

УДК 595.123.1:591.463:57.012.4

**МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ
И ПУТИ ФОРМИРОВАНИЯ СКЛЕРОТИЗИРОВАННЫХ
СТРУКТУР У БЕСКИШЕЧНЫХ ТУРБЕЛЛЯРИЙ
(ASOELA, ASOELOMORPHA)**

А.А. Петров

Аннотация

Бескишечные турбеллярии (Acoela) представляют собой группу преимущественно морских свободноживущих червеобразных беспозвоночных, которые в последние годы оказались в центре внимания исследователей, после того как молекулярные данные показали, что они являются сестринской группой для всех ныне живущих билатерий. Простота организации бескишечных турбеллярий существенно ограничивает число таксономически значимых признаков, и современная система Acoela основана преимущественно на признаках половой системы. Половые органы бескишечных турбеллярий часто снабжены склеротизированными придатками, укрепленными структурными белками. В работе были исследованы морфологические особенности ряда склеротизированных органов (мужских копулятивных стилетов, склеротизированных семенных каналов, известных как наконечники бурс, и шипов так называемых грушевидных желез) с использованием методов эпифлюоресценции фаллоидина и электронной микроскопии. Показано, что структурная основа наконечников бурс, шипов грушевидных органов и копулятивных стилетов (у представителей двух семейств Acoela – Actinoposthiidae и Aporeridae) образована сетью актиновых филаментов. Электронно-микроскопическое исследование позволило выделить три основных типа наконечников бурс: бочонковидный наконечник, клеточный колпачок и массивный наконечник. Шипы грушевидных органов, вероятно, являются дериватами эпидермальных микроворсинок.

Бескишечные турбеллярии (Acoela) представляют собой группу примитивных червеобразных беспозвоночных, населяющих преимущественно морскую фиталь и интерстициаль в литоральных и сублиторальных зонах. По существу, бескишечные турбеллярии устроены проще, чем любые другие свободноживущие билатерии, причем простота их организации, по всей видимости, отражает филогенетическую примитивность – молекулярные данные показывают, что Acoela являются сестринской группой для всех ныне живущих трехслойных животных (см. обзор в [1]). Простота организации бескишечных турбеллярий служит серьезным препятствием при установлении филогенетических связей в пределах группы, существенно ограничивая число признаков, которые могут быть использованы при построении таксономической системы. В этой связи особый интерес представляют признаки половой системы, отличающиеся у Acoela исключительным разнообразием, и, в частности, особенности организа-

ции склеротизированных половых органов (наконечников бурс, стилетов мужских копулятивных органов и шипов вооруженных желез).

Основная задача исследования заключалась в установлении морфологических типов склеротизированных органов Acoela методами световой и электронной микроскопии. Механизмы склеротизации (усиления клеток и их дериватов структурными белками) в тех случаях, когда процесс формирования склеротизированных структур происходил за счет укрепления клеток актиновыми филаментами, исследовались методом эпифлюоресценции фаллоидина. Фаллоидин специфичен к фибриллярному актину, и поэтому окраска фаллоидином традиционно применяется для изучения мышечной системы. Тем не менее, эта методика может быть использована также и для исследования распределения в клетках немышечного актина и, в частности, актина, входящего в состав склеротизированных структур.

Женские копулятивные органы бескишечных турбеллярий (бурсы, или семенные сумки) часто снабжены склеротизированными придатками, так называемыми наконечниками, или мундштуками, бурс. В своем классическом варианте наконечник семенной сумки представляет собой жесткую трубку, или канал (*ductus spermaticus*), по которому хранящаяся в бурсе сперма поступает в область яичников, где происходит оплодотворение. У всех представителей Acoela, исследованных на ультраструктурном уровне (8 видов), наконечники состоят из уплощенных мезенхимных клеток, чьи центральные отростки, образующие канал наконечника, склеротизированы за счет актиновых филаментов.

Электронно-микроскопическое исследование позволило выделить три основных типа наконечников. Наиболее просто устроен *бочонковидный наконечник*. В этом случае склеротизированные отростки, образующие наконечник, являются непосредственным продолжением клеток стенки бурсы. Так называемый *клеточный колпачок* представляет собой вариант составного наконечника – канал колпачка образован не единой непрерывной жесткой трубкой, а разбит на цепочку склеротизированных сегментов. Колпачок представлен выпуклым массивом клеток, которые непосредственно связаны со стенкой семенной сумки. Наиболее сложно устроен *массивный наконечник*. В этом случае только часть клеток подвергается склеротизации и пространство между склеротизированными клетками заполнено несклеротизированными секреторными элементами. Склеротизированные клетки массивного наконечника полностью теряют свою связь со стенкой бурсы.

У представителей ряда семейств Acoela мужские копулятивные органы вооружены стилетами. Обзор литературных данных и собственные данные эпифлюоресценции фаллоидина показывают, что, по крайней мере, в двух семействах бескишечных турбеллярий (*Anaperidae* и *Actinoposthiidae*) копулятивные стилеты образованы пучками игловидных клеточных отростков, укрепленных актиновыми филаментами. Интересно, что формирование стилетов мужских копулятивных органов у бескишечных турбеллярий не всегда идет за счет склеротизации актином. В роде *Philocelis* (Brueggemann, 1986; собственные данные) структурная основа стилета образована поперечно-исчерченными волокнами, вероятно, гомологичными фибриллам корешкового аппарата ресничек. В семействе *Childiidae* стилеты совокупительных органов укреплены по-

лимеризованными микротрубочками (Tekle 2006; Tekle et al. 2007). Не исключено, что указанные различия в способах образования склеротизированных структур могут иметь большое таксономическое значение.

Так называемые вооруженные железы – органы кожного вооружения, обычно связанные с половой системой (железистые шипы и грушевидные органы), – снабжены пучком игловидных отростков, образующих шип. Данные эпифлюоресценции фаллоидина показывают, что шипы вооруженных желез у всех исследованных бескишечных турбеллярий укреплены плотной сетью актиновых филаментов.

Проведенное исследование позволяет высказать предположения общего характера относительно путей формирования склеротизированных структур, укрепленных актиновыми филаментами. Бурсы и их наконечники являются мезенхимными образованиями, и структурная основа наконечников, вероятно, формируется за счет актина точечных контактов. Вооруженные железы и мужские копулятивные органы представляют собой органы эпителиального или смешанного происхождения; шипы и стилеты этих органов, скорее всего, являются дериватами гипертрофированных микроворсинок с многократно усиленным осевым пучком микрофиламентов.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 06-04-48053 и № 06-04-48544).

Summary

A.A. Petrov. Morphological diversity and evolution of sclerotized structures in acoels (Acoela, Acoelomorpha).

The Acoela is a group of predominantly marine, free-living worms that are now a focus of attention as molecular data showed them to be the sister group of all extant bilaterians. The taxonomy of such morphologically simple animals meets certain difficulties; it has to rely on only a few characters largely associated with organs of the reproductive system. Acoel reproductive organs are often furnished with appendages reinforced (sclerotized) with various structural proteins. The present study is concerned with morphology of such sclerotized organs (male copulatory stylets, reinforced sperm ducts known as bursal nozzles, and spines of the so-called pyriform glands), as revealed by TEM and phalloidin epifluorescence. The male copulatory stylets of at least two acoel families (Actinoposthiidae and Anaperidae), as well as bursal nozzles and spines of the pyriform glands, are all sclerotized with actin filaments. Three main morphological types are distinguished for bursal nozzles: short barrel-shaped nozzles, bursal caps, and massive nozzles. The spines of the pyriform glands are likely to be derivatives of epidermal microvilli.

Литература

1. *Baguña J., Riutort M.* The dawn of bilaterian animals: the case of acoelomorph flatworms // *Bioessays*. – 2004. – V. 2, No 6. – P. 1046–1057.
2. *Brüggemann J.* Ultrastructural investigations on the differentiation of genital hard structures in free-living platyhelminths and their phylogenetic significance // *Hydrobiologia*. – 1986. – V. 132. – P. 151–156.
3. *Tekle Y.I.* Phylogeny and taxonomy of Childia (Acoela): New characters for unraveling acoel phylogenies from molecules, ultrastructure, immunocytochemistry and confocal

microscopy // Acta Universitatis Upsaliensis. Comprehensive Summaries of Uppsala. – 2006. – V. 140. – 44 p.

4. *Tekle Y. I., Raikova O., Justine J-L., Jondelius U.* Ultrastructure and tubulin immunocytochemistry of the copulatory stylet-like structure in *Childia* species (Acoela) // *J. Morphology.* – 2007. – V. 268. – P. 166–180.

Поступила в редакцию
24.07.07

Петров Анатолий Александрович – кандидат биологических наук, научный сотрудник Зоологического института РАН, г. Санкт-Петербург.

E-mail: a.pet@mail.ru