

Министерство образования и науки РФ  
Федеральное государственное автономное образовательное учреждение  
высшего профессионального образования  
**«КАЗАНСКИЙ (ПРИВОЛЖСКИЙ) ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»**

**ИНСТИТУТ ФУНДАМЕНТАЛЬНОЙ МЕДИЦИНЫ И БИОЛОГИИ**

**КАФЕДРА ЗООЛОГИИ БЕСПЗВОНОЧНЫХ И ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ  
ГИСТОЛОГИИ**

Специальность 020203 – зоология  
Специализация: зоология беспозвоночных

**ВЫПУСКНАЯ КВАЛИФИКАЦИОННАЯ РАБОТА**

Магистерская диссертация

**«УЛЬТРАСТРУКТУРА ПОЛОВЫХ КЛЕТОК И ГАМЕТОГЕНЕЗ  
ТУРБЕЛЛЯРИЙ В ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОМ АСПЕКТЕ»**

Работа завершена:

"26" мая 2014 г.

Р. Ери.

(Е. Е. Шафигуллина)

Работа допущена к защите:

Научный руководитель:

к.б.н., ассистент

"26" мая 2014 г.

И. Заб.

(Я. И. Заботин)

Заведующий кафедрой

к.б.н., доцент

"26" мая 2014 г.

Р. Сабиров

(Р. М. Сабиров)

**Казань – 2014**

## **СОДЕРЖАНИЕ**

<b>ВВЕДЕНИЕ</b>	3
<b>1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ</b>	5
1.1. Различные взгляды на систематику плоских червей на основе признаков половой системы	5
1.2. Многообразие строения половой системы плоских червей	7
1.3. Ультраструктурные особенности яйцеклеток	11
1.4. Ультраструктурные особенности сперматозоидов	15
1.5. Общая характеристика изучаемых отрядов	24
<b>ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ</b>	
<b>2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ</b>	42
2.1. Сбор материала	42
2.2. Характеристика представителей видов Archoophora	44
2.3. Характеристика представителей видов Neoophora	47
<b>3. УЛЬТРАСТРУКТУРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ЯЙЦЕКЛЕТОК И ООГЕНЕЗ ТУРБЕЛЛЯРИЙ</b>	53
3.1. Результаты	53
3.2. Обсуждение	67
<b>4. УЛЬТРАСТРУКТУРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ СПЕРМАТОГЕНЕЗА И СПЕРМАТОЗОИДОВ ТУРБЕЛЛЯРИЙ</b>	73
4.1. Результаты	73
4.2. Обсуждение	100
<b>ЗАКЛЮЧЕНИЕ</b>	120
<b>ВЫВОДЫ</b>	122
<b>СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ</b>	123

## РЕФЕРАТ

Проведено электронно-микроскопическое исследование половых клеток семи видов архоофорных и неоофорных турбеллярий, принадлежащих к пяти отрядам (*Acoela*, *Proseriata*, *Tricladida*, *Neorhabdocoela*, *Kalyptorhynchia*). На основе полученных ультраструктурных данных проведены филогенетические реконструкции и определены основные направления эволюции полового аппарата *Plathelminthes*. Показано, что примитивные таксоны плоских червей (*Acoela*) характеризуются широким морфологическим разнообразием половых клеток, а гаметы более высокоорганизованных отрядов (*Tricladida*, *Kalyptorhynchia*) обладают довольно консервативным планом строения. Среди исследованных видов турбеллярий обнаружен редкий пример полной редукции жгутиков (*Provortex karlingi* из отряда *Neorhabdocoela*). Установлено, что эволюционные изменения спермиев затрагивают локомоторный аппарат, организацию ядерного материала и олигомеризацию митохондрий и дополнительных включений. Были выявлены яркие примеры рекапитуляции на клеточном уровне. Показано, что состав и расположение включений наряду с другими ультраструктурными признаками яйцеклеток турбеллярий и особенностями оогенеза специфичны в пределах каждого отряда и, несомненно, могут служить филогенетическими индикаторами.

*Ключевые слова:* турбеллярии, *Archoophora*, *Neoophora*, половая система, сперматозоиды, яйцеклетки, систематика, филогенетика.

Магистерская диссертация изложена на 141 странице машинописного текста, содержит 53 рисунка. Библиография включает 173 источника, из них 139 на иностранных языках.

## ВВЕДЕНИЕ

Свободноживущие плоские черви (турбеллярии) представляют большой сравнительно-анатомический интерес для зоологов в силу своего богатого морфофизиологического и экологического разнообразия. В пределах именно этой группы происходит эволюционное становление основных тканей и систем органов, характерных для большинства высших животных (Беклемишев, 1952; Ливанов, 1955; Иванов, Мамкаев, 1973).

Из многочисленных морфологических признаков, применяемых в филогенетике животного царства, в последние годы на первый план все чаще выдвигаются ультраструктурные особенности половой системы, особенно половых клеток и гаметогенеза (Реунов, Малахов, 1993; Дроздов, Иванков, 2000; Реунов, 2005).

Исследование половой системы плоских червей особенно актуально, принимая во внимание сложность и многообразие ее строения на фоне относительной простоты организации остальных систем органов. Именно на особенностях морфологии копулятивных органов и ультраструктуры половых клеток во многом базируется филогенетика типа *Plathelminthes* (Hendelberg, 1974, 1977, 1986; Ehlers, 1985, Мамкаев, 1991; Райкова, 1991). Однако еще далеко не у всех отрядов турбеллярий достаточно подробно исследованы эти филогенетически значимые признаки.

В связи с вышеизложенным, цель нашей работы была сформулирована следующим образом: провести сравнительный анализ ультраструктурных особенностей сперматозоидов, яйцеклеток и гаметогенеза у представителей архофорных и неофорных турбеллярий.

В качестве объекта исследования нами были выбраны группы турбеллярий, обозначающие ключевые вехи в эволюционном развитии плоских червей. В их числе бескишечные турбеллярии (*Acoela*), интересные как базальная группа со спорным филогенетическим положением; сериаты (*Seriata*) как одни из наиболее высокоорганизованных ресничных червей; калипторинхии (*Kalyptorhynchia*), представляющие собой

специализированную и обособленную группу турбеллярий; прямокишечные турбеллярии (*Neorhabdocoela*), традиционно сближаемые с паразитическими плоскими червями.

В соответствии с целью были поставлены следующие задачи:

- Проанализировать литературу по сравнительной морфологии репродуктивной системы плоских червей.
- Исследовать ультраструктуру мужских и женских половых клеток семи видов турбеллярий из пяти отрядов (*Acoela*, *Proseriata*, *Tricladida*, *Neorhabdocoela*, *Kalyptorhynchia*).
- Описать особенности процессов спермиогенеза и оогенеза архоофорных и неоофорных турбеллярий и определить их филогенетическую роль.
- Выявить эволюционные изменения половых клеток турбеллярий на основе литературных и оригинальных данных.

## ВЫВОДЫ

1. Примитивные таксоны плоских червей (Acoela) характеризуются широким морфологическим разнообразием половых клеток, в то время как гаметы более высокоорганизованных отрядов (Tricladida, Kalyptorhynchia) обладают довольно консервативным планом строения.
2. Эволюционные изменения спермиев затрагивают в первую очередь локомоторный аппарат (инкорпорирование жгутиков, изменение формулы аксонем и конфигурации свободных микротрубочек), затем организацию ядерного материала. И, наконец, в специализированных отрядах происходит олигомеризация митохондрий и дополнительных включений.
3. В процессе спермиогенеза высших турбеллярий проявляются особенности, характерные для предковых форм, представляющие собой яркие примеры рекапитуляции на клеточном уровне.
4. Ультраструктурные особенности спермиев *Macrorhynchus crocea* (инкорпорированные жгутики, взаимное расположение ядра и митохондрии, собранные в цепочку гранулы) подтверждают обоснованное положение калипторинх среди Trepaxonemata и их близкое родство с паразитическими плоскими червями (Neodermata).
5. В некоторых таксонах турбеллярий крайняя специализация локомоторного аппарата спермиев проявляется в полной утрате жгутиков. В случае прямокишечной турбеллярии *Provortex karlingi* их функции частично принимает на себя перинуклеарное скопление гранул.
6. Состав и расположение включений наряду с другими ультраструктурными признаками яйцеклеток турбеллярий и особенностями оогенеза специфичны в пределах каждого отряда и, несомненно, могут служить филогенетическими индикаторами.