

УДК 593.99

МИКРОСКОПИЧЕСКАЯ АНАТОМИЯ И УЛЬТРАСТРУКТУРА СКЕЛЕТНО-РЕНО-ПЕРИКАРДИАЛЬНОГО КОМПЛЕКСА *SACCOGLOSSUS MERESCHKOWSKII* (HEMICHOORDATA, ENTEROPNEUSTA). 2. БУККАЛЬНЫЙ ДИВЕРТИКУЛ

© 2010 г. О. В. Ежова, В. В. Малахов

Биологический факультет Московского государственного университета, Москва 119991, Россия

e-mail: olga_ejova@mail.ru

Поступила в редакцию 18.06.2009 г.

Второе сообщение из серии, посвященной микроскопической анатомии и ультраструктуре скелетно-рено-перикардиального комплекса органов у кишечногодышащего *Saccoglossus mereschkowskii*. Буккальный дивертикул *S. mereschkowskii* состоит из трех частей. Первая часть – основание (basis), состоящее из дорсальной стенки – *paries dorsalis* с дорсальным желобом – *canalis dorsalis*, желобками рожек – *canales cognatum* и вентральным разделительным гребнем – *crista divisoria mediana ventralis*. Вторая часть – перешеек (*isthmus*), включающий осевую часть – *pars axialis*, латеральные крылья – *alae laterales* и влагалище непарной пластинки – *vagina laminae imparis*. Третья – передняя часть (*pars anterior*), несущая влагалище рострума – *vagina rostri*, ямки подставок – *fossae subiculi*, вентральный карман – *saccus ventralis*, латеральные карманы – *sacci laterales* и рострум – *rostrum*. В состав буккального дивертикула входят секреторные и ресничные эпителиально-мышечные вакуолизированные и невакуолизированные клетки. Морфология буккального дивертикула различается у представителей разных семейств. У *Ptychoderidae* и *Harrimaniidae* буккальный дивертикул подразделен на три отдела. В этих же семействах перешеек распадается на трубки или несет латеральные карманы. В семействе *Sprengelidae* имеется дополнительный передний отдел буккального дивертикула – червеобразный отросток. Настоящая статья представляет собой второе сообщение из серии, посвященной скелетно-рено-перикардиальному комплексу *Saccoglossus mereschkowskii*. Материал и методы работы изложены в Сообщении 1 (Ежова, Малахов, 2010).

Микроскопическая анатомия буккального дивертикула

Буккальный дивертикул (*diverticulum buccalae*) *Saccoglossus mereschkowskii* представляет собой полный вырост пищеварительной трубки (рис. 1), длина которого у самого крупного из изученных экземпляров составляет 1.3 мм. В своей задней части дивертикул лежит непосредственно на непарном скелетном элементе (рис. 2). Буккальный дивертикул состоит из трех основных частей: уплощенного основания, перешейка и колпачковидной передней части (рис. 2, 3).

Основание буккального дивертикула (*basis diverticuli buccalae*) – это область, где дорсальная стенка кишечника переходит в дорсальную и вентральную стенки буккального дивертикула. Дорсальная стенка кишечника на протяжении всего воротникового отдела отличается от боковых и вентральной стенок (рис. 4). На дорсальной стороне гастродермис толще, чем на боковых и вентральной сторонах (толщина стенки кишечника на дорсальной стороне достигает 175 мкм, тогда как на боковых и вентральной сторонах – не бо-

лее 70 мкм). Клетки дорсальной стенки кишечника вакуолизированы и на окрашенных гистологических срезах выглядят более светлыми, чем клетки боковых и вентральной стенок. Дорсальная стенка кишечника образует желоб, в котором проходят нервная трубка и подстилающие ее перигемальные целомы.

Измененный гастродермис дорсальной стенки кишечника без отчетливой границы переходит в дорсальную стенку буккального дивертикула (*paries dorsalis diverticuli buccalae*). При этом желоб, вмещающий нервную трубку и перигемальные целомы (*canalis dorsalis diverticuli buccalae*), продолжается и по дорсальной стенке буккального дивертикула (рис. 3А; 5А, 5Б). Вентральная стенка буккального дивертикула соединяется с дорсальной стенкой кишечника в передней трети воротника. Линия соединения вентральной стенки буккального дивертикула и дорсальной стенки кишки имеет форму буквы V, направленной углом вперед (рис. 3В).

Основание буккального дивертикула сплющено в дорсо-вентральном направлении. На уровне

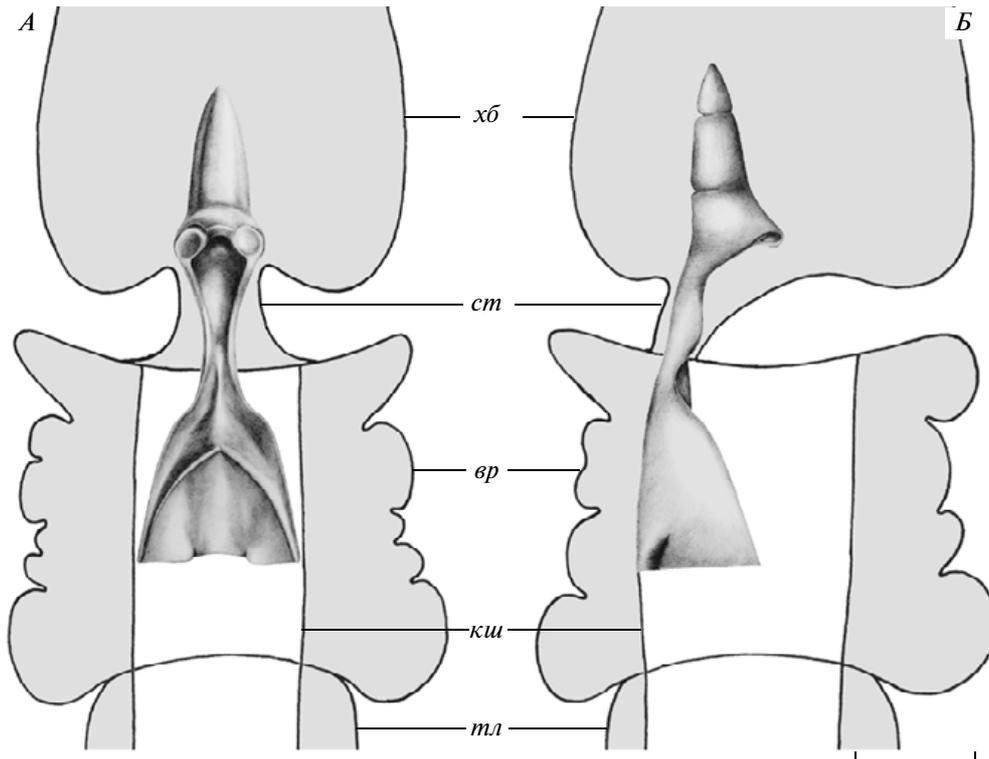


Рис. 1. Положение буккального дивертикула в теле *S. mereschkowskii*: *A* — вид с вентральной стороны; *B* — вид сбоку, вентральной стороной направо. Масштаб 500 мкм. Буккальный дивертикул изображен трехмерным.

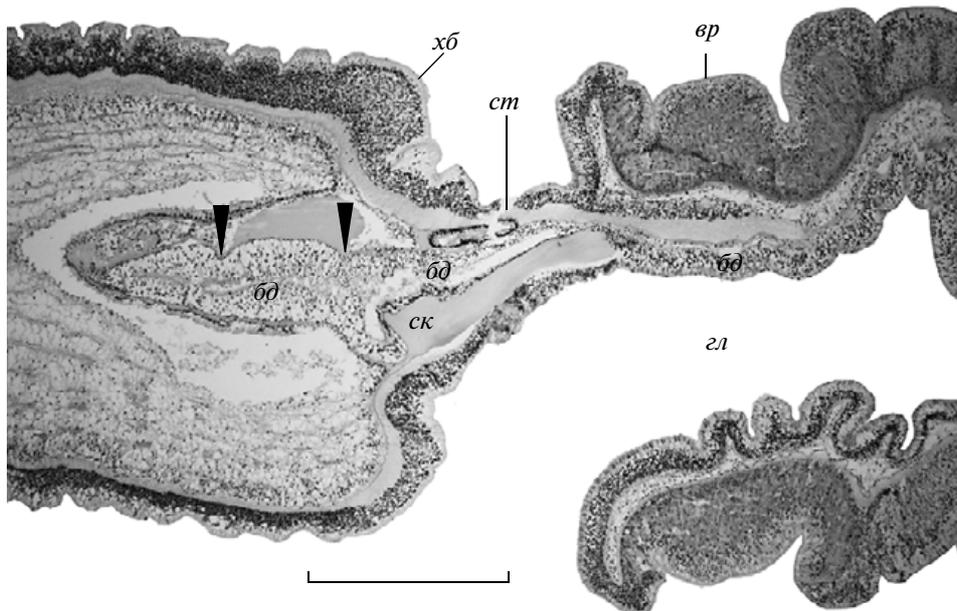


Рис. 2. Сагиттальный срез через проксимальную часть хоботка, стебелек и воротник *S. mereschkowskii*. Масштаб 500 мкм. Стрелками указаны поперечные перегородки рострума буккального дивертикула.

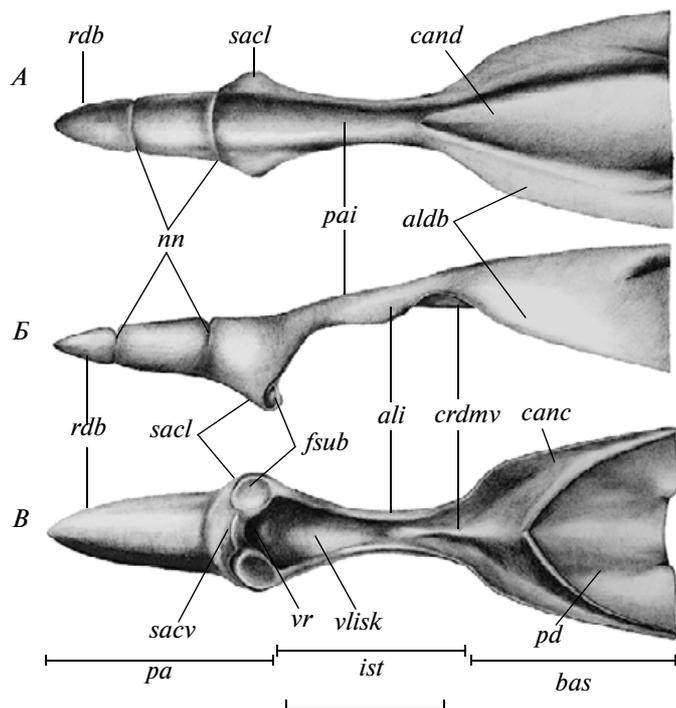


Рис. 3. Буккальный дивертикул *S. mereschkowskii*: *A* – вид с дорсальной стороны, *Б* – вид сбоку, *В* – вид с вентральной стороны. Масштаб 500 мкм.

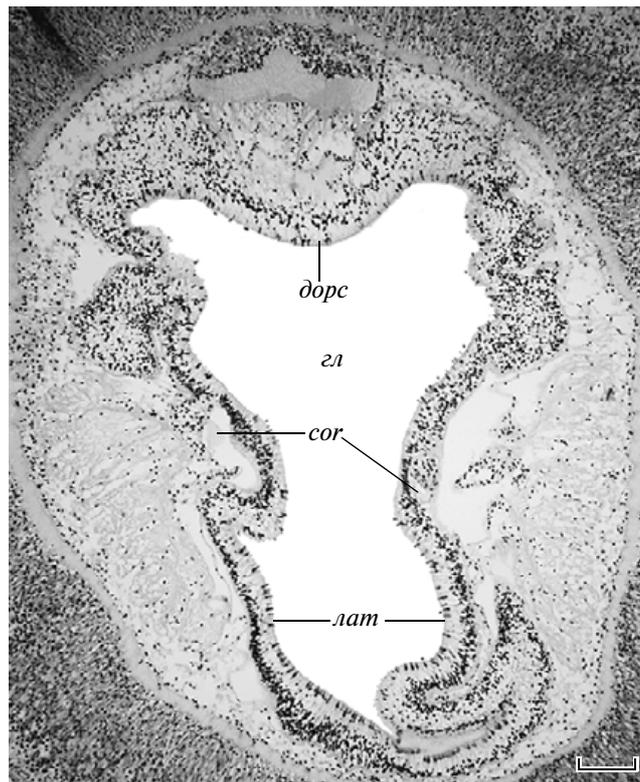


Рис. 4. Поперечный срез через воротник *S. mereschkowskii* на уровне самой задней части скелетного элемента. Масштаб: 100 мкм.

основания буккального дивертикула его просвет (представляющий собой продолжение кишечной полости) выглядит как узкая поперечная щель. На некоторых срезах просвет, вытесненный вакуолизированным эпителием буккального дивертикула, может вообще отсутствовать (рис. 5*A*, 5*B*).

Дорсальная часть кишки отделена от боковых частей рожками скелетного элемента, которые глубоко вдаются в кишечную стенку (рис. 4). На срезах гастродермис окружает рожки и с внутренней, и с внешней стороны. Складки гастродермиса, окружающие рожки с внешней стороны, продолжают вперед и превращаются в латеральные крылья буккального дивертикула (*alae laterales diverticuli buccalae*) (рис. 3; 5*A*, 5*B*). Рожки скелетного элемента примыкают к буккальному дивертикулу латеро-вентрально и лежат в специальных желобках (*canales cognium*). Между рожками буккальный дивертикул образует вентральный разделительный гребень (*crista divisoria mediana ventralis*). Разделительный гребень сохраняется и после соединения рожек до середины перешейка буккального дивертикула (рис. 3; 5*B*, 5*Г*).

Перешеек (*isthmus diverticuli buccalae*) – самая узкая часть буккального дивертикула (рис. 3; 5*B*, 5*Г*; 6*A*, 6*Б*). На поперечных срезах он состоит из осевой части (*pars axis isthmi*) с маленьким округлым просветом и боковых крыльев (*alae lat-*

erales isthmi), одевающих скелетный элемент с боков (рис. 5*B*, 5*Г*). Внутри *alae laterales isthmi* размещаются латеральные карманы перешейка (рис. 6*A*). Кпереди ото рта поперечный диаметр буккального дивертикула увеличивается. На этом уровне буккальный дивертикул имеет в сечении форму полумесяца, обращенного рогами к вентральной стороне (рис. 6*A*, 6*Б*). Впячивание вентральной стенки буккального дивертикула образует влагалище непарной пластинки скелетного элемента (*vagina laminae imparis skeletale*) (рис. 3*В*).

Дорсальная стенка буккального дивертикула, примыкающая к перигемальным целомам, образована светлыми вакуолизированными клетками. Вентральная стенка буккального дивертикула, лежащая на скелетном элементе, образована столбчатым ресничным эпителием (рис. 6*A*, 6*Б*).

Передняя часть буккального дивертикула (*pars anterior diverticuli buccalae*) имеет колпачковидную форму. В основании хобота буккальный дивертикул расширяется, охватывая переднюю часть скелетного элемента. Рострум буккального дивертикула (*rostrum diverticuli buccalae*) имеет форму конуса, перехваченного поперечными пере-

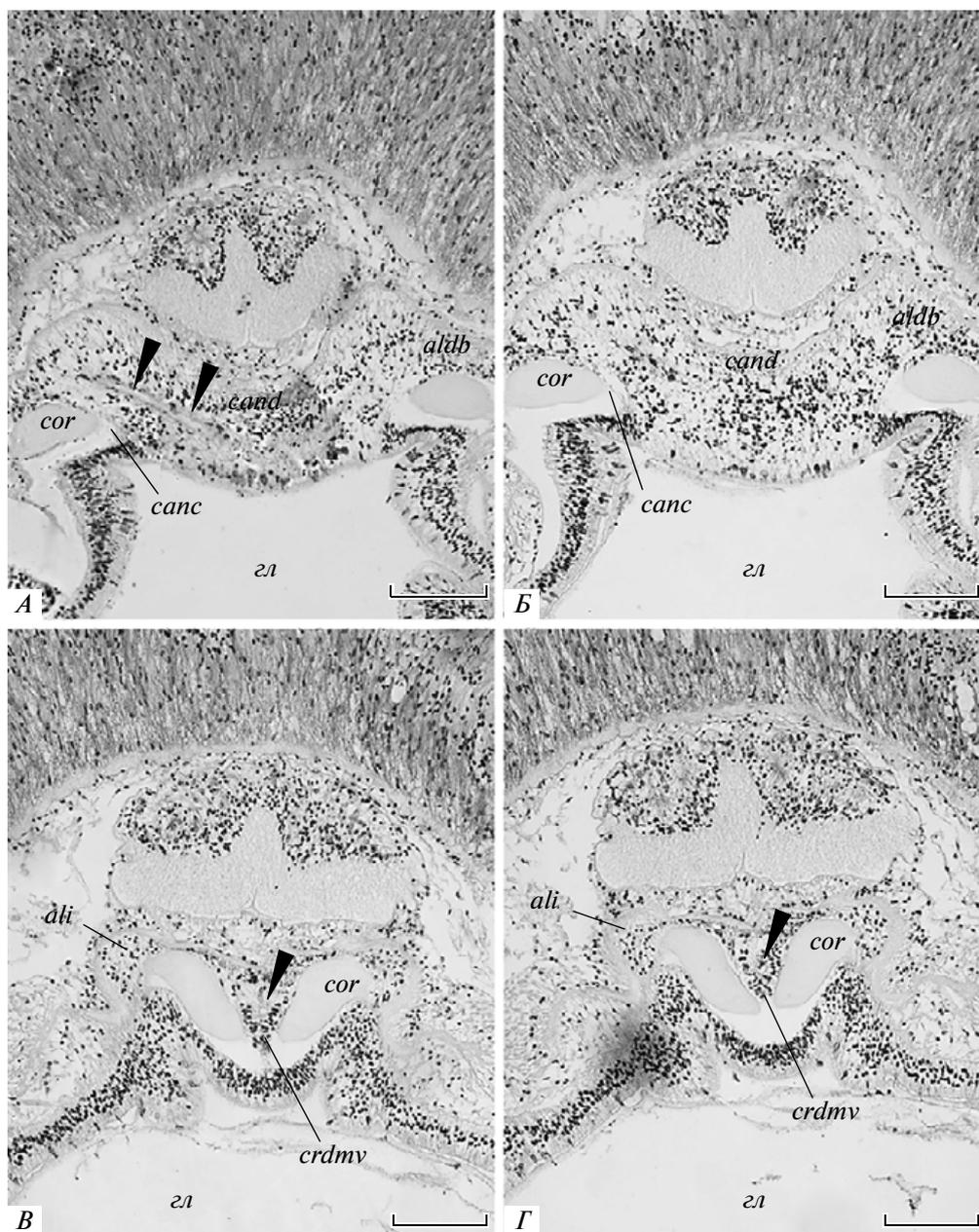


Рис. 5. Участки серийных поперечных срезов через воротник *S. mereschkowskii* в области basis diverticuli buccalae (А, Б) и isthmus diverticuli buccalae (В, Г). Направление сзади вперед — от А к Г. Масштаб 100 мкм. Стрелками указан просвет буккального дивертикула.

тяжками. Эти перетяжки выражены сильнее или слабее в зависимости от степени сокращения мускулатуры хобота (рис. 2; 3А, 3Б).

В передней части рострум буккального дивертикула имеет хорошо выраженный центральный просвет (рис. 6Г). В задней части рострума и в основании pars anterior diverticuli buccalae просвет расширяется, приобретая треугольную форму, а затем разделяется на три кармана: вентральный

(saccus ventralis) и два латеральных (sacci laterales) (рис. 3; 6В).

Передняя часть буккального дивертикула с вентральной стороны, проксимально, опирается на рострум скелетного элемента (рис. 2). При этом выросты скелетного элемента входят в соответствующие выемки на поверхности буккального дивертикула. Рострум скелетного элемента входит в коническую полость в основании перед-

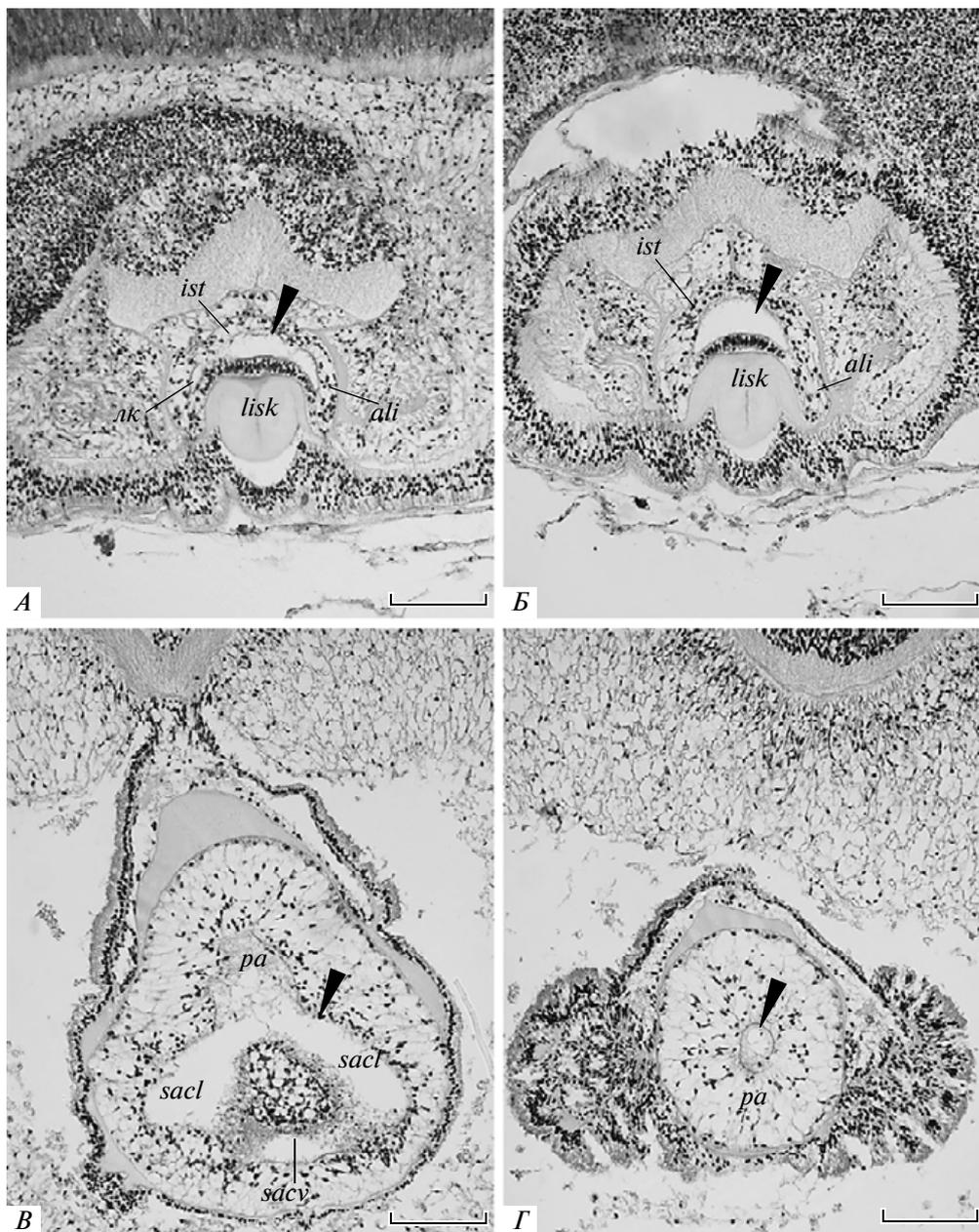


Рис. 6. Участки серийных поперечных срезов через воротник *S. mereschkowskii* в области isthmus diverticuli buccalae (А, Б) и pars anterior diverticuli buccalae (В, Г). Направление сзади вперед – от А к Г. Масштаб 100 мкм. Стрелками указан просвет буккального дивертикула.

ней части буккального дивертикула – влагалище рострума (vagina rostri) (рис. 2, 3В). При этом основание передней части буккального дивертикула подразделяется на три мешковидных выпячивания: вентральное и два латеральных, внутри которых находятся карманы просвета буккального дивертикула – saccus ventralis и sacci laterales. Парные подставки (subiculi) скелетного элемента (см. Сообщение 1) помещаются в симметричные латеро-вентральные выемки – ямки подставок

(fossae subiculi), которые находятся на латеральных выпячиваниях sacci laterales (рис. 3Б, 3В).

Ультраструктура буккального дивертикула

В состав basis diverticuli buccalae входят эпителиально-мышечные и секреторные клетки. Толщина эпителия составляет около 30 мкм. В апикальных частях все клетки связаны друг с другом опоясывающими десмосомами (рис. 7). Цитоплазма секреторных клеток (рис. 7, 8) почти це-

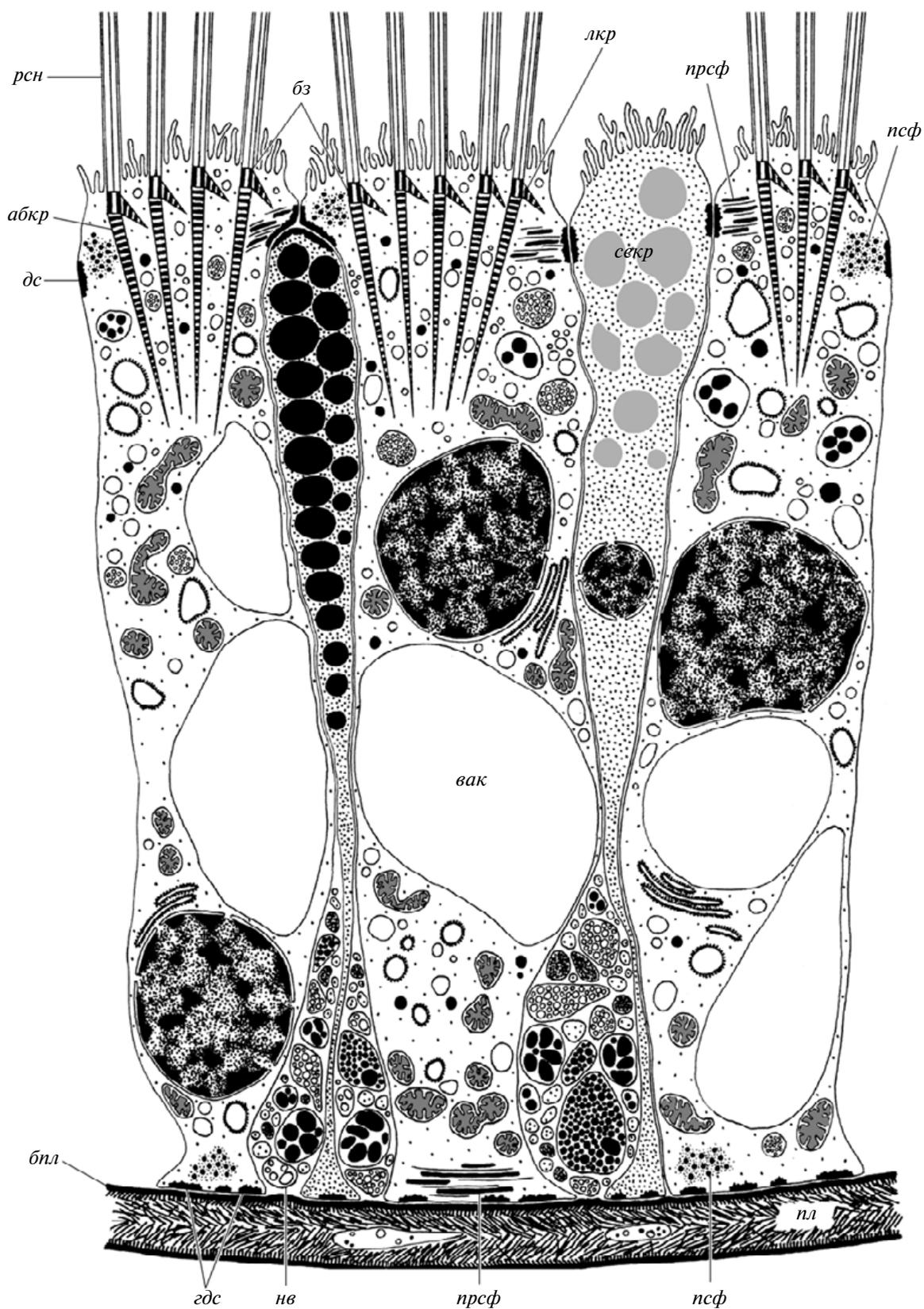


Рис. 7. Схема тонкого строения клеток basis diverticuli buccalae у *S. mereschkowskii*.

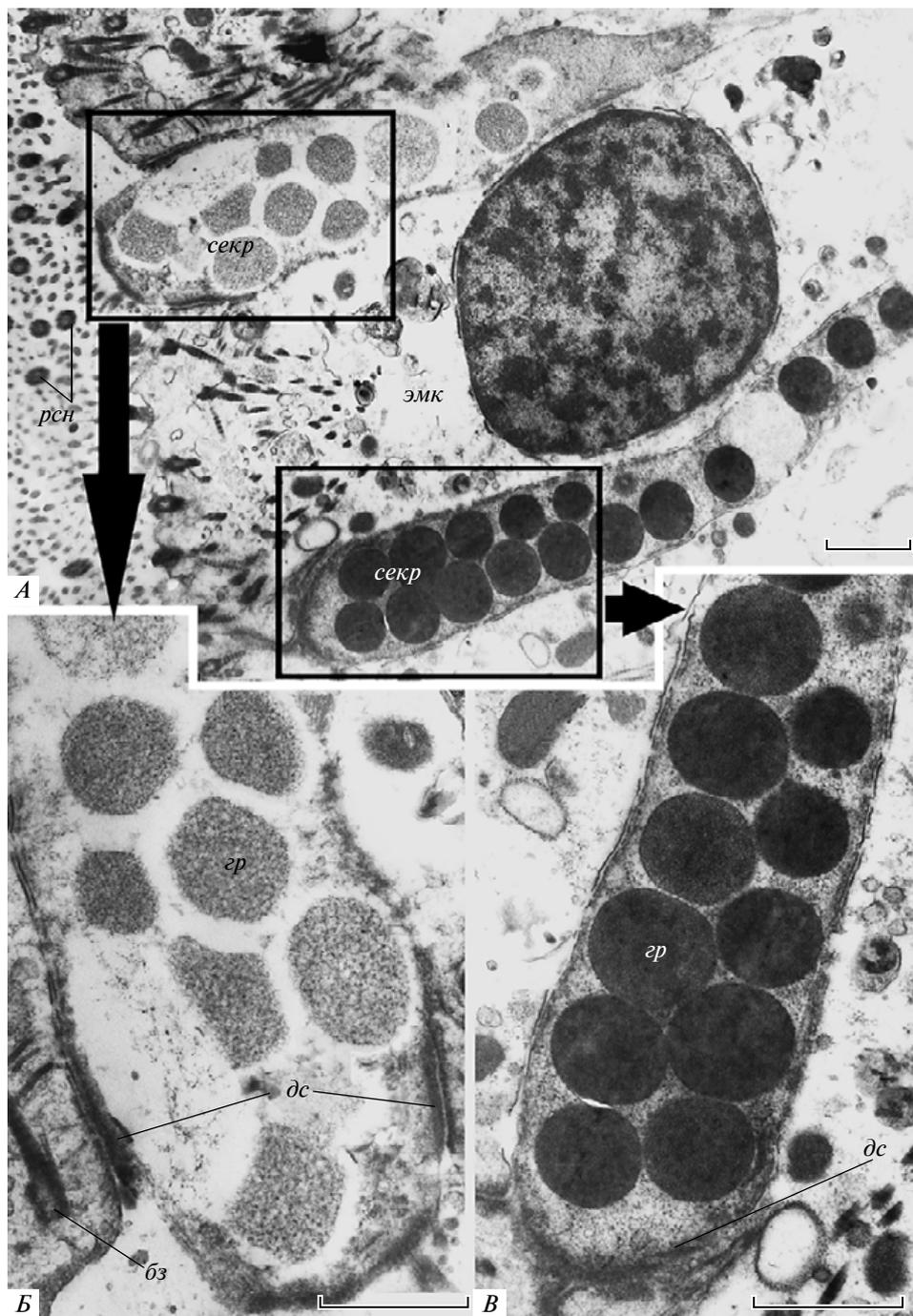


Рис. 8. Ультраструктура секреторных клеток basis diverticuli buccalae у *S. mereschkowskii*. Поперечные срезы. ТЕМ (JEM-100В). Масштаб 1 мкм.

ликом заполнена округлыми гранулами с электронно-плотным содержимым. Диаметр гранул может достигать 460 нм. Гранулы располагаются в порядке, напоминающем пчелиные соты (рис. 7, 8). Апикальная поверхность секреторных клеток несет многочисленные микроворсинки. В непосредственной близости к апикальной поверхно-

сти клеток, между микроворсинками и часто в желобках, соответствующих границам соседних клеток, располагаются тела симбиотических бактерий (рис. 9). Бактериальные клетки представляют собой спириллы. Диаметр бактерий 0.2, а длина — до 3 мкм. Расположение бактерий между микроворсинками позволяет предполагать, что

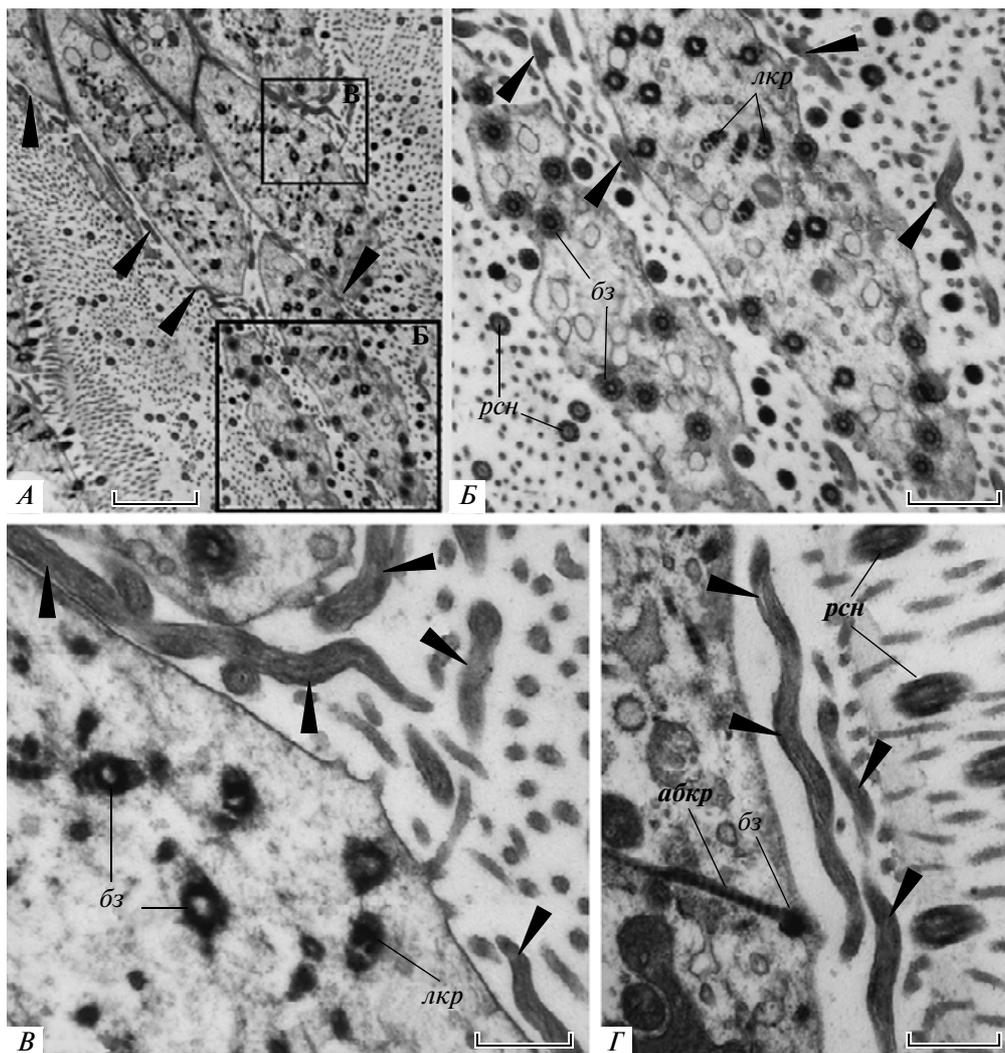


Рис. 9. Бактериальные клетки на поверхности и между клетками basis diverticuli buccalae у *S. mereschkowskii*. Тангенциальные (А, Б, В) и поперечный (Г) срезы. ТЕМ (JEOM-1011). Масштаб (мкм): А – 2, Б – 1, В, Г – 0.5. Стрелками указаны бактериальные клетки.

мы имеем дело с симбиотическими (в широком смысле) организмами, а не со случайно попавшими в глотку микроорганизмами.

Эпителиально-мышечные клетки basis diverticuli buccalae примерно в два раза шире секреторных клеток (рис. 7, 8). Их апикальная поверхность также образует многочисленные, иногда ветвящиеся микроворсинки. Помимо этого, каждая клетка несет на своей апикальной поверхности около 50 ресничек (рис. 9А, 9Б). Базальные тельца ресничек залегают в поверхностном слое цитоплазмы. От каждого базального тельца отходят два исчерченных корешка: длинный, идущий в апикально-базальном направлении, и короткий (латеральный), ориентированный параллельно апикальной поверхности клетки (рис. 7; 9Б; 10А, 10Б). Длинные корешки уходят в глубь цитоплаз-

мы под небольшим углом к поверхности, образуя сходящийся пучок (рис. 8А; 10В). Эпителиально-мышечные клетки, по-видимому, обладают пиноцитозной активностью, так как в отдельных участках апикальная мембрана формирует характерные впячивания (рис. 10Г; указано стрелкой). Ядра эпителиально-мышечных клеток располагаются, как правило, ближе к апикальной поверхности (рис. 7, 8А). Цитоплазма клеток содержит цистерны гладкого и шероховатого ЭПР и фагосомы.

В этих клетках обнаружены две системы филаментов. Первая система таких филаментов расположена в апикальных участках цитоплазмы (рис. 10А, 10Г). Пучки филаментов здесь ориентированы параллельно апикальной поверхности клеток и располагаются преимущественно по периметру клетки. В составе пучков удается разли-

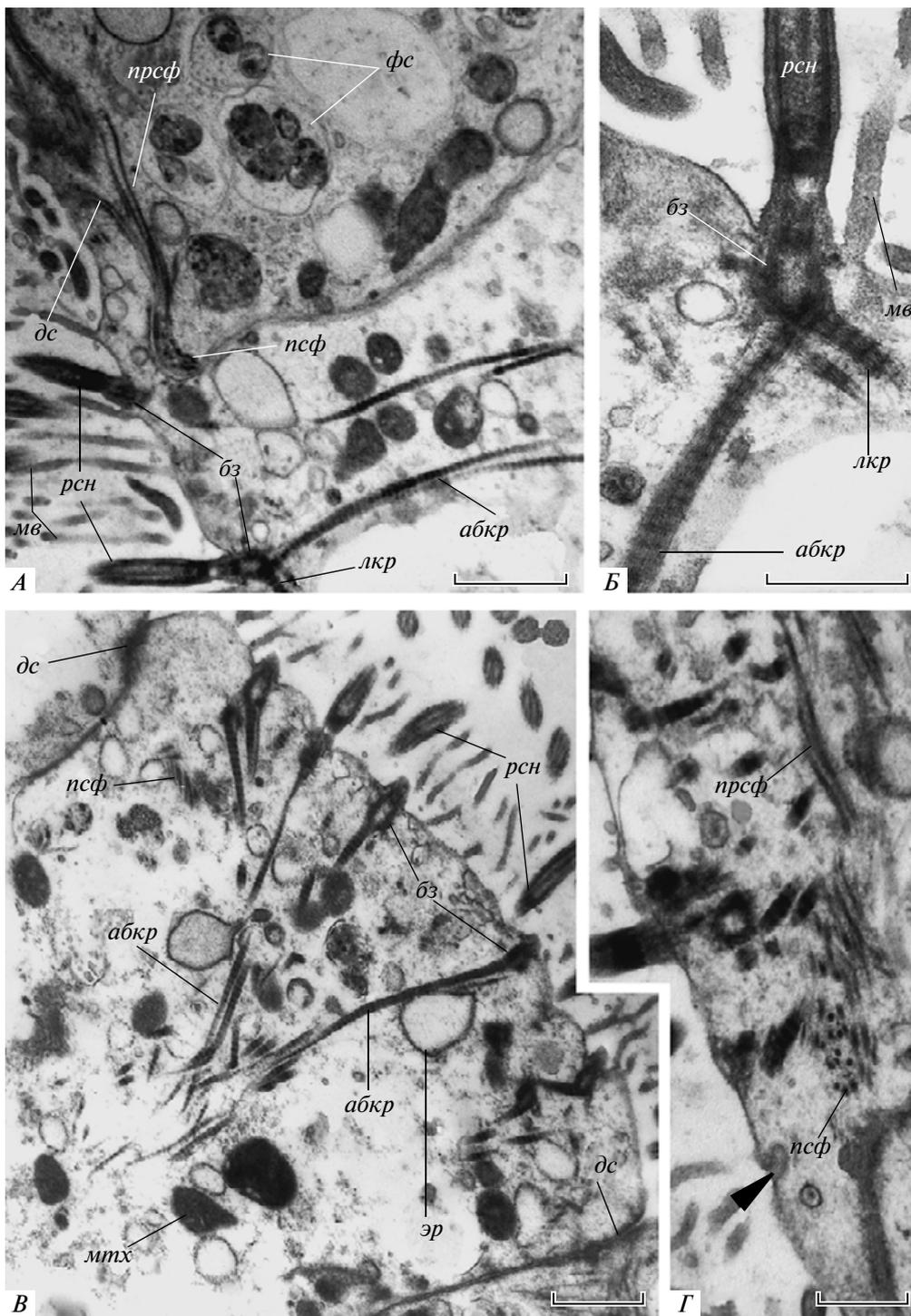


Рис. 10. Ультраструктура апикальных участков эпителиально-мышечных клеток basis diverticuli buccalae у *S. mereschkowskii*. Поперечные срезы. ТЕМ (А, Г – JEOM-1011, Б, В – JEM-100В). Масштаб (мкм): А – 1, Б – 0.5, В – 1, Г – 0.5. Стрелкой указано впячивание, свидетельствующее о пиноцитозной активности.

чить толстые (около 25 нм в диаметре) и тонкие (около 7–8 нм) филаменты (рис. 7; 10Г). Это позволяет предполагать, что эти филаменты – не тонкофибриллы, а миофиламенты, соответствующие

актину и миозину. Тем не менее, без соответствующих цитохимических исследований надежно идентифицировать указанные филаменты невозможно. В базальных участках эпителиально-мышеч-

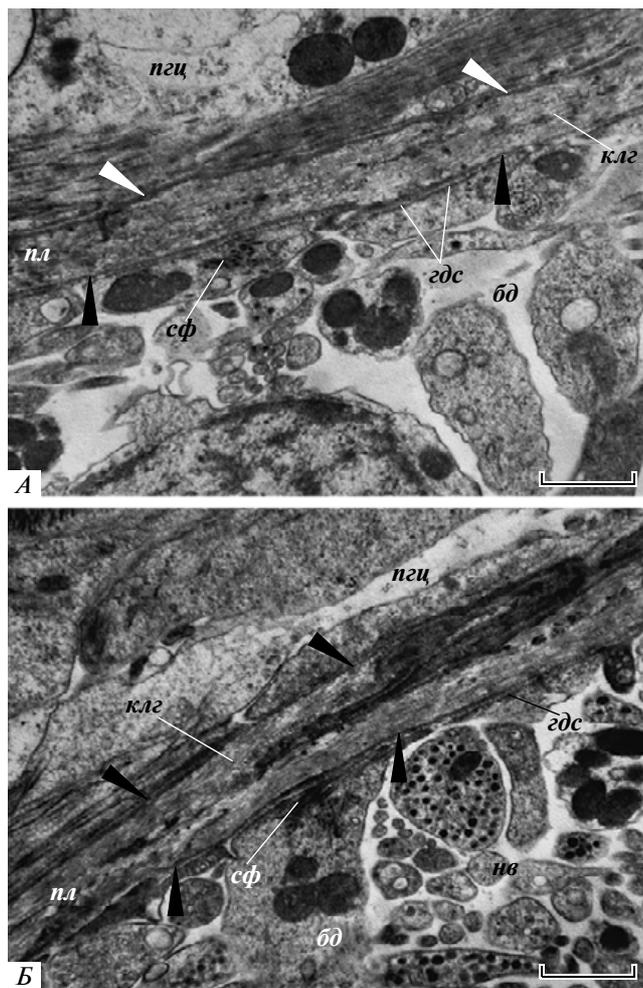


Рис. 11. Ультраструктура базальных участков эпителиально-мышечных клеток basis diverticuli buccalae у *S. mereschkowskii*. Поперечные срезы. ТЕМ (JEOM-1011). Масштаб 1 мкм. Стрелками указаны базальные пластинки соседних эпителиев.

ных клеток basis diverticuli buccalae имеется вторая система филаментов, в состав которой также входят толстые и тонкие филаменты, предположительно актин и миозин. Эти предположительно сократимые филаменты располагаются отдельными пучками (а не сплошным слоем) и в непосредственной близости к цитоплазматической мембране базальной поверхности клетки (рис. 11). Что касается ориентации базальных филаментов, то встречаются пучки, проходящие как в поперечном, так и в продольном (относительно оси тела) направлениях.

Отметим, что в базальных участках кишечного эпителия, образующего basis diverticuli buccalae, проходят пучки нервных волокон различного диаметра (рис. 7; 11Б).

Толщина энтодермального эпителия стенки isthmus diverticuli buccalae и pars anterior diverticuli

buccalae колеблется в пределах 25–120 мкм. Эпителий здесь образован клетками нескольких типов. Мы выделяем секреторные и эпителиально-мышечные клетки, а среди последних – вакуолизированные и невакуолизированные (рис. 12).

Секреторные клетки располагаются в дорсальном и боковых секторах основания pars anterior diverticuli buccalae, а также на всем протяжении рострума буккального дивертикула, т.е. в участках, не контактирующих со скелетным элементом. Практически вся цитоплазма секреторных клеток заполнена округлыми включениями (окруженными мембраной) с электронно-плотным содержимым, средний диаметр которых составляет 150 нм (рис. 12, 13). Базальные участки секреторных клеток образуют многочисленные выпячивания и отростки, которые проходят внутри соответствующих инвагинаций тех же секреторных клеток. Диаметр этих отростков 250–300 нм. В целом эта система сильно увеличивает площадь базальной поверхности секреторных клеток (рис. 12, 13).

Вторым типом клеток pars anterior diverticuli buccalae являются эпителиально-мышечные клетки. Они составляют основную массу клеток буккального дивертикула. Вакуолизированные эпителиально-мышечные клетки содержат крупные, электронно-светлые вакуоли (рис. 12; 14; 15). На поперечных срезах клеток, непосредственно примыкающих к скелетному элементу, эти вакуоли занимают примерно половину площади клетки (рис. 14). В других участках pars anterior diverticuli buccalae вакуолизированные эпителиально-мышечные клетки содержат вакуоли, которые на поперечных срезах занимают до 90% площади клетки (рис. 12; 15). Ядра вакуолизированных клеток деформированы крупными вакуолями и часто имеют необычную – сплюснутую или полумесяцеобразную – форму (рис. 12; 14; 15). Невакуолизированные эпителиально-мышечные клетки pars anterior diverticuli buccalae гораздо уже вакуолизированных и характеризуются более плотной цитоплазмой (рис. 12; 14).

В базальных участках всех эпителиально-мышечных клеток pars anterior diverticuli buccalae обнаруживаются мышечные филаменты. Здесь, так же как в эпителиально-мышечных клетках basis diverticuli buccalae, имеются и тонкие, предположительно актиновые, и толстые, предположительно миозиновые, филаменты. В клетках, не контактирующих со скелетным элементом (т.е. в боковых и дорсальных клетках pars anterior diverticuli buccalae), сократимые филаменты ориентированы и в кольцевом, и в апикально-базальном направлениях (рис. 12). В клетках, примыкающих к скелетному элементу, пучки сократимых фила-

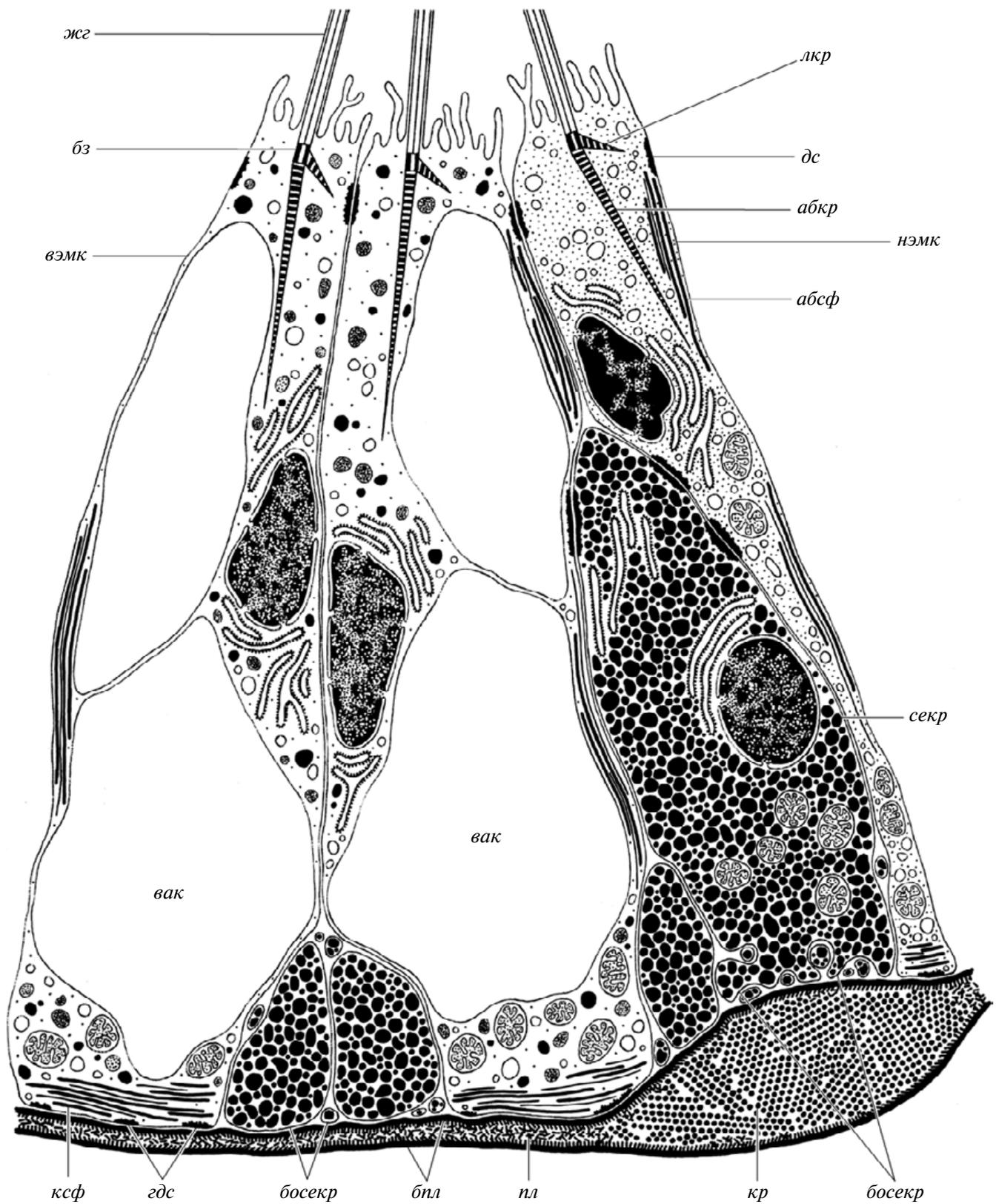


Рис. 12. Схема тонкого строения клеток pars anterior diverticuli buccalae у *S. mereschkowskii*.

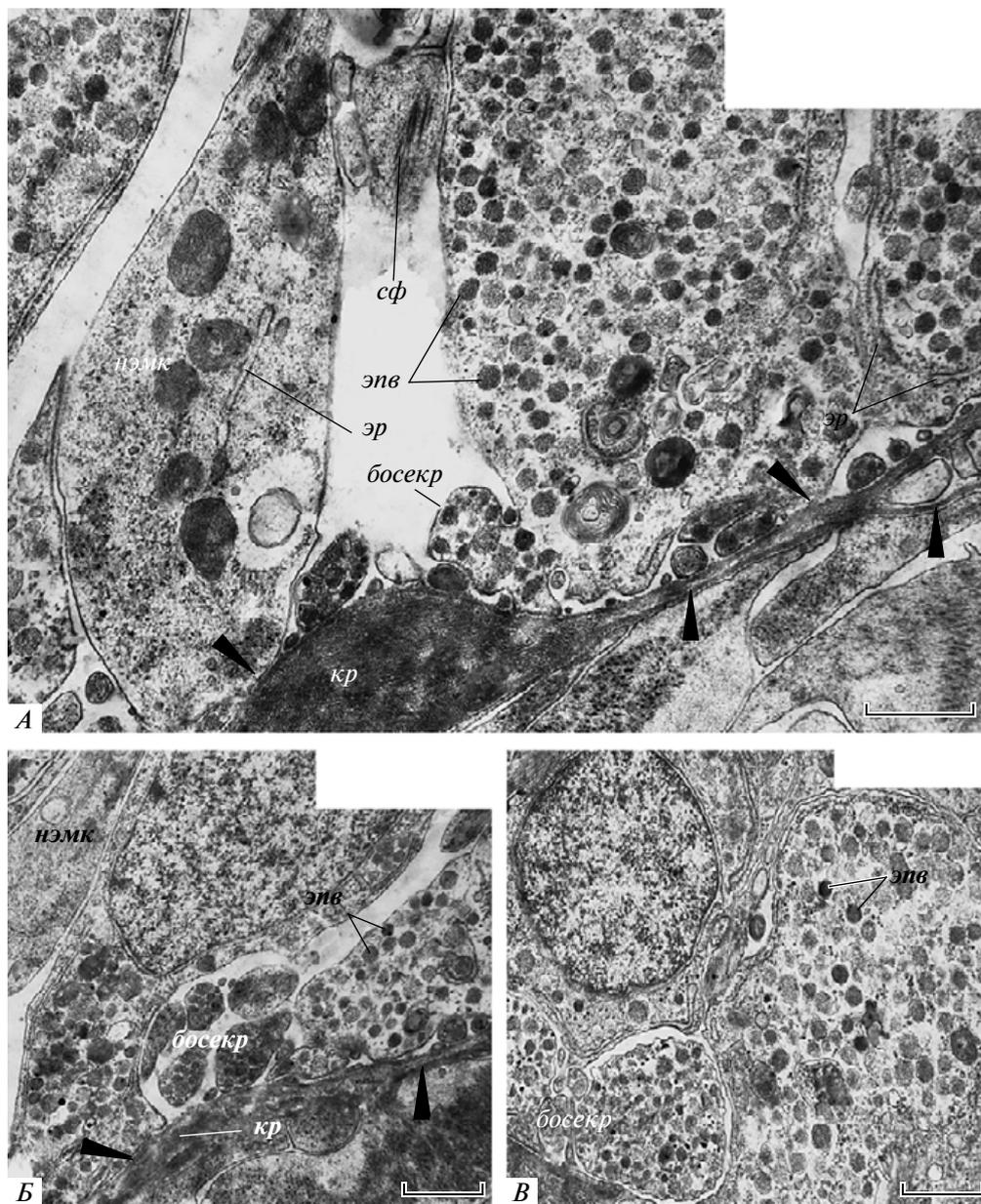


Рис. 13. Ультраструктура секреторных клеток *pars anterior diverticuli buccalae* у *S. mereschkowskii*. Поперечные срезы. ТЕМ (JEM-100B). Масштаб 1 мкм. Стрелками указаны базальные пластинки соседних эпителиев.

ментов проходят только в апикально-базальном направлении (рис. 14; 16А), а базальных кольцевых филаментов нет. Сокращение апикально-базальных филаментов, как можно предполагать, увеличивает просвет буккального дивертикула. Сокращение базальных кольцевых филаментов в боковых и дорсальных секторах *pars anterior diverticuli buccalae* способствует уменьшению диаметра буккального дивертикула и его просвета. Отсутствие базальных филаментов в вентральном секторе буккального дивертикула объясняется

тем, что его клетки покоятся здесь на жестком скелетном элементе.

Апикальные участки эпителиально-мышечных клеток несут микроворсинки, нередко ветвящиеся, высотой около 2 мкм, то есть более высокие, чем в *basis diverticuli buccalae* (рис. 16Б). Каждая клетка снабжена единственным жгутиком. От базального тела отходит два исчерченных корешка: один — длинный — идет в апикально-базальном направлении, а другой — короткий — под углом к апикальной поверхности клетки. В апи-

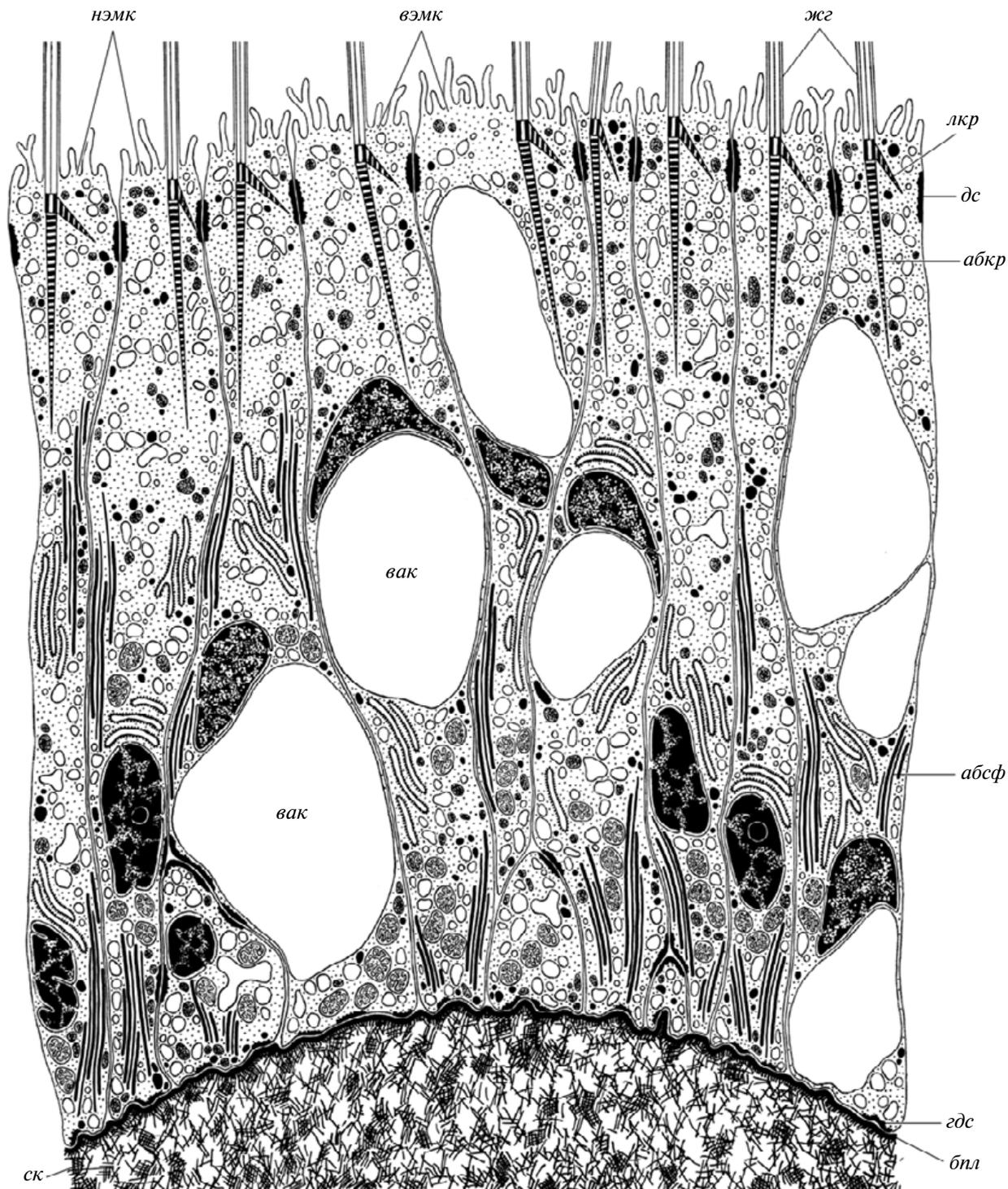


Рис. 14. Схема тонкого строения клеток pars anterior diverticuli buccalae у *S. mereschkowskii*, непосредственно примыкающих к скелетному элементу.

кальных частях эпителиально-мышечных клеток имеются многочисленные мелкие пузырьки с содержимым средней электронной плотности. Клетки pars anterior diverticuli buccalae связаны

между собой при помощи апикальных опоясывающих десмосом (рис. 16Б).

Буккальный дивертикул большинства Enteropneusta подразделяется на три отдела: основание,

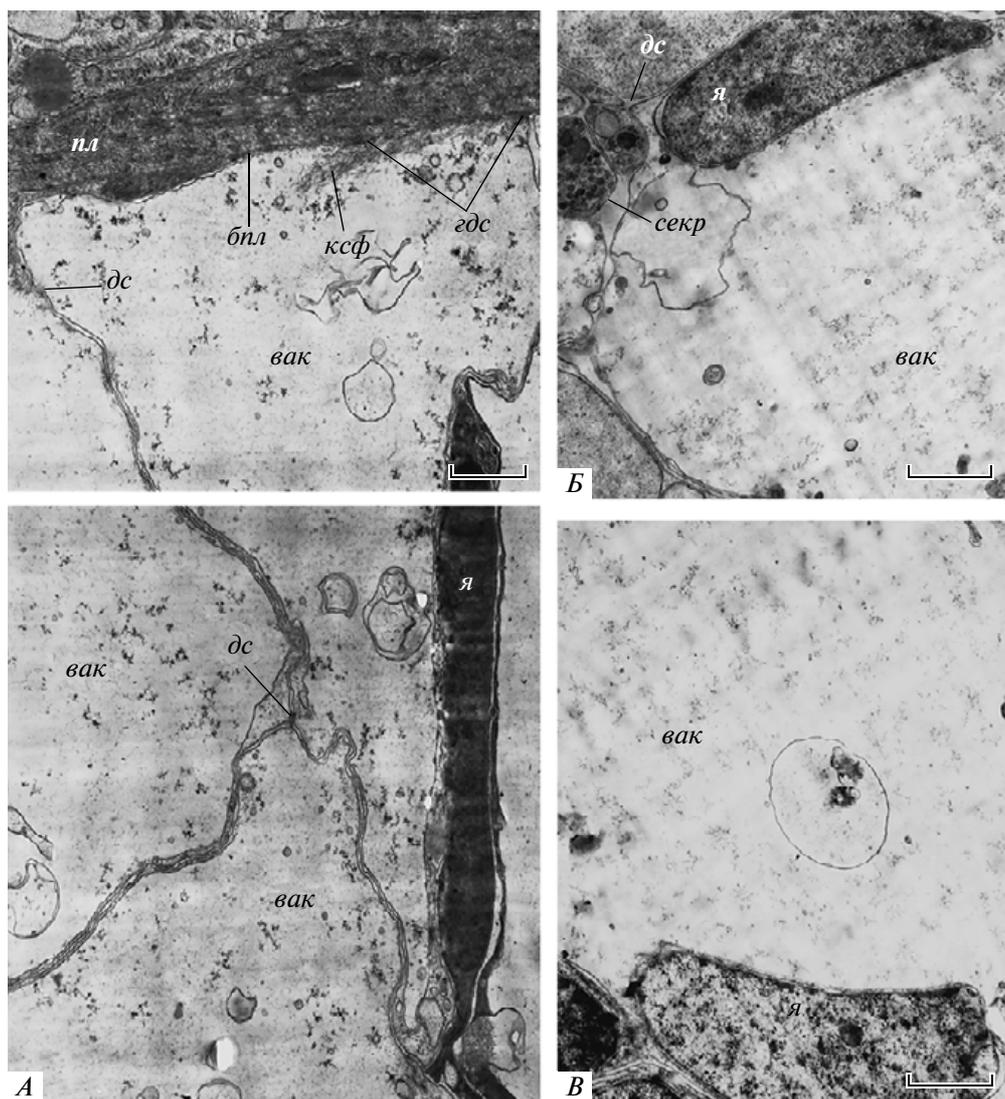


Рис. 15. Ультраструктура вакуолизированных эпителиально-мышечных клеток pars anterior diverticuli buccalae у *S. mereschkowskii*. Поперечные (А) и тангенциальные (Б, В) срезы. ТЕМ (JEM-100В). Масштаб 1.5 мкм.

перешеек и передняя часть. Четыре отдела (основание, перешеек, передняя часть и червеобразный отросток) есть только у представителей семейства Spengelidae (Spengel, 1893). У *Stereobalanus canadensis* совсем не выражен перешеек (isthmus diverticuli buccalae) (Van der Horst, 1939). У *S. mereschkowskii* буккальный дивертикул подразделен на три отдела типичным образом.

У родов *Spengelia*, *Schizocardium* и *Glandiceps* (Spengel, 1893, 1907; Willey, 1897; Jianmey, Xinzhen, 2005) червеобразный отросток буккального дивертикула представляет собой длинный (от одной трети до половины длины хоботка), как правило, твердый шнур, лежащий в центре хоботка и окруженный плотной базальной пластинкой. У *Harrimania maculosa* и *H. planktophilus*, а также у видов рода *Xenopleura* (Ritter, 1900; Gilchrist, 1925;

Cameron, 2002) буккальный дивертикул состоит из двух хорошо выраженных частей, соединенных перешейком, — передней мешковидной части (pars anterior diverticuli buccalae) и задней уплощенной, желобовидной части (basis diverticuli buccalae), разделенной дорсо-латеральными перетяжками на медианную и латеральные части — “трубчатые желобки” (“open troughs”, по: Cameron, 2002).

Морфология буккального дивертикула тесно связана со строением непарного скелетного элемента (рис. 17). Основание буккального дивертикула продолжается в модифицированный эпителий дорсальной стенки кишечника, который отделен от остального гастродермиса рожками скелетного элемента. Строение непарной пластинки скелетного элемента обуславливает те или

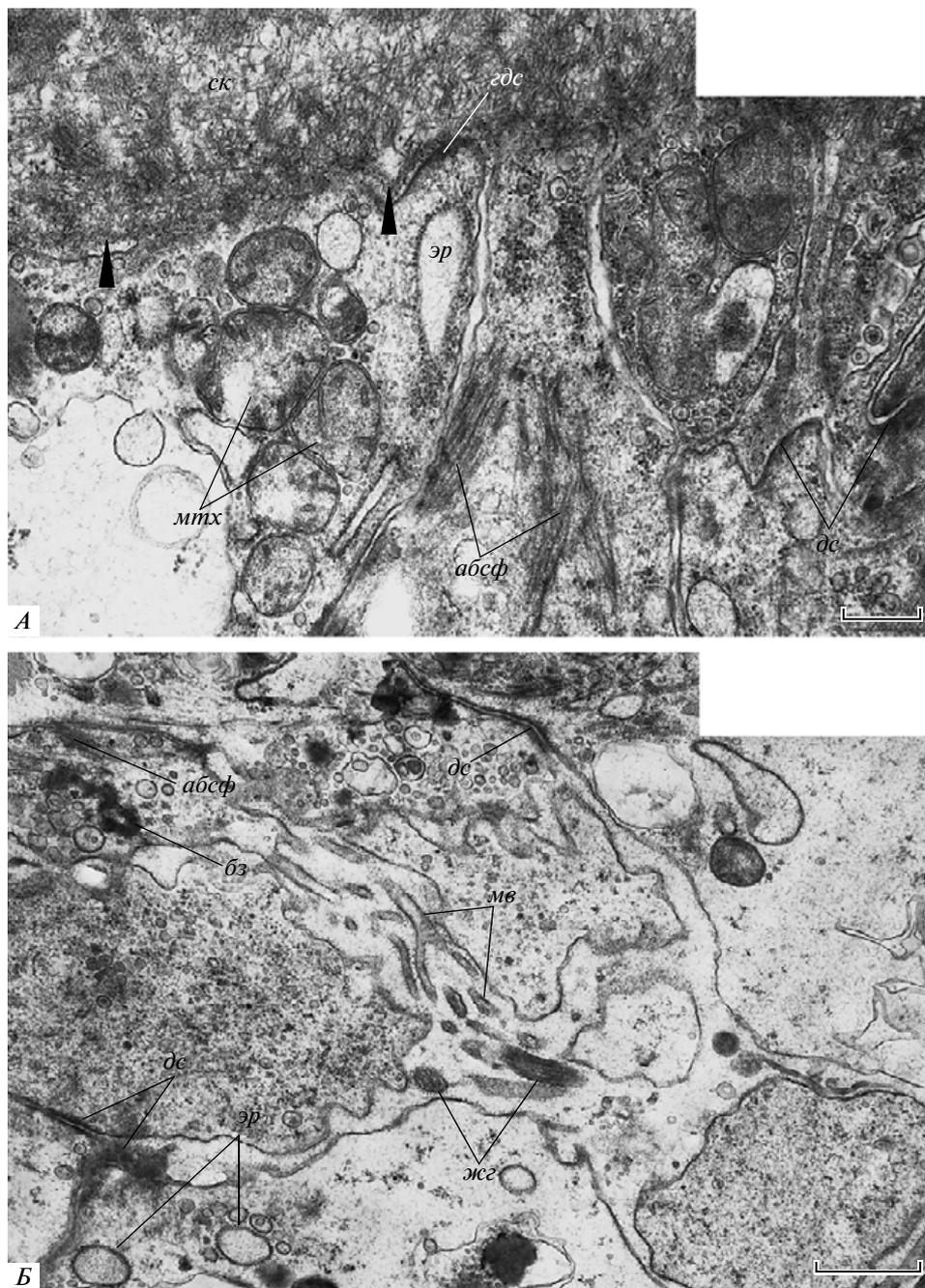


Рис. 16. Базальные участки клеток pars anterior diverticuli buccalae, прикрепленные к скелетному элементу (А). Просвет буккального дивертикула в области основания pars anterior diverticuli buccalae (Б). Поперечные срезы. ТЕМ (JEM-100В). Масштаб (мкм): А – 1.5, Б – 1. Стрелками указана базальная пластинка энтодермального эпителия pars anterior diverticuli buccalae.

иные модификации в строении isthmus diverticuli buccalae. У *Balanoglossus carnosus* выросты скелетной пластинки подразделяют буккальный дивертикул на три отдельных канала (Willey, 1899; Maser, 1913). У *H. kupfferi* выросты скелета разделяют перешеек буккального дивертикула на пять или шесть изолированных друг от друга трубчатых каналов (Spengel, 1893). Isthmus diverticuli buccalae у

S. mereschkowskii имеет латеральные крылья, которые покоятся на соответствующих латеральных крыльях скелетного элемента. На поперечных срезах они выглядят как латеральные карманы (рис. 6А). Подобные образования известны и у других видов Enteropneusta. Сильно развитые латеральные карманы на перешейке буккального дивертикула имеются у представителей рода



Рис. 17. Взаимное расположение непарного скелетного элемента и буккального дивертикула *S. mereschkowskii*. Вид сбоку. Масштаб 500 мкм. Темной штриховкой показан непарный скелетный элемент. Светлой штриховкой показан буккальный дивертикул. Пунктиром обозначена невидимая граница непарного скелетного элемента.

Glandiceps (Van der Horst, 1939). У *B. misakiensis* на перешейке развиты три слепых кармана: дорсальный и два дорсо-латеральных (Van der Horst, 1939).

Передняя часть скелетного элемента вдавливается в ткань буккального дивертикула, в результате чего у большинства видов в *pars anterior diverticuli buccalae* образуется три слепых кармана (вентральный и два латеральных), направленных назад (Spengel, 1893; Willey, 1899; Maser, 1913; Van der Horst, 1939). Такие карманы имеет и изученный нами *S. mereschkowskii*. Передняя часть буккального дивертикула *Glossobalanus hedleyi* (Hill, 1897) и *Glandiceps qingdaoensis* (Jianmey, Xinzhen, 2005) состоит из центрального мешка и пары латеральных карманов, а вентральный карман не развит. Только у *Protoglossus koehleri* и *Stereobalanus canadensis* слепые карманы полностью отсутствуют (Van der Horst, 1939).

У видов семейства Spengelidae рострум буккального дивертикула становится плоским и тянется вперед до кончика целомической полости хоботка — протоцеля (Human, 1959). *Glandiceps qingdaoensis* характеризуется короткой, округлой *pars anterior diverticuli buccalae*, лишенной рострума (Jianmey, Xinzhen, 2005). У *S. otagoensis* (Van der Horst, 1930) и изученного нами *S. mereschkowskii* рострум буккального дивертикула сохраняет конусовидную форму и не достигает конца протоцеля.

В научной и учебной литературе часто встречается утверждение о том, что буккальный дивертикул (“стомохорд”) является опорной структурой хоботка (Spengel, 1893; Bullock, 1940; Догель, 1975; и др.). В действительности буккальный дивертикул никак не связан с мощной мускулатурой хоботка и отделен от мышечного слоя обширным пространством целомической полости. Тем не менее, гистологическая структура буккального дивертикула несомненно говорит о его опорной функции, однако эта опорная функция связана с деятельностью перикарда. Буккальный диверти-

кул полухордовых функционирует как опорный элемент рено-перикардиального комплекса. Вакуолизованные ткани буккального дивертикула служат антагонистом по отношению к мускулатуре перикарда, которая обеспечивает давление крови в сердце и сосудах гломерулуса (Wilke, 1972; Balsler, Ruppert, 1990).

Особая ситуация характерна для представителей семейства Spengelidae, у которых имеется дорсо-вентральная септа, разделяющая хоботковый целом на правую и левую части. У *Glandiceps qingdaoensis* эта септа полностью разобщает правую и левую части хоботкового целома (Jianmey, Xinzhen, 2005). У других видов семейства Spengelidae дорсо-вентральная септа неполная, и правая и левая части хоботкового целома сообщаются между собой в передней части хоботка (Willey, 1897; Spengel, 1907; Jianmey, Xinzhen, 2005). Как указано выше, у представителей семейства Spengelidae буккальный дивертикул продолжается вперед в виде длинного отростка, к которому и прикрепляется дорсо-вентральная септа. Отметим, что септа, по крайней мере, у некоторых видов, тянется вперед дальше, чем червеобразный отросток (Jianmey, Xinzhen, 2005). Таким образом, червеобразный отросток буккального дивертикула по существу проходит внутри септы и в известной степени служит опорой для ее мышечных элементов. Мышечные клетки в этом случае прикрепляются непосредственно к базальной пластинке энтодермального эпителия червеобразного отростка (Spengel, 1893, 1907; Willey, 1897; Jianmey, Xinzhen, 2005).

Тонкое строение буккального дивертикула изучено преимущественно для клеток его передней части — *pars anterior diverticuli buccalae* (см. Welsch, Storch, 1970; Balsler, Ruppert, 1990). Отмечено, что передняя часть буккального дивертикула состоит из клеток двух типов: вакуолизованных клеток и гранулосодержащих (секреторных) клеток (Benito, Pardos, 1997). Для *H. kupfferi* и *Ptychodera flava* в составе буккального дивертикула описаны слизистые клетки (Welsch, Storch, 1970). Вероятно, эти клетки идентичны вакуолизованным клеткам, поскольку и те и другие демонстрируют одинаковую гистохимическую реакцию на мукус (см. Benito, Pardos, 1997).

В описанных в литературе случаях вакуолизованные клетки *pars anterior diverticuli buccalae* соединяются друг с другом апикальными десмосомами (“zonulae adhaerentes”) и снабжены единственной, крупной, медиально или базально расположенной вакуолью. Вакуоль может быть электронно-прозрачной или может содержать тонкий “порошкообразный” материал неизвестной природы (Benito, Pardos, 1997). У описываемого нами

S. mereschkowskii в вакуолизированных клетках буккального дивертикула вакуоли всегда содержат тонкий материал. Вельш и Шторх (Welsch, Storch, 1970) предполагают, что содержимое вакуолей может быть гликогеноподобным веществом; однако, это может быть и слизь (Benito, Pardos, 1997).

Апикальные участки вакуолизированных клеток буккального дивертикула образуют стенку просвета дивертикула. Бенито и Пардос (Benito, Pardos, 1997) сообщают, что каждая клетка снабжена многочисленными микроворсинками и единственным жгутиком. Жгутик характеризуется двумя базальными тельцами и двумя корешками, отходящими в глубину цитоплазмы. У исследованного нами *S. mereschkowskii* моноцилиарные клетки входят в состав *pars anterior diverticuli buccalae*, тогда как *basis diverticuli buccalae* состоит из мультицилиарных клеток. Длинный корешок ресничек в клетках буккального дивертикула *S. mereschkowskii* идет в глубь цитоплазмы в апикально-базальном направлении, а короткий — направлен параллельно апикальной поверхности клетки.

Заметим, что ряд авторов, исследовавших строение буккального дивертикула у *Pt. flava*, *H. kupfferi* и *Glossobalanus minutus* на ультраструктурном уровне, не нашли сократимые филаменты в клетках его стенки у упомянутых видов (Welsch, Storch, 1970; Benito, Pardos, 1997). Сократимые филаменты были найдены в стенке буккального дивертикула *Saccoglossus kowalevskii* (см. Balsler, Ruppert, 1990) и *S. mereschkowskii*.

Гранулосодержащие, или секреторные, клетки у изученных видов располагаются в самом основании эпителия *pars anterior diverticuli buccalae* и характеризуются неправильной формой, поскольку со всех сторон их окружают вакуолизированные клетки. Бенито и Пардос (Benito, Pardos, 1997) выделяют в цитоплазме секреторных клеток два вида гранул. К первому виду относятся крупные, округлые или эллипсоидные гранулы с содержанием средней электронной плотности. Второй вид представлен мелкими, круглыми гранулами высокой осмофильности. Мелкие гранулы часто наблюдаются у самой базальной пластинки, что, по мнению авторов исследования, свидетельствует о секреции (возможно — нейросекреции) в лакуны соединительной ткани. Функция крупных гранул неясна; гипотетически они могут быть промежуточным шагом к зрелым осмофильным гранулам (Benito, Pardos, 1997). В секреторных клетках *pars anterior diverticuli buccalae* *S. mereschkowskii* крупные гранулы встречаются достаточно редко. Не обнаружены и свободные осмофильные гранулы у базальной пластинки.

С другой стороны, на срезах часто встречаются тонкие базальные отростки секреторных клеток. Возможно, эти отростки и были приняты за выделенные гранулы, поскольку диаметр отростков зачастую практически не превосходит диаметра включений. В секреторных клетках сократимые филаменты не обнаружены.

По нашим данным, в составе *pars anterior diverticuli buccalae* у *S. mereschkowskii*, помимо секреторных и вакуолизированных эпителиально-мышечных клеток, есть третий тип клеток — невакуолизированные эпителиально-мышечные клетки. Эти клетки, в основном, составляют стенку, прилегающую к скелетному элементу. Сократимые филаменты в них располагаются только в апикально-базальном направлении.

Благодаря вакуолизированным клеткам, составляющим основную массу буккального дивертикула, этот орган и выполняет опорную функцию. Жидкость, наполняющая крупные вакуоли таких клеток, служит гидроскелетом, способным поддерживать массивный перикард с сердцем и мощную кровеносную сеть гломерулюса, а также латеральные выносящие артерии. Сократимые филаменты позволяют регулировать диаметр буккального дивертикула в целом, а также форму и диаметр его просвета. Сокращение радиальных филаментов увеличивает диаметр просвета, а сокращение кольцевых базальных филаментов приводит к уменьшению диаметра дивертикула и его просвета. Путем изменения диаметра просвета буккального дивертикула может регулироваться скорость водного потока, поступающего в дивертикул из глоточного отдела за счет работы ресничной выстилки. Буккальный дивертикул у всех изученных видов сохраняет связь с просветом кишечника; таким образом, нагнетание жидкости из кишечника в дивертикул может играть некоторую роль в поддержании ригидности этой структуры. С другой стороны, эта связь объясняет наличие в стенке буккального дивертикула секреторных клеток. Возможно, буккальный дивертикул наряду с опорной функцией выполняет и функцию своеобразной железы пищеварительного тракта. Вещества секреторных гранул, выделяемые в просвет буккального дивертикула, имеют возможность поступать в просвет кишечника.

Гайман (Huyan, 1959) упоминает о наличии в стенке буккального дивертикула базального нервного слоя, однако ни мы, ни другие авторы, исследовавшие ультраструктуру буккального дивертикула, не нашли отростков нервных клеток.

Буккальный дивертикул, характерный для *Enteropneusta*, имеется и у представителей класса *Pterobranchia*. У крыложаберных он направлен в головной щит — гомолог хоботка кишечнойдыша-

щих. Хоботок кишечнодышащих выполняет функцию локомоторного органа, а также, выделяя слизь, способствует осуществлению мукоцилиарного питания, тогда как его гомолог у крыложаберных — головной щит — является локомоторным и секреторирует гибкие трубочки ценоциума (“coenecium”) (Lester, 1988). В отличие от кишечнодышащих, буккальный дивертикул крыложаберных имеет очень толстую базальную пластинку, а в составе эпителия нет вакуолизированных клеток (Benito, Pardos, 1997).

Камерон (Cameron, 2000) предполагает, что структуру, подобную буккальному дивертикулу (“simple notochord”), можно назвать в числе характерных черт общего предка вторичноротых. По его мнению, исходно буккальный дивертикул был образован вакуолизированными клетками с миофиламентами, развитым внеклеточным матриксом и внеклеточными пространствами. Буккальный дивертикул полухордовых часто рассматривался как гомолог нотохорда (Шимкевич, 1889; Федотов, 1923; Беклемишев, 1964; Bateson, 1886; Dawydoff, 1948). Имеются, однако, существенные топографические отличия. По отношению к буккальному дивертикулу полухордовых дорсальный кровеносный сосуд (на котором располагается сердце полухордовых) расположен дорсальнее, а кишечная трубка — вентральнее. Что касается нотохорда, то по отношению к нему дорсальный кровеносный сосуд (aorta dorsalis) располагается вентральнее, а под ним, еще вентральнее, — кишечная трубка. Современные данные по экспрессии гомеобоксных генов показывают, что ген, отвечающий за формирование нотохорда у хордовых (Brachyury-T), не экспрессируется в развивающемся “нотохорде” кишечнодышащих (Peterson et al., 1999). У *Pt. flava* экспрессия этого гена отмечена в раннем развитии в инвагинирующем архентероне и в области бластопора (Tagawa et al., 1998).

Реальным гомологом нотохорда Chordata является, вероятно, вентральный кишечный желоб, описанный у ряда видов кишечнодышащих [Spengel, 1893 (для *Sch. peruvianum*); Gilchrist, 1925 (для *Xenopleura vivipara*); Van der Horst, 1930 (для *S. otagoensis*)]. Эта гомология возможна только в том случае, если мы примем концепцию перевернутости хордовых (Малахов, 1977, 1982; Hogan, 1995; Lacalli, 1995; Nübler-Jung, Arendt, 1999; и др.). Что касается буккального дивертикула (“стомохорда”), то он не имеет гомологов в теле хордовых животных, а представляет собой характерную черту представителей типа Nemichordata.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа поддержана грантом ведущих научных школ НШ-186.2008.4.

Буквенные обозначения на рисунках: *абкр* — апикально-базальный (длинный) корешок реснички или жгутика, *абсф* — апикально-базальные сократимые филаменты, *бд* — буккальный дивертикул, *бз* — базальные тельца ресничек или жгутиков, *босекр* — базальные отростки секреторных клеток, *бпл* — базальная пластинка, *вак* — вакуоль, *вр* — воротник, *вэмк* — вакуолизированная эпителиально-мышечная клетка, *гдс* — гемидесмосомы, *гл* — полость глотки, *гр* — электронно-плотные гранулы, расположенные в порядке, напоминающем пчелиные соты, *дорс* — дорсальная стенка кишечника, *дс* — десмосомы, *жг* — жгутики, *ккг* — коллагеновые волокна, *кр* — кровеносный сосуд (молекулы гемоглобина), *ксф* — кольцевые сократимые филаменты, *киш* — кишка, *лат* — латеральные стенки кишечника, *лк* — латеральный карман перешейка, *лкр* — латеральный (короткий) корешок реснички или жгутика, *мв* — микроворсинки, *мтх* — митохондрии, *нв* — нервные волокна, *нэмк* — невакуолизированная эпителиально-мышечная клетка, *пгц* — перигемальный целом, *пл* — пластинка основного вещества (ретикулярный слой), *пп* — поперечные перетяжки, *псф* — сократимые филаменты, срезанные поперечно, *прсф* — сократимые филаменты, срезанные продольно, *рси* — реснички, *секр* — секреторная клетка, *ск* — непарный скелетный элемент, *ст* — стебелек, *сф* — сократимые филаменты, *тл* — туловище, *фс* — фагосомы, *хб* — хоботок, *эмк* — эпителиально-мышечная клетка, *эпв* — электронно-плотные включения, *эр* — цистерны шероховатого ЭПР, *я* — ядро.

aldb — alae laterales diverticuli buccalae, *ali* — alae laterales isthmi, *bas* — basis diverticuli buccalae, *canc* — canales cornuum, *cand* — canalis dorsalis diverticuli buccalae, *cor* — рожки скелетного элемента (corni), *crdmv* — crista divisoria mediana ventralis, *fsub* — fossae subiculi, *ist* — isthmus diverticuli buccalae, *lisk* — непарная пластинка скелетного элемента (lamina imparis skeletale), *pa* — pars anterior diverticuli buccalae, *pai* — pars axialis isthmi, *pd* — paries dorsalis diverticuli buccalae, *rdv* — rostrum diverticuli buccalae, *sacv* — saccus ventralis, *vlisk* — vagina laminae imparis skeletale, *vr* — vagina rostri.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Беклемишев В.Н., 1964. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. М.: Наука. Т. 1. Проморфология. 432 с. Т. 2. Органология. 446 с.

- Догель В.А., 1975. Зоология беспозвоночных: Учебник для университетов. М.: Высшая школа. 560 с.
- Ежова О.В., Малахов В.В., 2010. Микроскопическая анатомия и ультраструктура скелетно-рено-перикардального комплекса *Saccoglossus mereschkowskii* Wagner, 1885 (Hemichordata, Enteropneusta). 1. Скелетный элемент // Зоологический журнал. Т. 89. № 3. С. 259–271.
- Малахов В.В., 1977. Проблема основного плана строения в различных группах вторичноротых животных // Журн. общей биологии. Т. 38. № 4. С. 485–499. — 1982. Новый взгляд на происхождение хордовых // Природа. № 5. С. 12–19.
- Федотов Д.М., 1923. К вопросу о гомологии целомов иглокожих, кишечножаберных и хордовых // Известия Биол. н.-и. ин-та Пермск. ун-та. Т. 2. № 1. С. 1–11.
- Шимкевич В.М., 1889. Наблюдения над фауной Белого моря. I. *Balanoglossus mereschkowskii* Wagner // Труды СПб об-ва естествоиспытателей. Т. 20. № 2. С. 1–74.
- Balser E.J., Ruppert E.E., 1990. Structure, ultrastructure, and function of the preoral heart-kidney in *Saccoglossus kowalevskii* (Hemichordata, Enteropneusta) including new data on the stomochord // Acta Zoologica (Stockholm). № 71. P. 235–249.
- Bateson W., 1886. The ancestry of the Chordata // Quarterly J. of Microscopical Science. № 26. P. 535–571.
- Benito J., Pardos F., 1997. Hemichordata. N.-Y.: Wiley-Liss. V. 15. P. 15–101.
- Bullock T.H., 1940. The functional organization of the nervous system of Enteropneusta // Biological Bulletin. № 79. P. 91–113.
- Cameron C.B., 2000. The phylogeny of the Hemichordata and ecology of two new enteropneust species from Barkley Sound. Diss. Dr. of Philosophy. Edmonton: Alberta Fall. 178 p. — 2002. The anatomy, life habits, and later development of a new species of enteropneust, *Harrimania planktophilus* (Hemichordata: Harrimaniidae) from Barkley Sound // Biological Bul. № 202. P. 182–191.
- Dawydoff C., 1948. Embranchement des Stomocordés // Traité de Zool. № 11. P. 367–532.
- Gilchrist J., 1925. *Xenopleura vivipara*, (Enteropneusta) // Quarterly J. of Microscopical Science. № 69. P. 555–573.
- Hill J.P., 1897. Enteropneusta of Funafuti. Parts I, II // Australian Museum Memoir. № 3. P. 203–10.
- Hogan B., 1995. Upside-down ideas vindicated // Nature. № 371. P. 210–211.
- Hyman L.H., 1959. The Invertebrates: Smaller Coelomate Groups. N. Y.: McGraw-Hill Book Company. V. 5. P. 72–154.
- Jianmey A.N., Xinzhen L.I., 2005. First record of the family Spengeliidae (Hemichordata: Enteropneusta) from Chinese waters, with description of a new species // J. of Natural History. V. 39. № 22. P. 1995–2004.
- Lacalli T.C., 1995. Dorsoventral axis inversion // Nature. № 373. P. 110–111.
- Lester S.M., 1988. Settlement and metamorphosis of *Rhabdopleura normani* (Hemichordata: Pterobranchia) // Acta Zoologica (Stockholm). № 69. P. 111–120.
- Maser O., 1913. Über *Balanoglossus carnosus* (Willey) und eine ihm nahestehende neue Art von Neucaledonien // Zoologische Jahrbuecher (Anatomie). Bd. 33.
- Nübler-Jung K., Arendt D., 1999. Dorsoventral axis inversion: Enteropneust anatomy links invertebrates to chordates turned upside down // Journal of Zoological System. Evol. Research. № 37. P. 93–100.
- Peterson K.J., Cameron R.A., Tagawa K., Satoh N., Davidson E.H., 1999. A comparative molecular approach to mesodermal patterning in basal deuterostomes: the expression pattern of Brachyury in the enteropneust hemichordate *Ptychodera flava* // Development. № 126. P. 85–95.
- Ritter W.E., 1900. Papers from the Harriman Alaska Expedition. II. *Harrimania maculosa*, a new genus and species of Enteropneusta from Alaska, with special regard to the character of its notochord // Proceedings of the Washington Academy of Science. № 2. P. 111–132.
- Ruppert E.E., Fox R.S., Barnes R.D., 2004. Invertebrate Zoology. Belmont: Thomson Brooks/Cole. V. 27. P. 857–871.
- Spengel J.W., 1893. Die Enteropneusten des Golfes von Neapel // Fauna und Flora des Golfes von Neapel. Herausgegeben von der Zoologischen Station zu Neapel. Monograph. № 18. P. 1–757. — 1907. *Glandiceps malayanus* n. sp. und verwandte Arten der Gattung *Glandiceps* // Studien über die Enteropneusten der Siboga-Expedition. № 33. P. 98–122.
- Tagawa K., Humphreys T., Satoh N., 1998. Novel pattern of Brachyury gene expression in hemichordate embryos // Mechanisms of Development. V. 75. № 1-2. P. 151–5.
- Van der Horst C.J., 1930. Observations on some Enteropneusta // Vidensk. Meddel. Dansk Naturhist. For Kob. № 89. P. 135–200. — 1939. Hemichordata. Bronns H.G. Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Leipzig: Leipzig. Akademische Verlagsgesellschaft M. B. H. 726 p.
- Welsch U.D., Storch V., 1970. The fine structure of the stomochord of the enteropneusts *Harrimania kupfferii* and *Ptychodera flava* // Zeitschrift fuer Zellforschung und Mikroskopische Anatomie. № 107. P. 234–239.
- Wilke U., 1972. Der Eicheldarm der Enteropneusten als Stützorgan für Glomerulus und Perikardialvesikel // Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft. № 66. P. 93–96.
- Willey A., 1897. *Spengelia*, a new genus of Enteropneusta // Quarterly J. of Microscopical Science. V. 40. № 4. P. 623–631. — 1899. Enteropneusta from the South Pacific, with notes on the West Indian species. Zoological results. Part 3. Cambridge: Cambridge University Press. P. 223–334.

MICROSCOPIC ANATOMY AND FINE STRUCTURE OF THE SKELETON-HEART-KIDNEY COMPLEX IN *SACCOGLOSSUS MERESCHKOWSKII* (HEMICHORDATA, ENTEROPNEUSTA). 2. BUCCAL DIVERTICULUM

O. V. Ezhova, V. V. Malakhov

Faculty of Biology, Moscow State University, Moscow 119991, Russia

e-mail: olga_ejova@mail.ru

It is the second report from the series about the microscopic anatomy and fine structure of the skeleton-heart-kidney complex in the acorn worm, *Saccoglossus mereschkowskii* Wagner 1885. In *S. mereschkowskii*, the buccal diverticulum consists of three parts. The first part is base (basis); it consists of the dorsal wall (paries dorsalis) with the middorsal groove (canalis dorsalis), two horn grooves (canales cornuum), and the ventral ridge (crista divisoria mediana ventralis). The second part is the isthmus (isthmus); it includes the axial part (pars axialis), the lateral wings (alae laterales), and the ventral invagination – vagina laminae imparis. The third one is the anterior part (pars anterior); it bears the conical depression – vagina rostri, the latero-ventral fossae subiculi, the ventral pouch – saccus ventralis, two lateral pouches – sacci laterales, and the rostrum. The buccal diverticulum consists of the gland cells and the ciliary epithelial-muscular cells that may be vacuolated and non-vacuolated. The buccal diverticulum varies in different species of enteropneusts. In Ptychoderidae and Harrimaniidae, it is divided into three parts. Their isthmus includes the tubes or the lateral pockets. In Spengelidae, there is the fourth anterior part – the vermiform process.