

УДК 595.124

## АНАЛИЗ УЛЬТРАСТРУКТУРЫ ФОТОРЕЦЕПТОРНОЙ СИСТЕМЫ НЕМЕРТИН В СВЕТЕ ПРОБЛЕМЫ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОГО СТАТУСА ТИПА

*Н.В. Шакурова*

### Аннотация

Проанализированы особенности ультратонкого строения фоторецепторных систем немертин и двух филогенетически близких к ним типов – Plathelminthes и Annelida. Выявлено значительное сходство организации фоторецепторных органов немертин и аннелид. Возможно, это еще одно свидетельство филогенетической близости немертин к Coelomata.

Традиционно принято относить Nemertini к формам, произошедшим от общего с Plathelminthes ацеломатного предка. Согласно альтернативной концепции, учитывающей современные результаты исследований в области индивидуального развития немертин, их тонкого строения, а также молекулярной систематики, немертины в своем происхождении тесно связаны с целомическими животными и только напоминают плоских червей. В свете проблемы филогенетического статуса типа Nemertini нами были проанализированы особенности ультратонкого строения фоторецепторных систем немертин и двух филогенетически близких к ним типов – Plathelminthes и Annelida.

Основные сведения, касающиеся ультраструктуры глаз немертин, представлены в работах В. Сторха, К. Морица и Г. Вернета [1–3]. По их данным, глаза немертин демонстрируют инвертированный план строения, включают несколько десятков светочувствительных клеток рабдомерного типа, которые помимо микровилль могут нести одну или две реснички с хорошо развитым корешком. Такое строение глаз немертин, по мнению этих авторов, идентично таковому свободноживущих плоских червей – турбеллярий. Однако без учета местоположения фоторецепторных органов относительно мозга это утверждение выглядит спекулятивным, поскольку известно, что церебральные и перичеребральные глаза турбеллярий имеют принципиально отличное строение. Можно ожидать, что и у немертин глаза, расположенные на уровне мозга и за его пределами, будут отличаться. Руководствуясь этим соображением, мы исследовали ультраструктуру церебральных глаз немертин рода *Lineus* (*L. ruber*, *L. viridis*) отдельно от перичеребральных глаз, залегающих в паренхиме на значительном удалении от мозга.

Электронно-микроскопические исследования показали, что перичеребральные оцелли *Lineus* образованы многоклеточным пигментным бокалом и фото-

рецепторными клетками рабдомерного типа, лишенными каких-либо ресничных структур (рис. 1, А–С). Многочисленные длинные микровилли, отходящие от апикальной поверхности фоторецепторных клеток, формируют шаровидный рабдом. Дистально коническое тело продолжается коротким стебельком, переходящим далее в сому. Ядросодержащая часть клетки нередко оказывается в толще пигментированной обкладки глаза, иногда располагается и в полости глазного бокала (рис. 1, А). Вокруг проксимальных частей (иногда включая и сому) фоторецепторных клеток располагается многоклеточная пигментированная обкладка глаза бокаловидной формы. Она представляет собой многослойную структуру плотно подогнанных друг к другу пигментных клеток и их отростков (рис. 1, В, С). Значительная часть фоторецепторных клеток входит в полость глаза со стороны, обращенной к свету, т. е. инвертирована. Наряду с инвертированными фоторецепторами отмечаются менее многочисленные рецепторные клетки, входящие в полость глаза сквозь пигментный слой, т. е. конвертированные.

Электронно-микроскопически выявлены существенные отличия церебральных глаз от предыдущего типа (рис. 1, D–H). Первой отличительной характеристикой церебральных глаз немертин является структура рабдома, он образован параллельно уложенными микровиллиями, представляющими собой выросты мембраны ресничек. На срезах обнаружены одиночные реснички с типичной аксонемой и поперечно исчерченные длинные корешки (рис. 1, G, H). Второе отличие состоит в том, что стебелек фоторецепторных клеток значительно длиннее, так что соматические части клеток вынесены за пределы многослойной пигментированной оболочки глаза. В-третьих, для церебральных глаз *Lineus* характерны только конвертированные светочувствительные клетки. Многоклеточная обкладка церебрального глаза имеет замкнутую сферическую форму (рис. 1, E), а не бокаловидную, как в случае перицеребральных оцелль. Дно глазной обкладки формируется за счет пигментированных отростков опорных клеток, сообщающихся с сомой посредством тонких цитоплазматических тяжей длиной до 2 мкм и диаметром 90–100 нм (рис. 1, D, G). Такие же тонкие цитоплазматические выросты опорных клеток создают дополнительную внутреннюю выстилку глазной полости. Пигментные гранулы опорных клеток неправильной формы характеризуются неравномерной электронной плотностью, обусловленной концентрической упаковкой пигмента. Со стороны «зрачка» глазная обкладка замыкается до шара беспигментными опорными клетками (рис. 1, F).

Дифференцированный сравнительный анализ ультраструктуры церебральных и перицеребральных фоторецепторных органов *Nemertini*, *Pathelminthes* и *Annelida* позволяет сделать ряд выводов относительно сходства и различий фоторецепторных систем этих трех групп животных. Прежде всего, следует отметить, что церебральные оцелли как немертин, так и аннелид являются исключительно конвертированными органами, тогда как у плоских червей церебральные глаза – инвертированными. Инверсия оказывается исходным состоянием и для глаз «смешанного» типа некоторых планарий семейства *Dendrocoelidae*, что было доказано онтогенетическими наблюдениями [4].

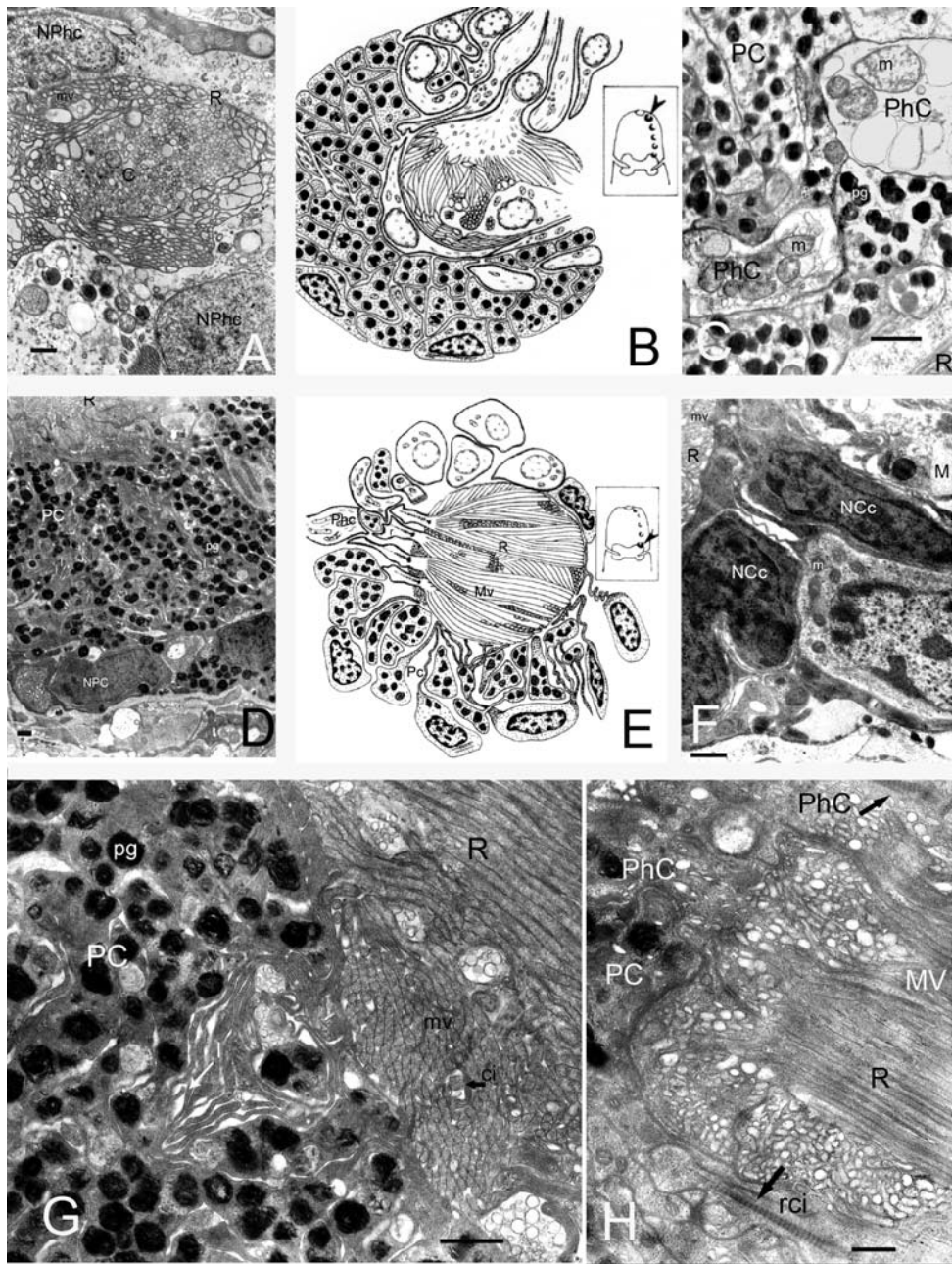


Рис. 1. Ультраструктура глаз немертин рода *Lineus*: А – рабдом (*R*) перичеребрального глаза, ядра зрительных клеток (*NPhC*) залегают внутри глазного бокала; В – схема перичеребральных глаз; С – многоклеточная пигментированная обкладка (*PC*) глаз этого типа; D – экранирующая зона (*PC*) церебрального глаза; ядра (*NPC*) располагаются по внешнему краю пигментных клеток; E – схема церебральных глаз; F – зона «зрачка» образована беспигментными обкладочными клетками (*NCc*); G – рабдом церебральных глаз составлен ресничками (*ci*) и микровиллиями (*mv*); пигментные гранулы (*pg*) имеют слоистую структуру; H – корешки ресничек (*rci*) на вершине фоторецепторных клеток (*PhC*).

Во-вторых, церебральные глаза немертин и аннелид морфологически схожи. Это касается не только конверсии фоторецепторов, но и их природы. Согласно нашим наблюдениям, церебральные глаза немертин образованы фоторецепторными клетками с четко диагностируемыми цилиарными структурами (присутствуют реснички с типичной аксонемой, базальным телом, корешком). Конвертированные глаза аннелид также имеют в своем составе цилиарные фоторецепторные клетки. Так, у полихет семейств *Nereidae*, *Syllidae*, *Phyllodoctidae* церебральные глаза содержат фоторецепторные клетки с рудиментарной ресничкой, базальным телом и ресничным корешком [5–7]. У альциопид (семейства *Alciopidae*), известных наиболее сложными среди аннелид глазами, сенсорные клетки также сохраняют элементы ресничных структур – длинный исчерченный корешок и базальное тело [8]. У олигомерных аннелид описаны фоторецепторные клетки с короткими ресничками и базальными телами. У олигохет фаосомоподобные фоторецепторные клетки содержат как микровиллы, так и реснички [9]. У *Hirudinea* фоторецепторные клетки представлены фаосомами с множеством микровилл, заполняющих внутриклеточную полость [10]. Однако и для этой группы аннелид было показано на примере хоботковых пиявок рода *Helobdella* присутствие рудиментарных ресничных структур в виде нескольких центриолей [11]. У плоских червей, в отличие от немертин и кольчатых червей, церебральные глаза лишены каких-либо ресничных структур [12, 13].

Морфологическое сходство церебральных глаз немертин и аннелид усиливается еще и структурой глазной обкладки: это всегда многоклеточное образование. Тогда как для всех плоских червей характерна одноклеточная пигментная обкладка глаза. Можно утверждать, что большое число опорных клеток – норма для глаз немертин и аннелид, тогда как одноклеточный пигментный бокал – характерный признак глаз плоских червей. Однако и среди *Annelida*, и среди *Plathelminthes* есть исключения. Немногочисленные примеры церебральных глаз с одноклеточным пигментным бокалом демонстрируют аннелиды, главным образом, архианнелиды [14–16]. Тем не менее, по мнению Р. Икина [15], именно многоклеточная глазная обкладка является исходным состоянием для архианнелид, о чем свидетельствует строение глаз олигомерных аннелид рода *Nerilla*. У плоских червей исключением являются некоторые представители отряда *Tricladida* (эволюционно молодой группы турбеллярий), обладающие многоклеточным пигментным бокалом.

Помимо настоящих пигментированных глаз, у немертин рода *Lineus* обнаружены отдельные рецепторные клетки предположительно фоточувствительной функции, расположенные интрацеребрально в дорсальной области церебрального ганглия [3]. Отличительной особенностью этих рецепторов являются модифицированные реснички, которые апикально формируют ламеллярные расширения. По мнению ряда авторов, предполагаемые фоторецепторы немертин напоминают фаосомы некоторых кольчатых и плоских червей [3, 17]. Однако при более тщательном анализе подтверждается сходство только с *Annelida*. Действительно, у полихет и олигохет обнаружены ресничные сенсорные (предположительно фоторецепторные) клетки, расположенные, как и у немертин, в дорсальной области мозга [7, 9, 10]. В противоположность немертинам и анне-

лидам у плоских червей аналогичные структуры описаны *за пределами* мозга и морфологически разнообразны. Например, у турбеллярий рода *Stenostomum* предположительные фоторецепторы представлены модифицированными светопреломляющими митохондриями, у просериат и калипторинхий вида *Psammorhynchus tubulipenis* – ламеллярными ресничными агрегациями, у паразитических плоских червей (*Entobdella*, *Diplostomum*, *Schistosoma*,) имеют вид фаосомы [17].

Итак, сравнительный анализ организации фоторецепторной системы в пределах трех типов Nemertini, Plathelminthes и Annelida позволяет сделать вывод о ее значительном морфологическом подобии у представителей типов Nemertini и Annelida и существенных отличиях фоторецепторных органов немертин и плоских червей. По нашему мнению, столь глубокое сходство организации зрительных систем немертин и аннелид является следствием возможной филогенетической близости Nemertini и Coelomata.

### Summary

*N.V. Shakurova.* Analysis of the photoreceptive system ultrastructure of Nemertini as regards phylogenetic status of this phylum.

The ultrastructure features of photoreceptive systems in nemerteans, and in phylogenetically close to it plathelminthes and annelids have been analyzed. The similar structure of photoreceptor organs at nemerteans and annelids has been discovered. Perhaps the data has got evidence phylogenetic relationship Nemertini and Coelomata.

### Литература

1. *Storch V., Moritz K.* Zur Feinstruktur des Sinnesorgane von *Lineus rubber* (O.F. Muller) (Nemertini, Heteronemertini) // *Z. Zellforsch.* – 1971. – Bd. 117. – S. 212–225.
2. *Vernet G.* Ultrastructure des photorécepteurs de *Lineus rubber* (O.F. Muller) (Hétéronemertes Lineidae). I. Ultrastructure de l'oeil normal // *Z. Zellforsch.* – 1970. – Bd. 104. – S. 494–506.
3. *Vernet G.* Étude ultrastructurale de cellules présumées photoréceptrices dans les ganglions cérébroïdes des Lineidae (Hétéronemertes) // *Ann. Sci. Zool.* – 1974. – V. 16. – P. 27–36.
4. *Shakurova N.V., Dyganova R.J.* Application of ultrastructural data of planarian photoreceptor organs for phylogenetic reconstruction // VII International Symposium on Biology of Turbellaria, Abo/Turku: Abstract. – 1993. – P. 97.
5. *Eakin R.M., Westfall J.A.* Further observations on the fine structure of some invertebrate eyes // *Z. Zellforsch.* – 1964. – V. 62. – P. 310–332.
6. *Fisher A., Brokelmann J.* Das Auge von *Platynereis dumerilii* (Polychaeta). Sein Feinbau im ontogenetischen und adaptiven Wandel // *Z. Zellforsch.* – 1966. – Bd. 71. – S. 217–244.
7. *Dorsett D.A., Hyde R.* The Fine Structure of the Lens and Photoreceptors of *Nereis virens* // *Z. Zellforsch.* – 1968. – Bd. 85. – S. 243–255.
8. *Hermans C.O., Eakin R.M.* Fine Structure of the Eyes of an Alciopid Polychaete, *Vanadis tagensis* (Annelida) // *Z. Morph. Tiere.* – 1974. – V. 79. – P. 245–267.
9. *Rohlich P., Aros B., Viragh S.* Fine structure of photoreceptor cells in the earthworm, *Lumbricus terrestris* // *Z. Zellforsch.* – 1970. – Bd. 104. – S. 345–357.

10. *Petersone E.L.* Photoreceptors and visual interneurons in the medicinal leech // *J. Neurobiol.* – 1984. – V. 15, No 6. – P. 413–428.
11. *Clark A.W.* The fine structure of the eye of the leech, *Helobdella stagnalis* // *J. Cell Sci.* – 1967. – V. 2. – P. 314–348.
12. *MacRae E.K.* The fine structure of photoreceptors in marine flatworm // *Z. Zellforsch. microsk. Anat.* – 1966. – Bd. 75. – S. 469–484.
13. *Sopot-Ehlers B.* Comparative morphology of photoreceptor in free-living platyhelminthes – survey // *Hydrobiologia. Turbellarian Biology.* – 1991. – V. 227. – P. 231–239.
14. *Merker G., Vaupel von Harnack M.* Zur Feinstruktur des “Gehirns” und der Sinnesorgane von *Protodrilus rubopharyngeatus* (Archannelida) // *Z. Zellforsch.* – 1967. – Bd. 81. – S. 221–239.
15. *Eakin R.M., Martin G.G., Reed C.T.* Evolutionary Significance of Fine Structure of Archannelid Eyes // *Zoomorphologie.* – 1977. – V. 88. – P. 1–18.
16. *Дыганова Р.Я., Шакурова Н.В., Голубев А.И., Малютин Л.В.* Особенности организации фоторецепторных органов *Dinophilus vorticoides* (Polichaeta Dinophilidae) в свете взглядов на эволюцию фоторецепторов // *Исследование фауны морей.* – 1992. – № 43. – С. 19–24.
17. *Coomans A.* Phylogenetic implications of the photoreceptor structure // *Origin dei Grandi Phyla dei Metazoa.* – Roma, 1981. – P. 23–68.

Поступила в редакцию  
28.06.07

---

**Шакурова Наталия Владимировна** – кандидат биологических наук, старший преподаватель кафедры зоологии беспозвоночных Казанского государственного университета.

E-mail: [sh\\_natalia@mail.ru](mailto:sh_natalia@mail.ru)