

ЭВОЛЮЦИОННАЯ И ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ

УДК 595.123:591.476

СТРОЕНИЕ ПАРЕНХИМЫ ТУРБЕЛЛЯРИЙ: УЛЬТРАСТРУКТУРНЫЙ И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЙ АСПЕКТ

Г.Р. Газизова, Я.И. Заботин, Л.В. Малютина, А.И. Голубев

Аннотация

С помощью электронного микроскопа проведен сравнительно-морфологический анализ паренхимы шести видов свободноживущих плоских червей: *Convoluta convoluta* (Acoela), *Dendrocoelum lacteum* (Tricladida), *Geocentrophora interstitialis* (Lecithoepitheliata), *Monocelis lineata* (Proseriata), *Provortex karlingi* (Rhabdocoela) и *Macrorhynchus crocea* (Kalyptrorhynchia), из которых последние четыре вида изучены впервые. Предложена классификация типов клеток паренхимы по морфофункциональному принципу. Сходная специализация морфотипов клеток паренхимы у представителей филогенетически далеких отрядов рассматривается как критерий параллельной и прогрессивной эволюции данного типа ткани.

Ключевые слова: Acoela, Lecithoepitheliata, Proseriata, Tricladida, Rhabdocoela, Kalyptrorhynchia, паренхима, ультраструктура, филогения.

Введение

Паренхима, как основная морфологическая составляющая организации плоских червей, изучается зоологами вот уже нескольких поколений, но, несмотря на это, до сих пор остаются спорные трактовки ее природы и эволюции. Одни авторы рассматривают паренхиму как совокупность разнородных клеток, заполняющих пространство между кожно-мускульным мешком и внутренними органами червей [1, 2], другие воспринимают ее как специализированную соединительную ткань [3, 4].

Неоднозначны взгляды и на происхождение паренхимы. Большинство исследователей считают возникновение паренхимы начальным этапом эволюции многоклеточных животных [5–7]. В частности, В.Н. Беклемишев [5] у Metazoa выделяет два типа паренхимы: первичную и смешанную. Первичная паренхима характерна для личинок губок и гидроидных полипов, к смешанной паренхиме приближается структура паренхимы бескишечных турбеллярий. Смешанной паренхимой В.Н. Беклемишев обозначает «соединение разнородных клеток, равномерно перемешанных между собой, не собранных в однородные клеточные комплексы и лишенных структурных правильностей в своем расположении» [5, с. 5]. В.В. Малахов [8], напротив, считая плоских червей потомками

целомических животных, рассматривает паренхиму турбеллярий достаточно специализированной, а не примитивной соединительной тканью.

Паренхима – крайне изменчивый вид ткани, и в пределах типа Plathelminthes встречаются различные варианты ее строения: от синцитиальной у Acoela до дифференцированной с различными типами клеток у высших турбеллярий и паразитических червей.

При определении паренхимы как разновидности соединительной ткани, помимо морфологических особенностей, следует также учитывать и функциональные аспекты. В частности, многие авторы предлагают считать клетками паренхимы только те, которые непосредственно участвуют в синтезе межклеточного вещества [9–12].

В настоящей статье под паренхимой подразумевается комплекс клеток и межклеточного вещества, который располагается в пространстве между кожно-мышечным мешком и кишечником, за исключением половых клеток, нейроцитов, цитонов, циртоцитов и миоцитов.

Материалы и методы

Представители *Convoluta convoluta*, *Monocelis lineata*, *Provortex karlingi* и *Macrorhynchus crocea* были собраны на литорали островов Керетского архипелага (губа Чупа) Белого моря в июне 2008 г., *Geocentrophora interstitialis* – в интерстициали заплесковой зоны озера Байкал близ поселка Большие Коты (падь Жилище) в августе 2008 г., *Dendrocoelum lacteum* – на озере Голубое (Высокогорский район, Республика Татарстан) в сентябре 2012 г. Черви фиксировались в 1%-ном глютаровом альдегиде на 0.1 М фосфатном буфере, затем проходили постфиксацию в 1%-ном растворе OsO₄ на том же фосфатном буфере. Материал подвергался обезвоживанию в спиртовом ряду восходящей концентрации и ацетоне, а затем в пропитке заливочной средой. Ультратонкие срезы были получены с помощью ультратома Reichert-Jung 6524-01 (Австрия). Срезы помещались на металлические сеточки, после чего окрашивались уранилацетатом (50 мин при 60 °С) и цитратом свинца по методике Рейнольдса [13]. Ультратонкие срезы просматривались и фотографировались в лаборатории электронной микроскопии кафедры зоологии беспозвоночных и функциональной гистологии Казанского (Приволжского) федерального университета с помощью трансмиссионного электронного микроскопа Jeol JEM-100 CX II.

Результаты исследования

Convoluta convoluta (Acoela; Convolutidae).

Паренхима *C. convoluta* состоит из двух четко выраженных морфофункциональных зон – центральной и периферической. В периферическом слое обнаружено 5 типов клеток, сходных по форме и наличию электронно-прозрачной кариоплазмы. Различия между ними проявляются в их топографическом расположении, в плотности цитоплазмы и в составе органелл.

Непосредственно под эпидермисом лежат клетки I типа (рис. 1, а). Это крупные многоотростчатые клетки с электронно-прозрачной цитоплазмой, заполненной немногочисленными продолговатыми митохондриями (до 0.35 мкм

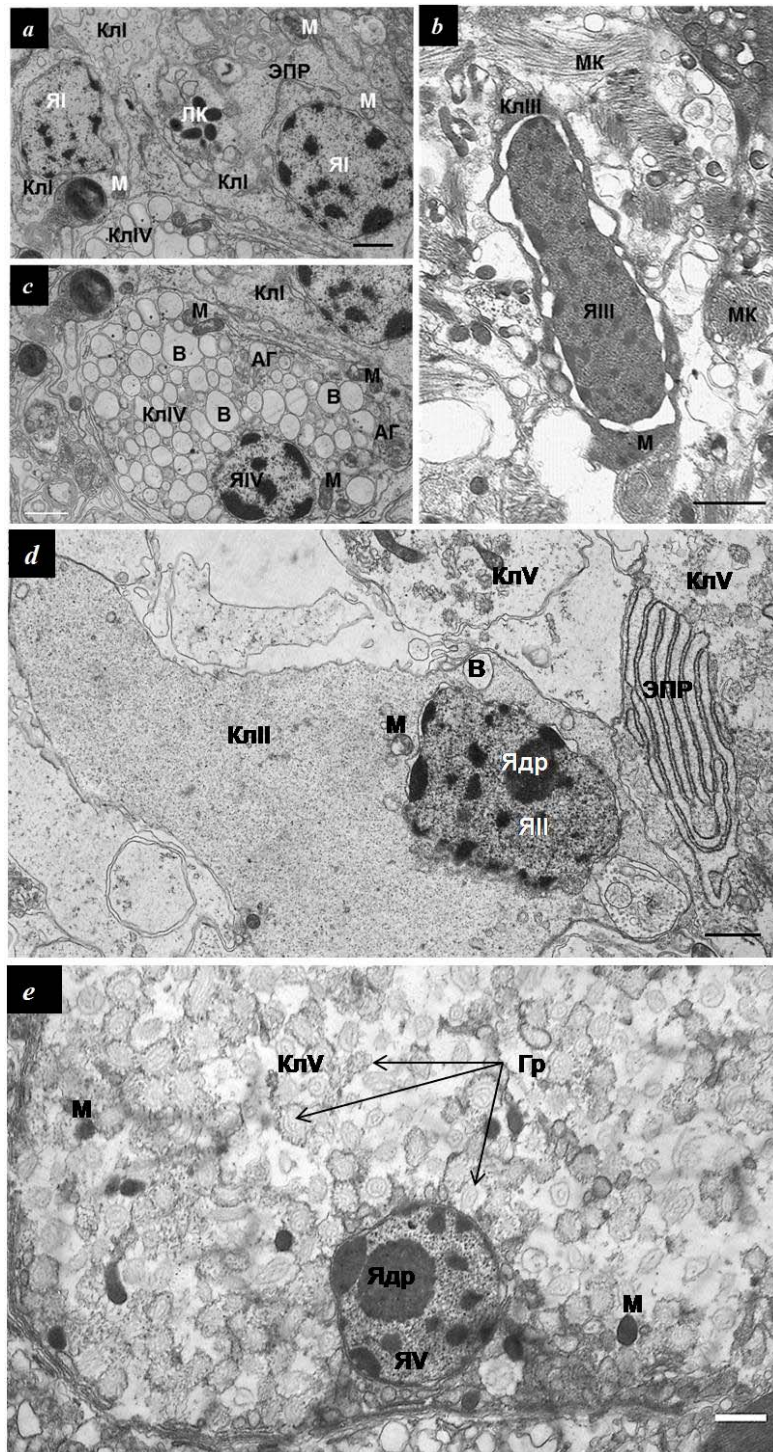


Рис. 1. Периферическая паренхима *C. convoluta*: *a* – клетки I типа, *b* – клетки III типа, *c* – клетки с вакуолизированной цитоплазмой, *d* – клетки II типа, *e* – секреторные клетки (в поперечнике), каналами гранулярного эндоплазматического ретикулума (ЭПР), свободными рибосомами, а также липидными каплями.

На границе с центральной паренхимой располагаются клетки II типа (рис. 1, *d*). Они имеют вытянутую форму и отличаются от клеток I типа бедным набором органелл и большей электронной плотностью кариоплазмы и цитоплазмы.

Клетки III типа часто располагаются в тесном контакте с мышечными клетками и иногда встречаются в центральной паренхиме. Эти клетки отличаются высоким ядерно-цитоплазматическим отношением: практически весь объем клетки занимает крупное ядро. Характерной особенностью данных клеток являются крупные расширения перинуклеарного пространства шириной до 0.4 мкм, разделенные ядерными порами (рис. 1, *b*).

Клетки IV типа имеют овальную форму (длиной до 7.7 мкм и шириной 5.6 мкм) и содержат в цитоплазме большое количество округлых электронно-прозрачных вакуолей со средним диаметром 0.7 мкм (рис. 1, *c*). Кроме них здесь встречаются крупные митохондрии (0.35 мкм в диаметре) и свободные рибосомы. На периферии располагаются короткие каналы гранулярной эндоплазматической сети и диктиосомы комплекса Гольджи.

На границе периферической и центральной паренхимы присутствуют крупные клетки V типа, которые можно обозначить как секреторные (рис. 1, *e*). Они имеют округлое ядро диаметром 3.25 мкм, а их цитоплазма заполнена многочисленными электронно-прозрачными гранулами причудливой формы и сложной внутренней структуры. Кроме них в цитоплазме встречаются отдельные митохондрии до 0.5 мкм в диаметре и каналы гранулярного ЭПР.

Межклеточное вещество в периферической паренхиме *C. convoluta* практически отсутствует. Все клетки тесно примыкают друг к другу, но специализированных контактов между ними нами не обнаружено. Необычный вид периферической паренхиме придают многочисленные одноклеточные симбиотические водоросли – зооксантеллы.

Центральная, или пищеварительная, паренхима у *C. convoluta* представлена в двух состояниях: клеточном и синцитиальном. Отдельные клетки имеют различную форму и достигают 6 мкм в поперечнике (рис. 2, *a*). Центральное положение в них занимает овальное ядро (2.5×3 мкм), а электронно-прозрачная цитоплазма богата органоидами и включениями. Среди них: многочисленные митохондрии (до 0.4–0.5 мкм в диаметре), длинные каналы ЭПР, плотно упакованные цистерны комплекса Гольджи и мелкие пищеварительные вакуоли.

Переход клеток паренхимы в синцитиальное состояние является сложным, многоступенчатым процессом, который условно можно разделить на несколько этапов. На первом этапе формирования синцития происходит слияние отдельных клеток, в результате чего образуются крупные многоядерные структуры (рис. 2, *b*). Процесс происходит с частичной утратой цитоплазмы, вероятно, за счет автофагии. Органеллы возникающих образований компактно группируются вблизи увеличивающихся до 3.5×5 мкм ядер, каналы гранулярного ЭПР укорачиваются, растет объем пищеварительных вакуолей.

На втором этапе поверхностные мембраны клеток разрушаются, рассыпаясь на многочисленные мультиламеллярные структуры. Клеточные органеллы «перемешиваются», и в результате этого синцитий представляет собой рыхлое скопление клеточных дериватов. В синцитиальной массе еще встречаются ядра клеток

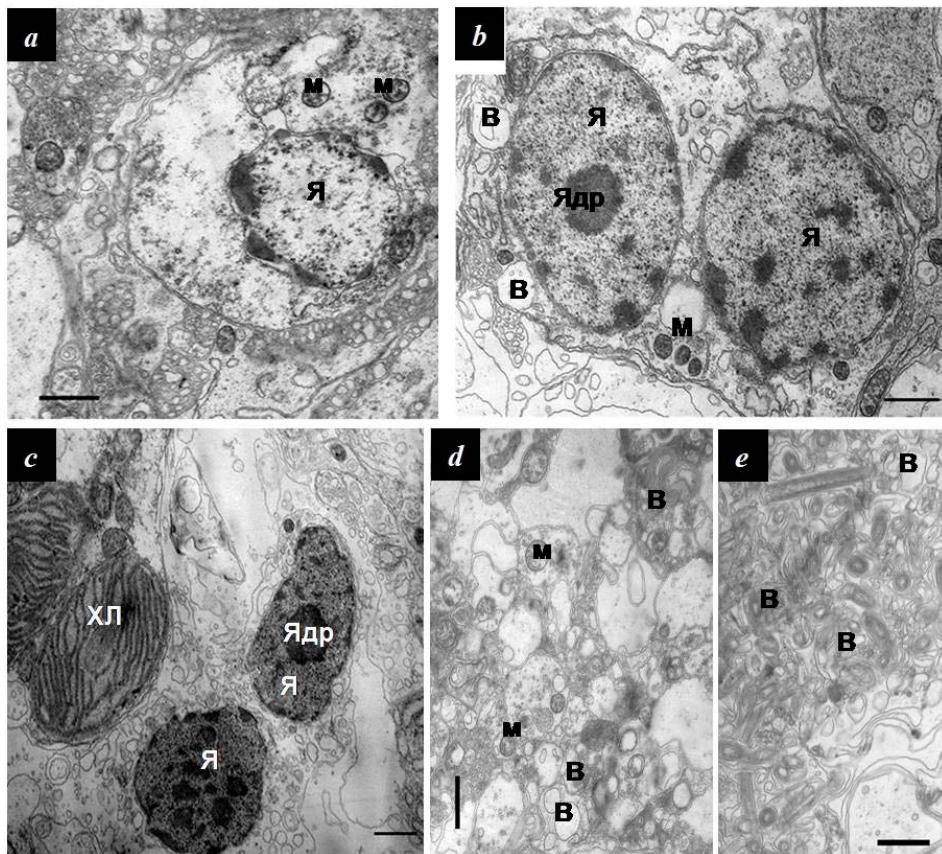


Рис. 2. Центральная паренхима *C. convoluta*: *a* – клетка пищеварительной паренхимы, *b* – двуядерная клетка (первый этап формирования синцития), *c* – второй этап формирования синцития, *d, e* – синцитий

и мелкие разбросанные митохондрии, не образующие скоплений. В центральном синцитии происходит переваривание и клеток зооксантелл, от которых остаются только отдельные хлоропласты и обрывки их гран. Резко увеличивается количество мелких пищеварительных вакуолей, заполненных неперевавшими пищевыми частицами (рис. 2, *c*).

На третьем, завершающем этапе процесса полностью видоизмененный синцитий предстает в виде гомогенной кашеобразной массы (рис. 2, *d, e*). Весь ее объем занимают огромные пищеварительные вакуоли и отдельные фрагменты мультиламеллярных телец.

Geocentrophora interstitialis (Lecithoepitheliata; Prorhynchidae).

В пространстве между эпидермисом и кишечником у *G. interstitialis* выделено 6 типов клеток паренхимы.

Клетки I типа имеют разнообразную форму (рис. 3, *b*). Значительный объем в них занимают лопатные ядра (6×11 мкм). По электронно-плотной цитоплазме разбросаны отдельные митохондрии диаметром 0.2 мкм, каналы гладкого ЭПР и мелкие овальные включения трех типов, различающиеся по электронной плотности и наличию или отсутствию внешнего «ободка» и вкраплений.

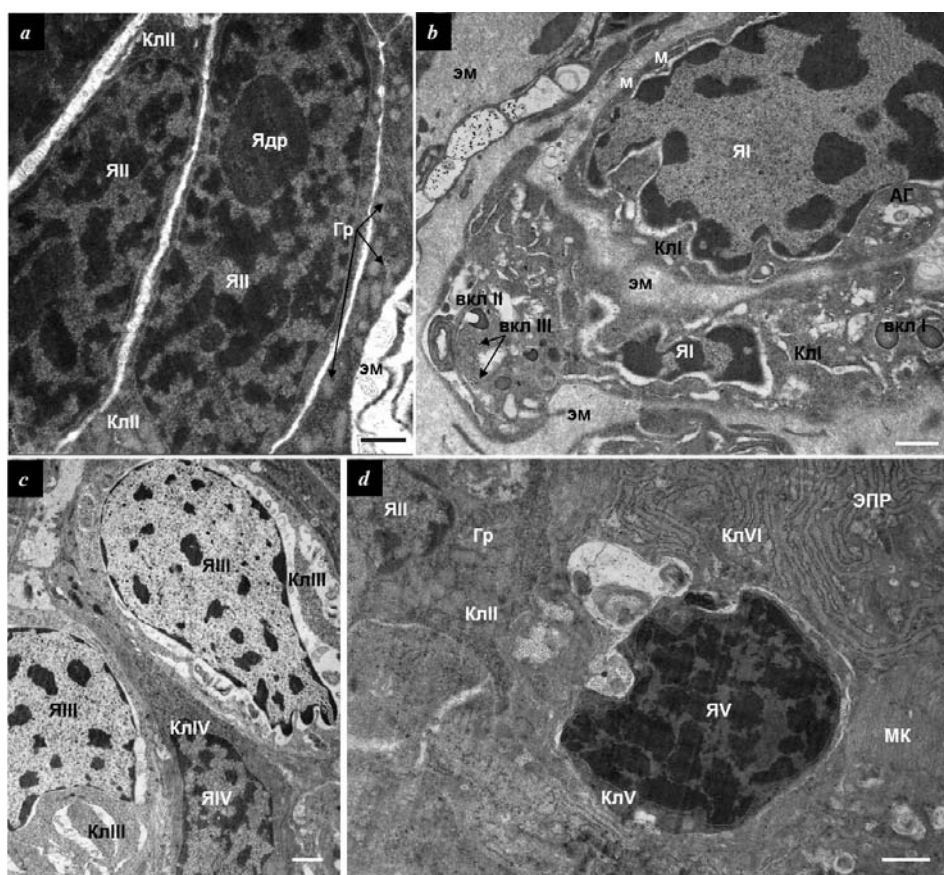


Рис. 3. Паренхима *G. interstitialis*: *a* – скопление клеток II типа, *b* – клетки I типа, *c* – клетки III и IV типов, *d* – клетки паренхимы V и VI типов

Клетки II типа наиболее многочисленны. На срезах их форма близка к прямоугольной при наличии разного количества отростков. Крупное ядро (3.8 мкм в поперечнике) с электронно-плотной кариоплазмой занимает центральное положение. В отличие от клеток предыдущего типа, цитоплазма бедна органоидами и заполнена многочисленными овальными гранулами средней электронной плотности (рис. 3, *a*). Часто такие клетки собраны в группы по четыре-пять в каждой.

Клетки III типа отличаются высоким ядерно-цитоплазматическим отношением (рис. 3, *c*). Ядро округлой или овальной формы, достигает в диаметре 7.5 мкм и содержит электронно-прозрачную кариоплазму. Цитоплазма относительно бедна органоидами и имеет зернистую структуру.

Клетки IV типа обладают электронно-плотной цитоплазмой и большим количеством каналов гранулярного ЭПР (рис. 3, *c*). Ядро вытянутое (3.5 мкм в поперечнике), кариоплазма электронно-плотная, кариолема образует многочисленные выросты. Цитоплазма клеток содержит редкие электронно-плотные включения до 0.4 мкм в диаметре.

Клетки V типа на срезах достигают в поперечнике 6 мкм и содержат ядра неправильной формы размером 4–4.5 мкм. Кариоплазма электронно-плотная, гетерохроматин рассыпан крупными хлопьями по всему ее объему. Цитоплазма,

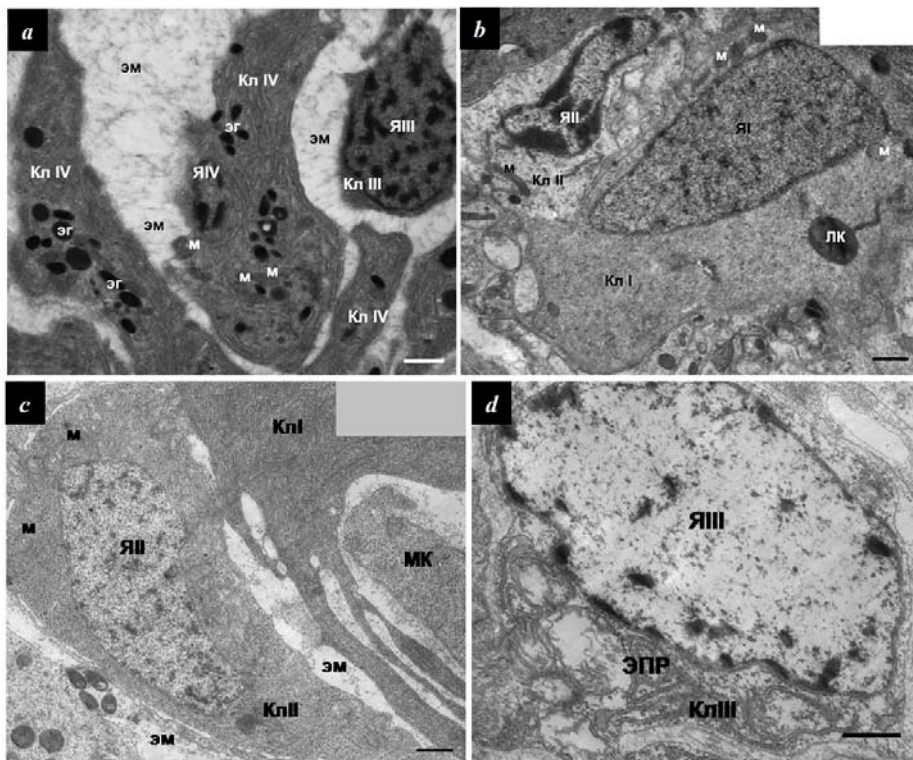


Рис. 4. Паренхима *M. lineata* и *D. lacteum*: *a, b* – различные типы клеток паренхимы *M. lineata*, *c, d* – клетки паренхимы *D. lacteum*

сравнимая по электронной плотности с кариоплазмой, образует узкий ободок вокруг ядра, сравнительно бедный органеллами (рис. 3, *d*).

Клетки VI типа выделяются среди прочих меньшей плотностью цитоплазмы и необычной конфигурацией каналов ЭПР, которые часто имеют вид плотных клубков (рис. 3, *d*).

Клетки паренхимы *G. interstitialis* нередко разделены широкими прослойками межклеточного вещества, в которых часто присутствуют вакуоли и клеточные дериваты различной природы.

Monocelis lineata (Proseriata; Monocelididae).

В паренхиме *M. lineata* выделены четыре типа клеток. Непосредственно под кожно-мышечным мешком располагаются клетки I и II типов.

Клетки I типа привлекают внимание полигональной формой ядра (размерами 3×6.6 мкм). Гетерохроматин равномерно разбросан по всему объему кариоплазмы в виде небольших хлопьев. В электронно-плотной цитоплазме присутствуют мелкие округлые митохондрии (диаметром до 0.58 мкм) и более крупные липидные капли до 1.25 мкм в диаметре (рис. 4, *b*).

Клетки II типа отличаются электронно-прозрачной цитоплазмой и наличием длинных отростков (рис. 4, *b*). Ядра имеют вытянутую или неправильную форму, достигают размеров 1.3×4.0 мкм и содержат электронно-прозрачную кариоплазму. В перикарионе собраны короткие каналы гладкого ЭПР и вытянутые митохондрии размерами 0.25×1.3 мкм.

Клетки III типа отличаются очень крупными ядрами (рис. 4, *a*). Отношение объема ядра к объему цитоплазмы – 5/6, ядро занимает почти весь объем клетки. Кариоплазма электронно-плотная. Цитоплазма заполнена мелкозернистым электронно-плотным материалом и очень бедна органеллами – лишь единичные мелкие митохондрии (диаметром 0.3 мкм) обращают на себя внимание.

Клетки, отнесенные к IV типу, несут многочисленные короткие отростки. Их ядра имеют овальную форму и достигают размеров 1.8×0.7 мкм. Характерной особенностью клеток IV типа является наличие в их цитоплазме широких каналов гранулярного ЭПР, а также электронно-плотных гранул в виде зерен, обычно собранных в группы (рис. 4, *a*).

Между клетками III и IV типов располагаются широкие (до 5 мкм) прослойки межклеточного вещества, заполненные волокнистым материалом.

Dendrocoelum lacteum (Tricladida; Dendrocoelidae).

Паренхима этого вида образована лишь тремя типами клеток. Основной ее объем занимают клетки I типа – крупные структуры разнообразной формы с электронно-плотной цитоплазмой (рис. 4, *c*). Ядро имеет амебоидную форму и содержит крупное ядрышко до 3 мкм в поперечнике. Кариоплазма электронно-прозрачная. Цитоплазма густо заполнена каналами гранулярного ЭПР, что является наиболее яркой особенностью этого типа клеток.

Клетки II типа отличаются от предыдущих более электронно-прозрачной цитоплазмой и заметно меньшим количеством каналов ЭПР. Характерной особенностью клеток II типа является присутствие в их цитоплазме локальных скоплений органелл, и прежде всего митохондрий (рис. 4, *c*).

Клетки III типа характеризуются наличием тонких сильно вакуолизированных отростков, нередко собранных в плотные скопления. Цитоплазма электронно-прозрачная. Органеллы плотно сконцентрированы в перикарионе клетки, наиболее заметны из них митохондрии и каналы гранулярного ЭПР (рис. 4, *d*).

Все перечисленные типы клеток разделены узкими или широкими прослойками межклеточного матрикса.

Provortex karlingi (Rhabdocoela; Dalyellioida; Provorticidae).

Как и у предыдущего вида, в паренхиме *P. karlingi* выделено три типа клеток. Самыми многочисленными являются клетки I типа. Это многоотростчатые клетки с электронно-прозрачной гиалоплазмой и характерным набором включений, среди которых обращают на себя внимание прозрачные вакуоли различного размера (от 0.4 до 4.5 мкм) и электронно-плотные липидные капли (до 2 мкм в диаметре) (рис. 5, *a*).

Клетки II типа, собранные в небольшие группы, встречаются значительно реже. Это клетки полигональной формы, размеры которых варьируют от 7 до 14 мкм в поперечнике. Ядра имеют преимущественно овальную форму (2.7×4 мкм) и содержат электронно-прозрачную кариоплазму. Характерной особенностью клеток является присутствие в цитоплазме тесно расположенных каналов гранулярного ЭПР, часто свернутых в концентрические структуры (рис. 5, *b*). Помимо них в цитоплазме разбросаны округлые митохондрии (диаметром 0.4 мкм), липидные капли (диаметром до 1.3 мкм) и единичные диктиосомы комплекса Гольджи.

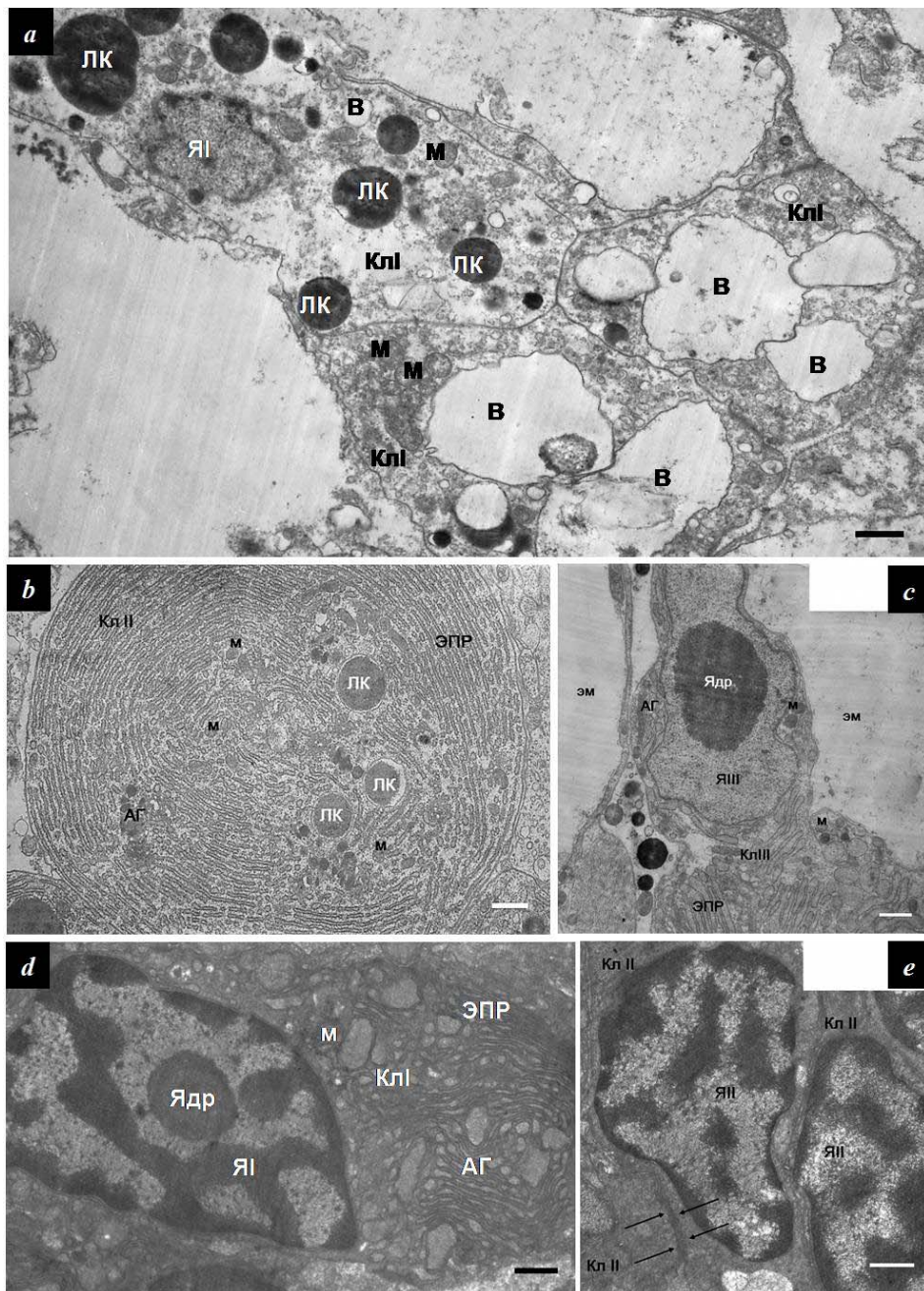


Рис. 5. Паренхима прямокишечных турбеллярий *P. karlingi* и *Mac. crocea*: *a, b, c* – различные типы клеток паренхимы *P. karlingi*, *d, e* – типы клеток паренхимы *Mac. crocea*. Стрелками указан контакт типа *tight*

Клетки III типа отличаются от остальных по строению каналов гранулярного ЭПР и ультраструктуре ядра. Каналы ЭПР обращают на себя внимание необычной шириной межмембранного пространства (до 0.7 мкм) и плотным расположением по отношению друг к другу (рис. 5, *c*). Ядра крупные (размерами 8.75×4.1 мкм). Хроматин в виде очень мелких плотных частиц рассеян

по кариоплазме средней электронной плотности. В центре ядра располагается овальное электронно-плотное ядрышко размерами 2.8×4 мкм. Цитоплазма содержит многочисленные митохондрии и диктиосомы комплекса Гольджи. Клетки I и III типов разделены широкими прослойками межклеточного вещества.

Macrorhynchus crocea (Rhabdocoela; Kalyptorhynchia; Polycystidae).

Паренхима *M. crocea* развита слабо и представлена всего лишь двумя типами клеток.

Непосредственно под кожно-мышечным мешком располагаются клетки I типа (рис. 5, *d*). Ядро неправильной формы (8.7×5.35 мкм), с четко очерченным перинуклеарным пространством. Центральная часть ядра занята электронно-плотным ядрышком диаметром около 2.25 мкм. Около половины объема ядра занимает гетерохроматин. Он представлен, с одной стороны, крупными пристеночными скоплениями, прерывающимися редкими ядерными порами, с другой – мощными электронно-плотными тяжами. Последние пересекают ядро, соединяя пристеночные скопления, порой расположенные на противоположных сторонах ядерной оболочки. На фоне мощных скоплений гетерохроматина электронно-прозрачная кариоплазма выглядит светлыми островками причудливой формы. Обращает на себя внимание мощное развитие мембранных структур в цитоплазме, из которых наиболее заметны гранулярный ЭПР и диктиосомы комплекса Гольджи, часто располагающиеся в тесном контакте друг с другом.

В центральной части *M. crocea* располагаются группы клеток II типа с высоким ядерно-цитоплазматическим отношением (рис. 5 *e*). Они тесно примыкают друг к другу, образуя между собой плотные контакты типа *tight* (рис. 5, *e*, указаны стрелками). Все клетки в поперечном сечении имеют полигональную или вытянутую форму и средние размеры 9.6×7.4 мкм. Гетерохроматин имеет нитчатую структуру, кариоплазма электронно-прозрачная. Из-за малого объема цитоплазма кажется почти лишенной органоидов и включений.

Межклеточное вещество представлено в виде тонких электронно-прозрачных полосок.

Обсуждение

В паренхиме плоских червей выявлено пестрое многообразие клеточных типов и вариантов строения. Пожалуй, в наиболее необычной форме она представлена у бескишечных турбеллярий в связи с отсутствием у них традиционной пищеварительной системы. Специализация паренхимы Acoela проявляется в четкой дифференцировке на две морфофункциональные зоны – центральную (пищеварительную) и периферическую (опорную). Ранее ультраструктура паренхимы *Convoluta convoluta* была изучена рядом авторов [14, 15]. Однако поэтапный процесс перехода ее клеток в синцитиальное состояние на ультратонком уровне в литературе описан не был, а без разработки этой темы невозможна филогенетическая реконструкция формирования необычной организации Acoela.

Важно отметить, что у одного из наиболее примитивных представителей бескишечных турбеллярий – *Paratomella rubra* – синцитиальные структуры не были обнаружены – ее паренхима имеет исключительно клеточное строение [16].

По нашему мнению, именно такой тип клеточной организации плоских червей следует считать базовым, а синцитиальный тип пищеварения является апоморфией (то есть «нововведением») Acoela. У близкого к ацелам отряда Nemertodermatida центральная паренхима также имеет синцитиальное строение, однако у вида *Meara stichopi* уже появляется настоящий эпителизированный кишечник [17]. Примеры отсутствия кишечника и возникновения вместо него синцитиальной пищеварительной паренхимы известны также у турбеллярий рода *Rhynchoscolex* из отряда Catenulida [18].

У всех остальных турбеллярий паренхима заполняет все пространство между эпителием кишечника и покровами. Следует подчеркнуть, что кишечник плоских червей образуется из энтодермы, как и центральная паренхима Acoela, что позволяет говорить о гомологии данных структур. В свою очередь, паренхима остальных плоских червей гомологична именно периферической паренхиме бескишечных турбеллярий. Тем не менее вопрос о гомологии или аналогии данного типа ткани до сих пор остается дискуссионным. В частности, по мнению У. Элерса [19], общий предок плоских червей был лишен паренхимы, и впоследствии она конвергентно возникла в разных отрядах. При этом следует отметить, что он считал исходным для типа Plathelminthes план строения не Acoela, а Catenulida, обладающих эпителизированным кишечником. Причины такого вывода У. Элерса не вполне ясны, поскольку оба этих таксона явно обладают паренхимой на различных стадиях ее дифференцировки.

Нет никакого сомнения в том, что паренхима в различных отрядах турбеллярий далеко не однородна по составу. По нашим данным, наибольшим разнообразием клеток обладает *C. convoluta* (5 типов клеток периферической и 1 тип центральной паренхимы – больше, чем предполагалось ранее [14]) и *Geocetrophora interstitialis* (6 типов клеток). Подобное многообразие отмечено и у других представителей ацел – *Otocelis rubropunctata* и *Archaphanostoma agile* [20] и лецитоэпителиат – *G. wagini* [21]. Из всего этого видно, что такое состояние паренхимы характерно в основном для архаических отрядов. По мере «продвижения» плоских червей по эволюционно-морфологической лестнице наблюдаются два параллельных процесса в развитии паренхимы: с одной стороны, уменьшение клеточного разнообразия, с другой – усиление морфофункциональной специализации клеток и их топографической приуроченности. У представителей отрядов «среднего уровня» паренхима образована меньшим количеством типов клеток. Например, у *Monocelis lineata* их четыре типа, а у *Dendrocoelum lacteum* и *Provortex karlingi* – по три.

Наконец, в эволюционном направлении, ведущем к неодерматам, происходит уменьшение числа типов клеток паренхимы (от 3 до 1) и сокращение ее объема. В частности, три типа клеток описаны у удонеллиды *Udonella murmanica* [3] и трематоды *Fasciola gigantica* [22]. У *Macrorhynchus crocea*, принадлежащего к отряду Kalyptorhynchia, близкого к неодерматам, нами обнаружено всего лишь два типа клеток паренхимы. У наиболее специализированных паразитов – цестод – паренхима подвергается еще более сильной редукции – до одного типа клеток у *Lacistorhynchus tenuis* [23] или даже до ее полного исчезновения у *Triaenophorus nodulosus*. В последнем случае функции паренхимы, как минимум частично, принимает на себя мускулатура [24]. Интересно отметить, что парен-

хима личиночных стадий трематод и цестод состоит лишь из одного типа клеток [9, 25], что свидетельствует о цитоморфологической специализации не-одермат на самых ранних этапах онтогенеза. Таким образом, можно сделать вывод, что в базальных таксонах плоских червей, условно обозначаемых как «турбеллярии», срабатывает принцип исходного морфологического разнообразия [26], а неодерматы, наоборот, тяготеют к универсализации строения данного типа ткани.

Существует несколько классификаций клеток паренхимы турбеллярий. Р. Ригер [1] выделяет три класса клеток в паренхиме плоских червей: погруженные тела железистых клеток эпидермиса, глотки или половых органов, ствольные клетки (необласты, или замещающие клетки) и «истинные» паренхимные клетки. Несколько иную классификацию предлагает Д. Конн [2], который выделяет три типа клеток: миоциты, необласты и разнообразные специализированные клетки. Последняя категория включает «истинные» паренхимные, пигментные и «хордоидные» клетки турбеллярий, а также известковые клетки цестод. Классификация клеток паренхимы, предложенная в работах К. Педерсена [11, 12, 14, 27], варьирует для разных отрядов турбеллярий, однако наиболее часто он выделяет только два типа клеток: необласты и «истинные» паренхимные клетки.

Наши исследования ультратонкого строения паренхимы турбеллярий из различных отрядов позволили выделить типы клеток, сходных по структуре и выполнению аналогичных функций.

В задачи настоящей работы входило подведение под систематику клеток паренхимы определенной морфофункциональной базы, которая позволила бы более детально отразить морфогенетические и филогенетические связи между различными типами клеток. На наш взгляд, не стоит классифицировать миоциты и цитоны эпителиальных клеток как клетки паренхимы. Следует подчеркнуть, что в предлагаемой классификации паренхима рассматривается как гистологический, а не топографический термин. Вероятно, «истинные» паренхимные клетки являются сборной группой разнородных структур, различающихся по строению и функциям. Нами предлагается следующая классификация клеток паренхимы.

А. Опорные клетки. Обладают отростками различной длины. Электронно-прозрачная цитоплазма бедна органеллами. Из включений обращают на себя внимание многочисленные крупные вакуоли, играющие роль гидростатического скелета. Наиболее распространенный тип клеток, образующий основную массу паренхимы. К нему относятся клетки II и IV типа *C. convoluta*, II типа *M. lineata*, II и III типов *D. lacteum*.

В. Секреторные клетки. Цитоплазма электронно-плотная, богата секреторными гранулами. Весь остальной объем клеток буквально заполнен широкими каналами гранулярного ЭПР, многочисленными диктиосомами комплекса Гольджи и свободными рибосомами (клетки V типа *C. convoluta*, I и VI типов *G. interstitialis*, I типа *Mac. crocea*).

С. Резервные (запасающие) клетки. В цитоплазме присутствуют крупные липидные капли и многочисленные гранулы гликогена (клетки II типа *G. interstitialis*).

Д. Резервно-секреторные клетки. Сочетают присутствие в цитоплазме резервных включений (липидные капли) и секреторных гранул (клетки IV типа *G. interstitialis*, IV типа *M. lineata*, I типа *D. lacteum* и II типа *P. karlingi*). Наличие клеток, совмещающих обе указанных функции, на наш взгляд, является дополнительным свидетельством в пользу еще слабой клеточной дифференцировки данного типа ткани у плоских червей.

Е. Опорно-резервные клетки. Имеют отростки различной длины. Совмещают в себе наличие электронно-прозрачных вакуолей, обеспечивающих гидростатику клеток, и резервных липидных капель (клетки I типа *C. convoluta*, *M. lineata* и *P. karlingi*).

Ф. Пищеварительные (фагоцитарные) клетки. Характерны исключительно для бескишечных турбеллярий. Часто модифицированы в центральный синцитий, содержащий многочисленные пищеварительные вакуоли, разрозненные органеллы и клеточные дериваты.

Г. Необласты, или малодифференцированные клетки. Встречаются относительно редко. Характеризуются небольшими размерами, высоким ядерно-цитоплазматическим отношением и малым количеством органелл. Обнаружены у *G. interstitialis* (V тип), *M. lineata* (III тип) и *Mac. crocea* (II тип). В литературе клетки с подобным ультратонким строением наделяются пролиферативными свойствами [28–30].

Мы далеки от мысли, что клеточное многообразие паренхимы турбеллярий исчерпывается лишь упомянутым перечнем. Скорее приведенная классификация призвана продемонстрировать различные пути решения эволюционно-морфологических задач, выполняемых данным типом ткани. Кроме того, возникновение сходных морфотипов клеток паренхимы у представителей филогенетически далеких отрядов турбеллярий, на наш взгляд, представляет собой яркий пример параллелизма на ультратонком уровне. В ходе эволюции плоских червей отчетливо наблюдается тенденция к замене архаического малодифференцированного клеточного конгломерата специализированной тканью с небольшим числом морфотипов клеток с четкой морфофункциональной специализацией. По нашему мнению, степень дифференцировки паренхимы и ее интегрированности с другими типами тканей может рассматриваться как критерий прогрессивной эволюции.

Буквенные обозначения на рисунках

АГ – аппарат Гольджи, В – вакуоль, вклI – вклIII – включения I – III типов, Гр – гранулы, КлI – КлVI – клетки паренхимы I – VI типов, ЛК – липидные капли, М – митохондрии, МК – мышечная клетка, ХЛ – хлоропласт зооксантеллы, эг – электронно-плотные гранулы, эм – экстрацеллюлярный матрикс, ЭПР – эндоплазматический ретикулум, ЯI – ЯVI – ядра клеток паренхимы I – VI типов, Ядр – ядрышко. Масштаб на всех рисунках: 1 мкм.

Литература

1. Rieger R.M. Morphology of the Turbellaria at the ultrastructural level // *Hydrobiologia*. – 1981. – V. 84, No 1. – P. 213–229.

2. Conn D.B. The biology of flatworms (Platyhelminthes): Parenchyma cells and extracellular matrices // Trans. Am. Microsc. Soc. – 1993. – V. 112, No 4. – P. 241–261.
3. Корнакова Е.Е. Строение паренхимы *Udonella turmanica* (Turbellaria, Udonellida) и основные тенденции в эволюции соединительной ткани плоских червей // Паразитол. сб. ЗИН АН СССР. – 1989. – Т. 36. – С. 161–179.
4. Горьшина Е.Н., Чага О.Ю. Сравнительная гистология тканей внутренней среды с основами иммунологии. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1990. – 320 с.
5. Беклемишев В.Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных: в 2 т. – М.: Наука, 1964. – Т. 2. – 446 с.
6. Иванов А.В., Мамкаев Ю.В. Ресничные черви (Turbellaria), их происхождение и эволюция. Филогенетические очерки. – Л.: Наука, 1973. – 221 с.
7. Иванов А.В. Происхождение многоклеточных животных. Филогенетические очерки. – Л.: Наука, 1968. – 287 с.
8. Малахов В.В. Революция в зоологии: новая система билатерий // Природа. – 2009. – № 3. – С. 40–54.
9. Bonsdorff C.-H. von, Forssten T., Gustafsson M.K.S., Wikgren B.-J. Cellular composition of plerocercoids of *Diphyllobothrium dendriticum* (Cestoda) // Acta Zool. Fenn. – 1971. – V. 132. – P. 1–25.
10. Rieger R.M. Evolution of the cuticle in the Lower Eumetazoa // Biology of Integument / Eds. J. Bereiter-Hahn, A.G. Matolsky, K.S. Richards. – Berlin: Springer-Verlag, 1984. – P. 389–399.
11. Pedersen K.J. The organization of the connective tissue of *Discocelides langi* (Turbellaria, Polycladida) // Zeitschrift für Zellforschung. – 1966. – V. 71, No 1. – P. 94–117.
12. Pedersen K.J. Fine structural observations on the turbellarians *Stenostomum* sp. and *Microstomum lineare* with special reference to the extracellular matrix and connective tissue systems // Acta Zool. – 1983. – V. 64, No 4 – P. 177–190.
13. Reynolds E.S. The use of lead citrate at high pH as an electron-opaque stain in electron microscopy // J. Cell Biol. – 1963. – V. 17. – P. 208–212.
14. Pedersen K.J. The cellular organization of *Convoluta convoluta*, an acoel turbellarian: A cytological, histochemical and fine structural study // Zeitschrift für Zellforschung. – 1964. – V. 64, No 5. – P. 655–687.
15. Мамкаев Ю.В., Маркосова Т.Г. Электронно-микроскопическое исследование паренхимы представителей бескишечных турбеллярий // Труды Зоол. Ин-та АН СССР. – 1979. – Т. 84. – С. 7–12.
16. Smith J.P.S., Tyler S. The acoel turbellarians: kingpins of metazoan evolution or a specialized offshoot? // Conway Morris S., George J.D., Gibson R., Platt H.M. (eds.) The origins and relationships of the lower invertebrates. – Oxford: Oxford Univ. Press, 1985. – P. 123–142.
17. Westblad E. On *Meara stichopi* (Bock) Westblad, a new representative of Turbellaria Archoophora // Ark. Zool. Ser. 2. – 1949. – V.1, No 5. – P. 43–56.
18. Reisinger E. Die Gattung *Rhynchoscolex* // Z. Morphol. Ökol. Tiere. – 1924. – V. 1, No 1. – P. 1–37
19. Ehlers U. Phylogenetic relationships within the Platyhelminthes // Conway Morris S., George J.D., Gibson R., Platt H.M. (eds.) The origins and relationships of the lower invertebrates. – Oxford: Oxford Univ. Press, 1985. – P. 143–158.
20. Заботин Я.И. Тканевая и клеточная организация бескишечных турбеллярий (Acoela) в свете филогенетических построений (ультраструктурный аспект): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Казань, 2010 – 24 с.

21. Дробышева И.М. К вопросу о тканевой организации паренхимы турбеллярий: разные типы паренхимных клеток у *Geocentrophora wagini* (Lecithoepitheliata, Plathelminthes) // Ученые зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. – 2007. – Т. 149, кн. 3. – С. 132–137.
22. Pankao V., Sirisriro A., Grams R., Vichasri-Grams S., Meepool A., Kangwanrangsan N., Wanichanon C., Ardseungneon P., Viyanant V., Upatham E.S., Sobhon P. Classification of the parenchymal cells in *Fasciola gigantica* based on ultrastructure and their expression of fatty acid binding proteins (FABPs) // Vet. Parasitol. – 2006. – V. 142, No 3–4. – P. 281–292.
23. Lumsden R.D. Fine structure of the medullary parenchymal cells of a trypanorhynch cestode, *Lacistorhynchus tenuis* (V. Beneden, 1858), with emphasis on specializations for glycogen metabolism // J. Parasitol. – 1966. – V. 52, No 3. – P. 417–427.
24. Корнева Ж.В. Тканевая пластичность и морфогенезы у цестод. – М.: Наука, 2007. – 187 с.
25. Добровольский А.А., Галактионов К.В., Мухаммедов Г.К., Синха Б.К., Тихомиров И.А. Партеногенетические поколения трематод // Труды Ленингр. о-ва естествоисп. – 1983. – Т. 82, Вып. 4. – 107 с.
26. Мамкаев Ю.В. Морфология ресничных червей и становление организации многоклеточных: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – Л., 1984. – 41 с.
27. Pedersen K.J. Studies on the nature of planarian connective tissue // Zeitschrift für Zellforschung. – 1961. – V. 53, No 5. – P. 569–608.
28. Morita M., Best J.B., Noel J. Electron microscopic studies of planarian regeneration. I. Fine structure of neoblasts in *Dugesia dorotocephala* // J. Ultrastruct. Res. – 1969. – V. 27, No 1. – P. 7–23.
29. Pedersen K.J. Studies on regeneration blastemas of the planarian *Dugesia tigrina* with special reference to differentiation of muscle-connective tissue filament system // Wilhelm Roux' Archiv. – 1972. – Bd. 169, H. 2. – S. 134–169.
30. Gremigni V. Planarian regeneration: An overview of some cellular mechanisms // Zool. Sci. – 1988. – V. 5, No 6. – P. 1153–1163.

Поступила в редакцию
19.03.13

Газизова Гузель Рашитовна – аспирант кафедры зоологии беспозвоночных и функциональной гистологии, Казанский (Приволжский) федеральный университет, г. Казань, Россия.

E-mail: cyanea@mail.ru

Заботин Ярослав Игоревич – кандидат биологических наук, ассистент кафедры зоологии беспозвоночных и функциональной гистологии, Казанский (Приволжский) федеральный университет, г. Казань, Россия.

E-mail: yaroslav_zabotin@rambler.ru

Малютина Людмила Васильевна – кандидат биологических наук, доцент кафедры зоологии беспозвоночных и функциональной гистологии, Казанский (Приволжский) федеральный университет, г. Казань, Россия.

E-mail: Ludmila.Malutina@ksu.ru

Голубев Анатолий Иванович – доктор биологических наук, профессор кафедры зоологии беспозвоночных и функциональной гистологии, Казанский (Приволжский) федеральный университет, г. Казань, Россия.

E-mail: Anatolii.Golubev@ksu.ru

* * *

STRUCTURE OF PARENCHYMA IN TURBELLARIANS: ULTRASTRUCTURAL AND PHYLOGENETIC ASPECTS

G.R. Gazizova, Ya.I. Zobotin, L.V. Malyutina, A.I. Golubev

Abstract

Using an electron microscope, we have carried out a comparative morphological analysis of parenchyma in six turbellarian species: *Convoluta convoluta* (Acoela), *Dendrocoelum lacteum* (Tricladida), *Geocentrophora interstitialis* (Lecithoepitheliata), *Monocelis lineata* (Proseriata), *Provortex karlingi* (Rhabdocoela) and *Macrorhynchus crocea* (Kalyptorhynchia). The latter four have been studied for the first time. We have proposed a classification of the types of parenchyma cells based on the morphofunctional approach. The similar specialization of the morphotypes of parenchyma cells in the representatives of phylogenetically distant orders has been considered as a criterion of the parallel and progressive evolution of this kind of tissue.

Keywords: Acoela, Lecithoepitheliata, Proseriata, Tricladida, Rhabdocoela, Kalyptorhynchia, parenchyma, ultrastructure, phylogeny.

References

1. Rieger R.M. Morphology of the Turbellaria at the ultrastructural level. *Hydrobiologia*, 1981, vol. 84, no. 1, pp. 213–229.
2. Conn D.B. The biology of flatworms (Platyhelminthes): Parenchyma cells and extracellular matrices. *Trans. Am. Microsc. Soc.*, 1993, vol. 112, no. 4, pp. 241–261.
3. Kornakova E.E. The structure of the parenchyma of *Udonella murmanica* (Turbellaria, Udonellida) and the main tendencies in the evolution of connective tissue in flatworms. *Parazitologicheskii sbornik ZIN AN SSSR*, 1989, vol. 36, pp. 161–179. (In Russian)
4. Goryshina E.N., Chaga O.Yu. Comparative histology of internal tissues with the foundations of immunology. Leningrad, LGU, 1990. 320 p. (In Russian)
5. Beklemishev V.N. Foundations of comparative anatomy of invertebrates. Moscow, Nauka, 1964, vol. 2. 446 p. (In Russian)
6. Ivanov A.V., Mamkaev Yu.V. Turbellaria, Their Origin and Evolution. Phylogenetic Essays. Leningrad, Nauka, 1973. 221 p. (In Russian)
7. Ivanov A.V. Origin of Multicellular Animals. Phylogenetic Essays. Leningrad, Nauka, 1968. 287 p. (In Russian)
8. Malakhov V.V. Revolution in zoology: A new system of bilaterians. *Priroda*, 2009, no. 3, pp. 40–54. (In Russian)
9. Bonsdorff C.-H. von, Forssten I., Gustafsson M.K.S., Wikgren B.-J. Cellular composition of plerocercoids of *Diphylobothrium dendriticum* (Cestoda). *Acta Zool. Fenn.*, 1971, vol. 132, pp. 1–25.
10. Rieger R.M. Evolution of the cuticle in the Lower Eumetazoa. *Biology of integument* (Eds. J. Bereiter-Hahn, A.G. Matolsky, K.S. Richards). Berlin, Springer Verlag. 1984, pp. 389–399.
11. Pedersen K.J. The organization of the connective tissue of *Discocelides langi* (Turbellaria, Polycladida) *Zeitschrift für Zellforschung*. 1966, vol. 71, pp. 94–117.
12. Pedersen K.J. Fine structural observations on the turbellarians *Stenostomum* sp. and *Microstomum lineare* with special reference to the extracellular matrix and connective tissue systems. *Acta Zool.*, 1983, vol. 64, no. 4, pp. 177–190.
13. Reynolds E.S. The use of lead citrate at high pH as an electron opaque stain in electron microscopy. *J. Cell Biol.*, 1963, vol. 17, pp. 208–212.
14. Pedersen K.J. The cellular organization of *Convoluta convoluta*, an acoel turbellarian: A cytological, histochemical and fine structural study. *Zeitschrift für Zellforschung*, 1964, vol. 64, no. 5, pp. 655–687.
15. Mamkaev Yu.V., Markosova T.G. Submicroscopic study of parenchyma in acoel turbellarians. *Trudy Zool. Inst. AN SSSR*, 1979, vol. 84, pp. 7–12. (In Russian)

16. Smith J.P.S., Tyler S. The acoel turbellarians: kingpins of metazoan evolution or a specialized offshoot? Conway Morris S., George J.D., Gibson R., Platt H.M. (eds.) *The origins and relationships of the lower invertebrates*. Oxford, Oxford Univ. Press, 1985, pp. 123–142.
17. Westblad E. On *Meara stichopi* (Bock) Westblad, a new representative of Turbellaria Archoophora. *Ark. Zool. Ser.* 2, 1949, vol. 1, no. 5, pp. 43–56.
18. Reisinger E. Die Gattung Rhynchoscolex. *Z. Morphol. Ökol. Tiere*, 1924, vol. 1, no. 1, pp. 1–37.
19. Ehlers U. Phylogenetic relationships within the Platyhelminthes. Conway Morris S., George J.D., Gibson R., Platt H.M. (eds.) *The origins and relationships of the lower invertebrates*. Oxford: Oxford Univ. Press, 1985. pp. 143–158.
20. Zabotin Ya.I. Tissue and cellular organization of acoel turbellarians (Acoela) in the light of phylogenetic constructions (ultrastructural aspect): Extended Abstract of Cand. Biol. Sci. Diss. Kazan, 2010. 24 p. (In Russian)
21. Drobysheva I.M. On the tissue organization of parenchyma in turbellarians: different types of parenchymal cells in *Geocentrophora wagini* (Lecithoepitheliata, Plathelminthes). *Uchenye Zapiski Kazanskogo Universiteta. Seriya Estestvennye Nauki*, 2007, vol. 149, no. 3, pp. 132–137. (In Russian)
22. Pankao V., Sirisriro A., Grams R., Vichasri-Grams S., Meepool A., Kangwanrangsan N., Wanichanon C., Ardseungneon P., Viyanant V., Upatham E.S., Sobhon P. Classification of the parenchymal cells in *Fasciola gigantica* based on ultrastructure and their expression of fatty acid binding proteins (FABPs). *Vet. Parasitol.*, 2006, vol. 142, no. 3–4, pp. 281–292.
23. Lumsden R.D. Fine structure of medullary parenchymal cells of a trypanorhynch cestode, *Lacistorhynchus tenuis* (V. Beneden, 1858), with emphasis on specializations for glycogen metabolism. *J. Parasitol.*, 1966, vol. 52, no. 3, pp. 417–427.
24. Korneva Zh.V. Tissue plasticity and morphogenesis in cestodes. Moscow, Nauka, 2007. 187 p. (In Russian)
25. Dobrovolskii A.A., Galaktionov K.V., Mukhammedov G.K., Sinkha B.K., Tikhomirov I.A. Parthenogenetic generations of trematodes. *Trudy Leningradskogo O-va Estestvoispytatelei*, 1983, vol. 82, no. 4, 107 p. (In Russian)
26. Mamkaev Yu.V. Morphology of turbellarians and the foundation of multicellular organization: Extended Abstract of Doct. Biol. Sci. Diss., Leningrad, 1984. 41 p. (In Russian)
27. Pedersen K.J. Studies on the nature of planarian connective tissue. *Zeitschrift für Zellforschung*, 1961, vol. 53, no. 5, pp. 569–608.
28. Morita M., Best J.B., Noel J. Electron microscopic studies of planarian regeneration. I. Fine structure of neoblasts in *Dugesia dorotocephala*. *J. Ultrastruct. Res.*, 1969, vol. 27, no. 1/2, pp. 7–23.
29. Pedersen K.J. Studies on regeneration blastemas of the planarian *Dugesia tigrina* with special reference to differentiation of muscle-connective tissue filament system. *Wilhelm Roux' Archiv.*, 1972, Bd. 169, H. 2, S. 134–169.
30. Gremigni V. Planarian regeneration: An overview of some cellular mechanisms. *Zool. Sci.*, 1988, vol. 5, no. 6, pp. 1153–1163.

Received
March 19, 2013

Gazizova Guzel Rashitovna – PhD Student, Department of Invertebrate Zoology and Functional Histology, Kazan Federal University, Kazan, Russia.

E-mail: cyanea@mail.ru

Zabotin Yaroslav Igorevich – PhD in Biology, Assistant Lecturer, Department of Invertebrate Zoology and Functional Histology, Kazan Federal University, Kazan, Russia.

E-mail: yaroslav_zabotin@rambler.ru

Malyutina Lyudmila Vasilevna – PhD in Biology, Associate Professor, Department of Invertebrate Zoology and Functional Histology, Kazan Federal University, Kazan, Russia.

E-mail: Ludmila.Malutina@ksu.ru

Golubev Anatolii Ivanovich – Doctor of Biology, Professor, Department of Invertebrate Zoology and Functional Histology, Kazan Federal University, Kazan, Russia.

E-mail: Anatolii.Golubev@ksu.ru