annelida, Siboglinidae). Во взрослом состоянии вестиментиферы лишены кишечника и имеют трофосому, в клетках которой обитают хемоавтотрофные бактерии. У ранних ювенильных особей размером 280–300 мкм обнаружили, что трофосома развивается из клеток целомической выстилки на поверхности кишечника и на боковых стенках тела. Такое строение зачатка трофосомы позволяет предполагать, что бактерии сначала захватываются целомическими клетками стенки тела, а затем передаются целомическим клеткам на поверхности кишечника.

Ключевые слова: вестиментиферы, трофосома, развитие, бактерии.

DOI: <https://doi.org/10.31857/S0869-56524854519-522>

Вестиментиферы — червеобразные морские бес-
позвоночные, населяющие гидротермальные оазисы,
а также районы холодных углеводородных просачи-
ваний. В настоящее время вестиментиферы рассмат-
риваются как своеобразные кольчатые черви [1, 2].
Во взрослом состоянии вестиментиферы лишены
пищеварительного тракта. Жизнедеятельность вест-
тиментифер поддерживается благодаря симбиозу
с хемоавтотрофными бактериями, которые окисляют
сульфиды и используют полученную энергию для
синтеза органических веществ из углекислого газа
и воды [3, 4]. Бактерии обитают в вакуолях внутри
цитоплазмы клеток специализированного органа —
трофосомы, которая помещается в туловищном от-
деле [3–5].

Ювенильные особи вестиментифер имеют рото-
вое отверстие и пищеварительный тракт [6, 7]. Дан-
ные о происхождении трофосомы в онтогенезе вест-
тиментифер противоречивы. Предполагалось [5–7],
что ювенильные особи вестиментифер заражаются
бактериями из внешней среды через пищеваритель-
ный тракт, и трофосома развивается из видоиз-
менённых клеток кишечника. По другим данным
[8, 9], бактерии проникают через покровы вестим-
ентифер и трофосома развивается из мезодермаль-
ных клеток. Для выяснения вопроса о происхож-
дении трофосомы мы исследовали строение ранних
ювенильных особей вестиментиферы *Ridgeia piscesae*

Jones, 1985, что составило предмет настоящего со-
общения.

В рейсе 12 научно-исследовательского судна
“Академик Мстислав Келдыш” в районе подводной
горы Осевая, на подводном хребте Хуан де Фука,
на глубине 1535 м в 1986 г. мы собрали коллекцию
вестиментифер, которых зафиксировали 4%-м рас-
твором формальдегида на морской воде и хранили
в Коллекционном фонде Института океанологии
РАН им. П.П. Ширшова. При детальном анализе
собранного материала в 2018 г. мы обнаружили
сростки трубок вестиментифер *R. piscesae*. На труб-
ках взрослых особей присутствовали микроскопи-
ческие трубки ювенильных особей разного размера.
Для исследования мы отобрали двух наименьших
по размеру особей. Их длина составила 280 и 300 мкм
от переднего края вестиментального отдела до зад-
него конца тела. Обе особи имели по 4 щупальца.
Особь с длиной тела 300 мкм промыли в дистилли-
рованной воде, поместили в 10%-й раствор глице-
рина и путём выпаривания перевели в чистый гли-
церин. Строение этой особи изучали в глицериновом
тотальном препарате. Особь с длиной тела 280 мкм
обезводили в спиртах возрастающей концентрации,
пропитали парапластом и приготовили срезы тол-
щиной 5 мкм, которые окрасили гематоксилином.

Извлечённая из трубки ювенильная особь имеет
4 щупальца длиной 120–130 мкм и ротовой сифон
длиной около 160 мкм (рис. 1, 1). Щупальца лишены
пиннул, но несут реснитчатые полоски на дорсаль-
ной стороне. От переднего конца тела отходит ро-
товой сифон (рис. 1, 1, si). На переднем конце ро-

Московский государственный университет
им. М.В. Ломоносова

*E-mail: mgantsevich@gmail.com

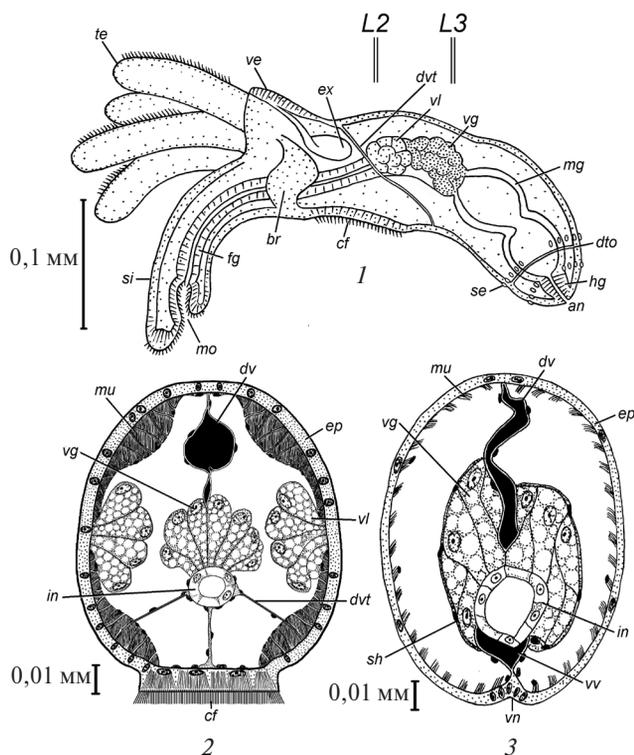


Рис. 1. Строение ювенильной особи *Ridgeia piscisae*. 1 — внешний вид сбоку, 2 — поперечный срез на уровне L2, 3 — поперечный срез на уровне L3. Обозначения: *an* — анус, *br* — мозг, *cf* — ресничное поле, *dto* — диссепимент между туловищным отделом и опистосомой, *dv* — спинной кровеносный сосуд, *dvt* — диссепимент между вестиментальным и туловищным отделами, *ep* — эпидермис, *ex* — экскреторный мешок, *fg* — передняя кишка, *hg* — задняя кишка, *in* — кишечный эпителий, *mg* — средняя кишка, *mo* — рот, *mu* — мускулатура, *se* — щетинки, *si* — ротовой сифон, *te* — щупальца, *sh* — оболочка поверхности скопления вакуолизированных клеток, *ve* — зачаток вестиментальных крыльев, *vg* — вакуолизированные клетки на поверхности кишки, *vi* — вакуолизированные клетки на боковых стенках тела, *vn* — брюшной нервный ствол, *vv* — брюшной кровеносный сосуд.

тового сифона имеется ротовое отверстие, окружённое дорсальной и вентральной губами (рис. 1, 1). Дорсальная губа крупнее вентральной. Ротовое отверстие ведёт в бокаловидную ротовую полость. Ротовая полость и окружающие её губы выстланы ресничками. От ротовой полости отходит трубковидная передняя кишка (рис. 1, 1, *fg*). В передней части вестиментального отдела располагается кольцевой мозг (рис. 1, 1, *br*), сквозь который проходит передняя кишка. На спинной стороне находятся парные выделительные мешки (рис. 1, 1, *ex*), от которых отходят выделительные каналы, открывающиеся на спинной стороне между зачаточными вестиментальными крыльями (рис. 1, 1, *ve*). На вен-

тральной стороне вестиментального отдела имеется ресничное поле (рис. 1, 1, *cf*).

Диссепимент, разделяющий вестиментальный и туловищный отделы, проходит наклонно: его вентральный край отодвинут далеко назад (рис. 1, 1, *dvt*). В передней части туловищного отдела располагается зачаток трофосомы. Он представляет собой гроздевидное скопление вакуолизированных клеток на дорсальной стороне кишечной трубки (рис. 1, 1, *tr*). Крупные вакуолизированные клетки располагаются на поверхности кишечной трубки, простираясь приблизительно на 100 мкм от диссепимента до расширенной части средней кишки (рис. 1, 1). Помимо этого в самой передней части туловищного отдела имеются парные скопления вакуолизированных клеток на боковых сторонах тела диаметром около 30 мкм (рис. 1, 1, *vi*). Позади трофосомы средняя кишка образует два мешковидных расширения (рис. 1, 1, *mg*). Опистосома отделена от туловищного отдела диссепиментом, впереди и позади которого располагаются круги щетинок (рис. 1, 1, *se*). Задняя кишка проходит в опистосоме и заканчивается терминальным анусом (рис. 1, 1, *an*).

Гистологические срезы, сделанные через самую переднюю часть туловищного отдела, показывают, что зачаток трофосомы представлен тремя группами вакуолизированных клеток (рис. 1, 2). Одна из них — скопление колбовидных клеток на дорсальной поверхности кишечной трубки по обе стороны от дорсо-вентрального мезентерия (рис. 1, 2, *vg*). Эти клетки имеют высоту около 30 мкм и максимальную ширину в верхней расширенной части до 15 мкм. Цитоплазма заполнена вакуолями диаметром 2–6 мкм. Две другие группы — это скопления вакуолизированных клеток на боковых сторонах тела между двумя пучками продольной мускулатуры (рис. 1, 2, *lg*). По размерам и строению они не отличаются от вакуолизированных клеток на дорсальной стороне кишечной трубки. Боковые скопления вакуолизированных клеток имеются только в самой передней части туловищного отдела. Скопление вакуолизированных клеток на поверхности кишечника продолжается на протяжении приблизительно 100 мкм. При этом вакуолизированные клетки охватывают кишечную трубку с боков, достигая брюшного кровеносного сосуда, примыкающего к кишечнику с вентральной стороны (рис. 1, 3). На поверхности скопления вакуолизированных клеток заметна оболочка из сильно уплощённых клеток (рис. 1, 3, *sh*).

Вакуолизированные клетки на поверхности кишечника представляют собой модифицированные

клетки целомического эпителия, одевающего кишечную трубку, т.е. спланхноплевры. Латеральные скопления вакуолизированных клеток также представляют собой модификацию целомического эпителия стенки тела, т.е. соматоплевру. Таким образом, на начальных этапах трофосома развивается из двух источников: целомической выстилки на поверхности кишечника и целомической выстилки стенки тела. По данным авторов [8, 9], исследовавших заражения ювенильных особей вестиментифер бактериями, последние проникают в организм червя через боковые стенки тела в передней части туловищного отдела. Картина, наблюдаемая на срезах через самую переднюю часть туловищного отдела ювенильных особей *R. piscesae*, соответствует именно такой схеме (рис. 1, 2). Развитие двух кластеров вакуолизированных клеток на боковых стенках тела позволяет предполагать, что проникшие бактерии сначала захватываются целомическими клетками соматоплевры на боковых сторонах тела, а затем — целомическими клетками спланхноплевры на поверхности кишечника.

Трофосома взрослых вестиментифер не представляет собой единого органа. Она состоит из множества отдельных долей или тяжей, которые связаны друг с другом только кровеносными сосудами [10–12]. Клетки, содержащие бактерии (бактериоциты), возникают в результате деления и дифференцировки клеток, примыкающих к центральному кровеносному сосуду, т.е. от клеток целотелия [5, 11]. Исходя из того, как закладывается трофосома у ювенильных особей *R. piscesae*, можно предполагать, что в формировании трофосомы могут принимать участие не только целомические клетки на поверхности кишечника, но также и клетки целомической выстилки стенки тела.

Благодарности. Авторы выражают глубокую благодарность С.В. Галкину, предоставившему сборы вестиментифер.

Источник финансирования. Исследование поддержано грантом РФФ 18–14–00141.

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 батиметрическое 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. Cavanaugh C.M. Symbiotic Chemoautotrophic Bacteria in Marine Invertebrates from Sulfide-Rich Habitats // Nature. 1983. V. 302. № 3. P. 58–61.
5. 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.
6. Southward E.S. Development of the Gut and Segmentation of Newly Settled Stages of *Ridgeia* (Vestimentifera): Implications for Relationship between Vestimentifera and Pogonophora // J. Mar. Biol. Assoc. UK. 1988. V. 68. P. 465–487.
7. Jones M.L., Gardiner S.L. Evidence for a Transient Digestive Tract in Vestimentifera // Proc. Biol. Soc. Wash. 1988. V. 101. P. 423–433.
8. Nussbaumer A.D., Fisher C.R., Bright M. Horizontal Endosymbiont Transmission in Hydrothermal Vent Tubeworms // Nature. 2006. V. 441. P. 345–348.
9. Bright M., Eichinger I., Salvini-Plawen L. The Metatrochophore of a Deep-Sea Hydrothermal Vent Vestimentiferan (Polychaeta: Siboglinidae) // Org. Divers. Evolut. 2013. V. 13. P. 163–188.
10. Land J. van der, Norrevang A. Structure and Relationship of *Lamellibrachia* (Annelida, Vestimentifera) // K. Danske Vidensk. Selsk. Skr. 1977. B. 21. № 3. S. 1–102.
11. Bright M., Sogno A. Ultrastructural Reinvestigation of the Trophosome in Adults of *Riftia pachyptila* (Annelida, Siboglinidae) // Invertebrate Biol. 2003. V. 122. P. 347–368.
12. Карасева Н.П., Малахов В.В., Галкин С.В. Морфология и анатомия вестиментиферы *Oasisia alvinae* Jones, 1985 (Annelida: Siboglinidae). III. Целом, трофосома, кровеносная, выделительная и половая системы // Биология моря. 2012. Т. 38. № 2. С. 112–129.

**TROPHOSOME IN VESTIMENTIFERA *Ridgeia piscesae* Jones, 1985
(Annelida, Siboglinidae) DEVELOPS FROM CELLS OF THE COELOMIC LINING**

Corresponding Member of the RAS V. V. Malakhov, M. M. Gantsevich

Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russian Federation

Received October 25, 2018

The structure of early juvenile specimens of vestimentifera *Ridgeia piscesae* (Annelida, Siboglinidae) was studied. As adults, vestimentifers are deprived of the intestine and have a trophosome, in which cells chemoautotrophic bacteria are living. In early juvenile individuals of 280–300 microns in size, it was found that trophosome develops from cells of the coelomic lining on the surface of the intestine and on the side walls of the body. This structure of the rudiment of the trophosome suggests that the bacteria are first captured by the cell wall of the body and then transferred to the cell on the surface of the intestine.

Keywords: vestimentiferans, trophosome, development, bacteria.