

УДК 593.93

МИКРОСКОПИЧЕСКАЯ АНАТОМИЯ ОСЕВОГО КОМПЛЕКСА ОРГАНОВ МОРСКОЙ ЗВЕЗДЫ *ASTERIAS RUBENS* (ECHINODERMATA, ASTEROIDEA)

© 2013 г. О. В. Ежова¹, Е. А. Лаврова¹, В. В. Малахов^{1,2}

¹Биологический факультет Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Москва 119991, Россия

²Дальневосточный Федеральный университет, Владивосток 690950, Россия

e-mail: olga_ejova@mail.ru

Поступила в редакцию 02.02.2012 г.

Осевой комплекс органов — одна из наиболее характерных особенностей иглокожих. Описание его строения в литературе противоречиво. В работе методами гистологической техники переисследована микроскопическая анатомия осевого комплекса органов морской звезды *Asterias rubens*. Осевой комплекс расположен в толще стенки интеррадиуса CD и вытянут в орально-аборальном направлении. Каменистый канал сообщается на аборальном конце с осевым целомом, а на оральном — с амбулакральным кольцом. Осевой целом на аборальной стороне открывается в каменистый канал и ампулу madreporita, а на оральной стороне — во внутренний перигемальный целом. Осевой орган представляет собой сеть кровеносных сосудов, залегающих между базальными пластинками целотелиев перикардиального, осевого и перигемальных целомов. Сердце *Asterias rubens* представляет собой часть осевого органа, которая разделяет последний на оральную и аборальную части. Обширная оральная часть осевого органа открывается в околоротовое кровеносное кольцо, проходящее в мезентерии между перигемальными целомами, а меньшая по размеру аборальная часть — в гемоцель аборальной стенки тела. Так как кровеносная лакуна одной из пяти парных гонад, расположенной в интеррадиусе CD, сообщается с сердцем и сосудами осевого органа, то генитальный целом является неотъемлемой частью осевого комплекса. Обсуждаются неточности и ошибки, существующие в учебной и научной литературе относительно строения осевого комплекса органов морских звезд. На основе анализа строения осевого комплекса органов сделан вывод о том, что движение крови по осевому органу происходит преимущественно от аборальной стороны звезды к оральной стороне.

Ключевые слова: осевой комплекс, морские звезды, иглокожие, микроскопическая анатомия, Asteroidea, Echinodermata.

DOI: 10.7868/S0044513413020062

Осевой комплекс органов является одной из наиболее характерных черт организации иглокожих. Его строение, гомология его частей органам других вторичноротых животных и филогенетическое значение этих гомологий активно обсуждаются уже более сотни лет (см. Bather, 1900; Федотов, 1923, 1951, 1966; Fedotov, 1924; Cuénot, 1948; Numan, 1955; Иванова-Казас, 1978; Иванов и др., 1985; Ruppert, Balser, 1986; Chia, Koss, 1994; Tagawa et al., 1998; Peterson, Cameron et al., 1999; Peterson, Harada et al., 1999; Shoguchi et al., 1999; Cameron, 2000; Janies, 2001; Ruppert et al., 2004; Вестхайде, Ригер, 2008). Организация осевого комплекса органов морских звезд описана в оригинальных работах нескольких авторов (Hamann, 1885; Cuénot, 1887; Pietschmann, 1906; Chadwick, 1923; Hayashi, 1935; Bargmann, von Hehn, 1968; Warnau, Jangoux, 1992). Тем не менее в анатомии осевого комплекса органов есть ряд неясных моментов, в резуль-

тате чего реконструкции этого органа в разных источниках не совпадают, а гомологизация всего комплекса и его частей остаются проблематичными. Анализ литературы показывает, что даже в крупных руководствах, которые многие десятилетия служат основным источником сведений по организации иглокожих, строение осевого органа описано по-разному (см. Cuénot, 1948; Numan, 1955; Ubaghs, 1967; Иванов и др., 1985; Goldschmid, 1996; Ruppert et al., 2004). Это препятствует правильному пониманию организации осевого комплекса органов, анализу его строения в сравнительно-морфологическом и функциональном плане, а также изложению его строения в учебных курсах. Все вышесказанное побудило нас предпринять переисследование организации осевого комплекса органов морской звезды *Asterias rubens* Linnaeus 1758, относящейся к семейству Asteriidae отряда Forcipulatida.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для работы использовали неполовозрелые экземпляры *A. rubens* размером от 5 мм до 2 см, собранные в окрестностях Беломорской биологической станции МГУ им. Н.А. Перцова (пос. Приморский Лоухского р-на Карельской республики) в Кандалакшском заливе Белого моря летом (июль–август) 2009 г. Животные добыты на глубине 2–10 м на каменистых грунтах в зарослях ламинарий и багрянков. Мелкие экземпляры (до 1 см) использованы для гистологических исследований целиком, у более крупных экземпляров был использован только диск без лучей.

Для гистологического исследования животные зафиксированы в жидкости Буэна, а затем перенесены для консервации в 70%-ный этиловый спирт. Для подготовки материала к гистологической обработке осуществляли декальцинацию одним из двух методов: в азотной кислоте по стандартной методике или с применением раствора ЭДТА (Трилон Б, Хелатон-3) (Валовая, Кавтарадзе, 1993). Для изучения микроскопической анатомии использовали стандартную методику дегидратации материала в спиртах восходящей концентрации, пропитки парапластом и разложения на срезы толщиной 5 мкм. Всего на световом уровне исследовано 7 экз. и изготовлено 7 серий срезов диска в области осевого комплекса: 3 серии в мадрепоровой плоскости и 4 серии “в плоскости звезды”, т.е. перпендикулярно орально-аборальной оси. Фотографии гистологических срезов изготавливались при помощи фотомикроскопа “Zeiss Axioplan 2 imaging”.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Осевой комплекс органов *A. rubens* расположен в интеррадиусе CD и вытянут в орально-аборальном направлении (рис. 1). В его состав входят следующие органы: каменистый канал, осевой целом (аксоцель), перигемальные целомы, перикардиальный целом, сердце, осевой орган и гениальный целом.

Каменистый канал представляет собой трубчатый орган с частично обызвествленными стенками. Внутренний просвет каменистого канала выстлан столбчатым жгутиковым эпителием. У мелких экземпляров просвет каменистого канала имеет более или менее округлую форму; у более крупных экземпляров имеется эпителиальный гребень, вдающийся в просвет каменистого канала со стороны радиуса D (рис. 2Б). Аборальный конец каменистого канала открывается в ампулу мадрепорита (рис. 2А). На оральной стороне ка-

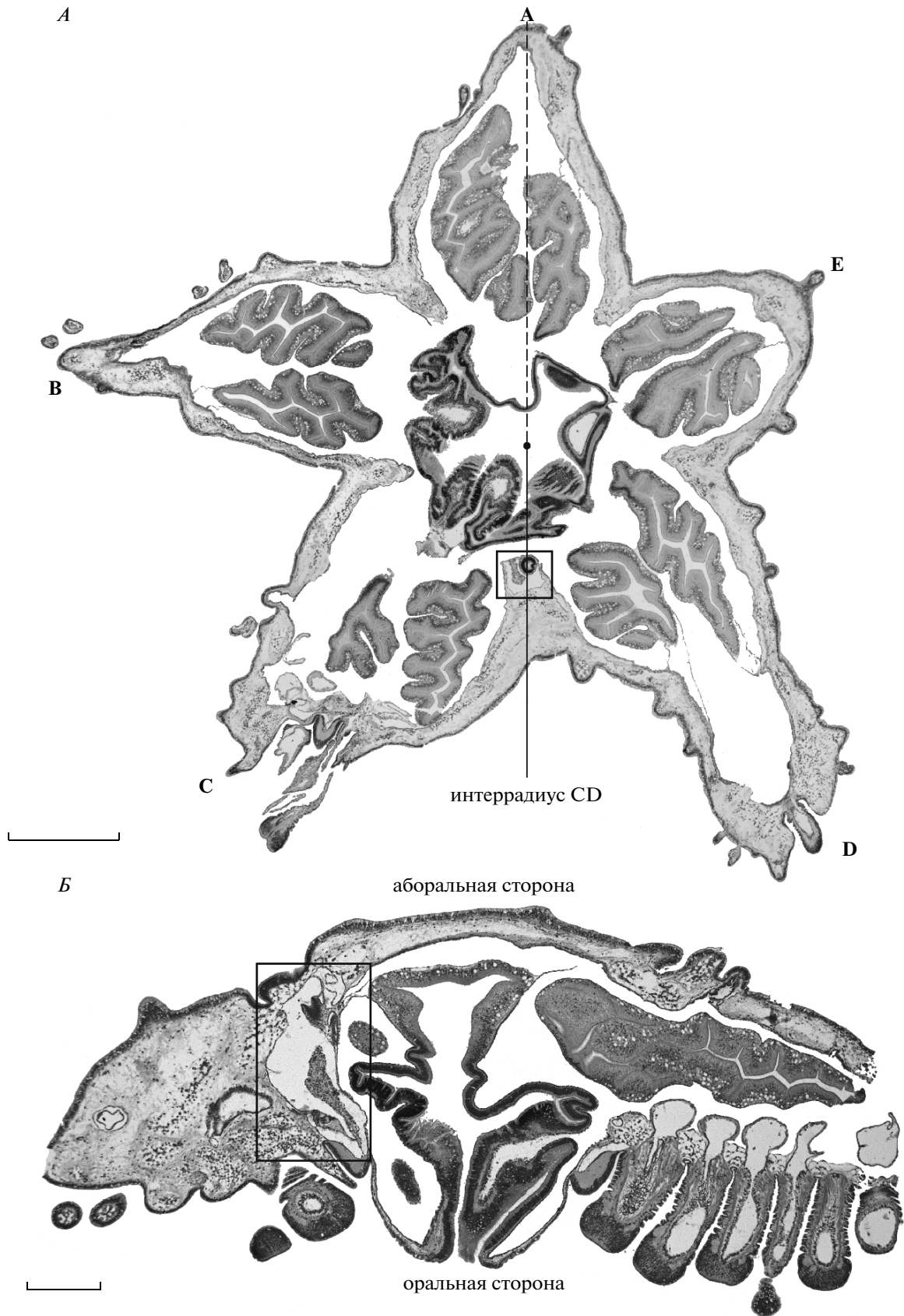
менистый канал изгибается почти под прямым углом и открывается в амбулакральное целомическое кольцо с внутренней стороны (рис. 2В).

Осевой целом (левый аксоцель) представляет собой удлинённый в орально-аборальном направлении мешок, который на всем своем протяжении охватывает каменистый канал преимущественно с внешней стороны (т.е. со стороны интеррадиуса CD) (рис. 3). Целотелий осевого целома представлен плоским моноцилиарным эпителием. На аборальной стороне осевой целом образует вырост, огибающий каменистый канал и заходящий на сторону радиуса D (рис. 3). Этот вырост и открывается непосредственно в каменистый канал со стороны радиуса C (рис. 2А).

Таким образом, каменистый канал сообщается и с осевым целомом (на аборальной стороне), и с амбулакральным кольцом (на оральной стороне) (рис. 2В). На оральной стороне осевой целом открывается во внутреннее целомическое кольцо перигемальной системы (рис. 3). Как известно, перигемальная система включает два кольцевых целома (наружный и внутренний), которые разделены мезентерием. Внутренний перигемальный целом является продолжением аксоцеля (т.е. левого протоцеля). Наружный перигемальный целом не связан ни с аксоцелом, ни с соматоцелом (хотя в онтогенезе он развивается как производное левого соматоцеля — см. Иванова-Казас, 1978). Таким образом, вокруг рта у *A. rubens* имеется три целомических кольца: амбулакральное (в которое открывается каменистый канал), внутреннее перигемальное (с которым соединяется осевой целом) и наружное перигемальное (рис. 4). По отношению к амбулакральному кольцу перигемальные целомы сдвинуты к оральной стороне животного. В мезентерии между перигемальными целомами проходит оральный кольцевой кровеносный сосуд (рис. 2В). Его стенка с одной стороны образована целотелием внутреннего перигемального кольца (производного левого аксоцеля), тогда как с другой стороны она образована целотелием наружного перигемального целома (производного левого соматоцеля). Стенка сосуда, образованная целотелием внутреннего перигемального целома, впячена в него, так что сосуд по существу проходит внутри этого целома. Кровеносная сеть осевого органа впадает в оральное кровеносное кольцо в интеррадиусе CD (рис. 3).

Перикардиальный целом (производное правого аксоцеля) *A. rubens* — это замкнутая целомическая полость диаметром около 125–175 мкм (у звезд размером 5 мм), которая располагается на аборальной стороне, примыкая к ампуле (рис. 3, 4А).

Рис. 1. Расположение осевого комплекса (выделен прямоугольной рамкой) в теле *A. rubens*. А — срез, перпендикулярный орально-аборальной оси; Б — срез в мадрепоровой плоскости по линии указанного интеррадиуса. Масштаб (мкм): А — 500, Б — 200.



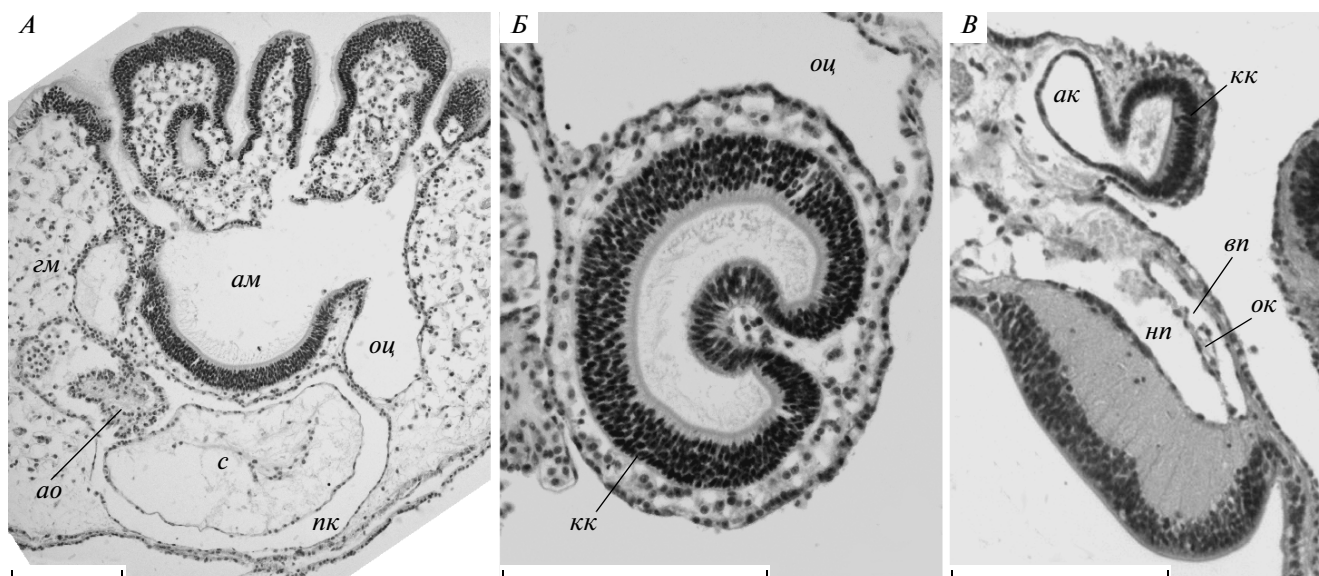


Рис. 2. Каменистый канал *A. rubens*. *A* — место сообщения каменистого канала с ампулой madreporита и с осевым целомом, срез прошел перпендикулярно орально-аборальной оси; *Б* — центральная часть каменистого канала, срез прошел перпендикулярно орально-аборальной оси; *В* — место сообщения каменистого канала с амбулакральным кольцом, срез в madreporовой плоскости. Масштаб 100 мкм.

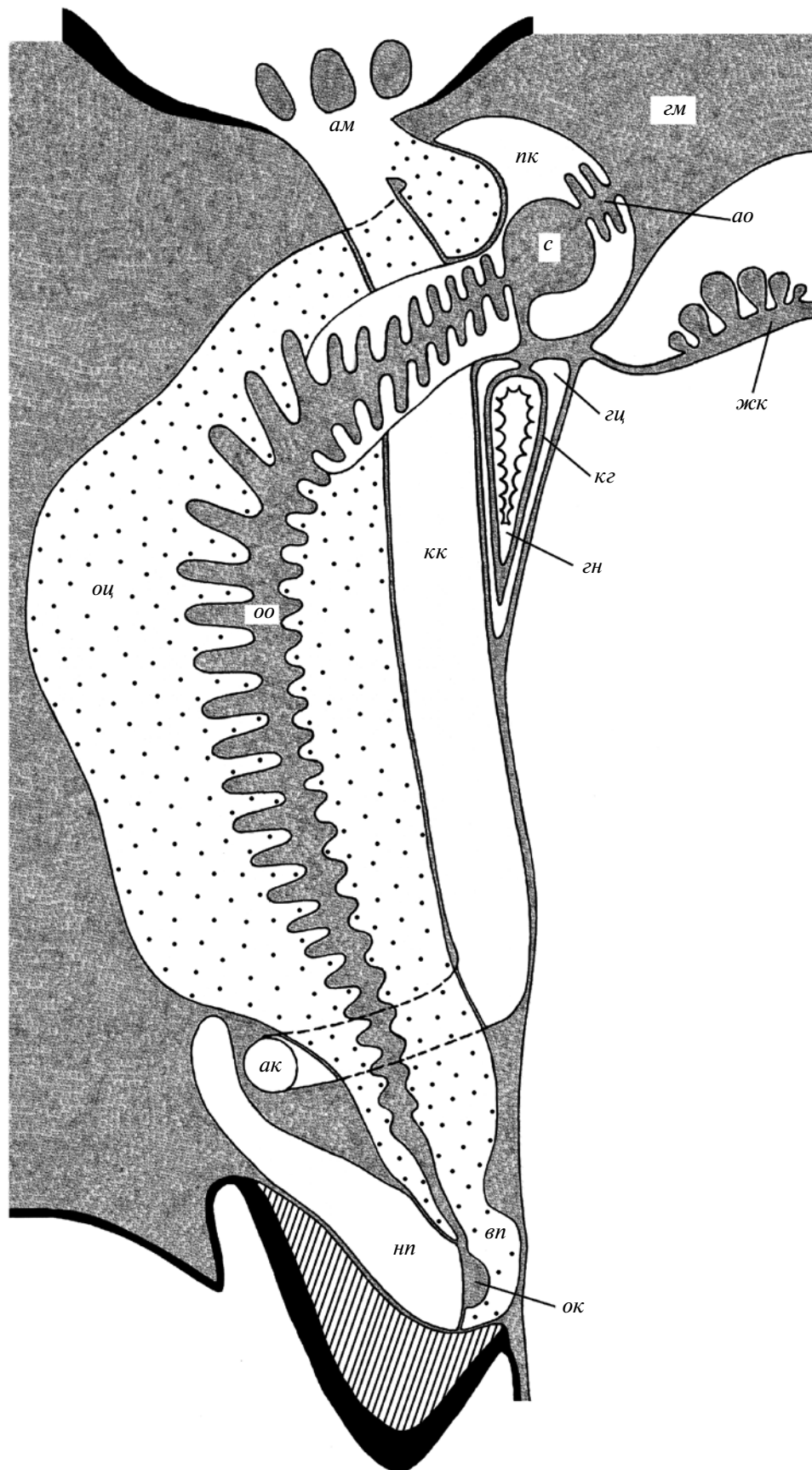
Перикардиальный целом имеет овальную форму и дает выросты внутрь осевого целома, между которыми проходят сосуды кровеносной сети осевого органа. Моноцилиарный целомический эпителий перикардиального целома образует стенки сердца и сосудов аборальной части осевого органа (рис. 2*A*). Сердце представляет собой продолговатый пузырек длиной около 120 мкм и шириной около 45 мкм (у звезд размером 5 мм). Оно растянуто наискосок между противоположными стенками перикардиального целома в направлении от радиуса D (на аборальной стороне) к радиусу C (на оральной стороне). На своей аборальной стороне сердце связано с сосудами аборальной части осевого органа, через которые оно соединяется с общим гемоцелом морской звезды (рис. 2*A*, 3). У самых мелких изученных особей аборальная часть осевого органа почти не развита и представляет собой простую короткую трубочку, а у более крупных экземпляров — это складчатый орган со сложной морфологией. Сердце разделяет осевой орган на меньшую аборальную и большую оральную части.

Осевой орган представляет собой веретенообразную структуру, образованную сплетением кровеносных сосудов и протягивающуюся в орально-аборальном направлении от перикардиального целома через осевой целом к перигемальным целомам. Сосуды осевого органа — это гемоцельные

пространства между базальными пластинками целомических эпителиев (рис. 5*A*). В формировании сосудов осевого органа участвуют стенки перикардиального и осевого целома. Гемоцельные пространства, ограниченные базальными пластинками целомителиев, образуют трехмерную систему кровеносных сосудов осевого органа. Диаметр сосудов, измеренный на поперечных срезах через осевой орган, колеблется от 5 до 10 мкм (у звезд размером 5 мм).

Меньшая по размеру аборальная часть осевого органа целиком лежит в перикардиальном целоме (рис. 3, 4*B*). С оральной стороны она связана с сердцем, а на аборальной стороне — с гемоцелом стенки тела, т.е. с пространством между базальными пластинками покровного эпителия и целомителя соматоцея. Оральная часть осевого органа располагается большей частью в осевом целоме, но частично (в самом аборальном отрезке) проникает и в перикардиальный целом. Самый оральный отрезок осевого органа, как указано выше, сообщается с гемоцельным пространством в толще мезентерия между перигемальными целомами, т.е. с оральным кольцевым сосудом. Таким образом, сосуды осевого органа сообщаются с гемоцелом стенки тела (в аборальном участке), с сердцем (разделяющим аборальную и оральную части осевого органа) и оральным кровеносным

Рис. 3. Схема обобщенного среза через осевой комплекс *A. rubens*. Черным показан покровный эпителий, темно-серым — гемоцель и гемоцельные структуры, белым — целомические структуры, точками — осевой и внутренний перигемальный целома.



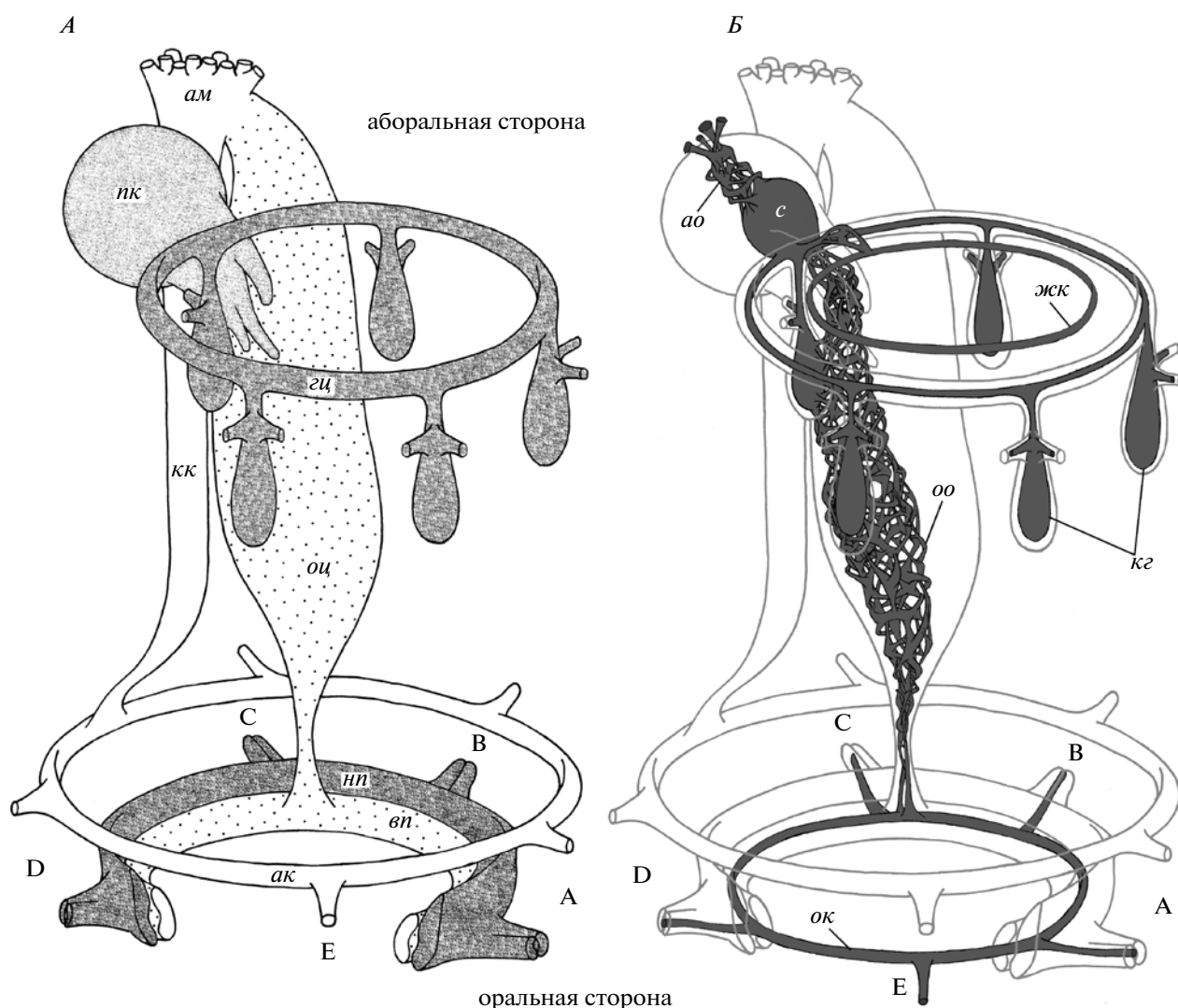


Рис. 4. Взаимоотношения различных целофов (А) и кровеносных (гемоцельных) структур (Б) в составе осевого комплекса *A. rubens*.

кольцом (в оральном участке) и составляют с перечисленными структурами единое целое.

В непосредственной близости от осевого комплекса органов располагается так называемый генитальный целом (рис. 3; 5Б, 5В), точнее, тот его участок, который находится в интэрадиусе CD. Генитальный целом представляет собой кольцо в аборальной части морской звезды. Это отдельная целомическая полость, не сообщающаяся с другими целомами. Он располагается аборально вокруг задней кишки, выстлан плоским моноцилиарным целотелием и содержит внутри эпителиальный тяж крупных, округлых половых клеток — так называемый генитальный рахис (рис. 5Б, 5В). В каждом интэрадиусе генитальный целом дает отросток в оральном направлении, от которого интэрадиально отходит пара ветвей — по одной в

луч. В этих отростках и их парных ветвях лежат зачатки гонад — выпячивания генитального рахиса в интэрадиальных выростах генитального целома (рис. 5Б, 5В). Внутри генитального кольцевого целома проходит гонадная кольцевая кровеносная лакуна, от которой в оральном направлении отходят кровеносные лакуны гонад. В интэрадиусе CD гонадная кровеносная лакуна соединяется с сосудами осевого органа в том месте, где оральная часть осевого органа отходит от сердца (рис. 5В).

В горизонтальном мезентерии, который разделяет эпигастрический целом (производное правого соматоцеля) и гипогастрический целом (производное левого соматоцеля), проходит желудочное кровеносное кольцо. У взрослых звезд целотелии этих целофов расходятся, в результате чего на горизонтальном мезентерии образуются

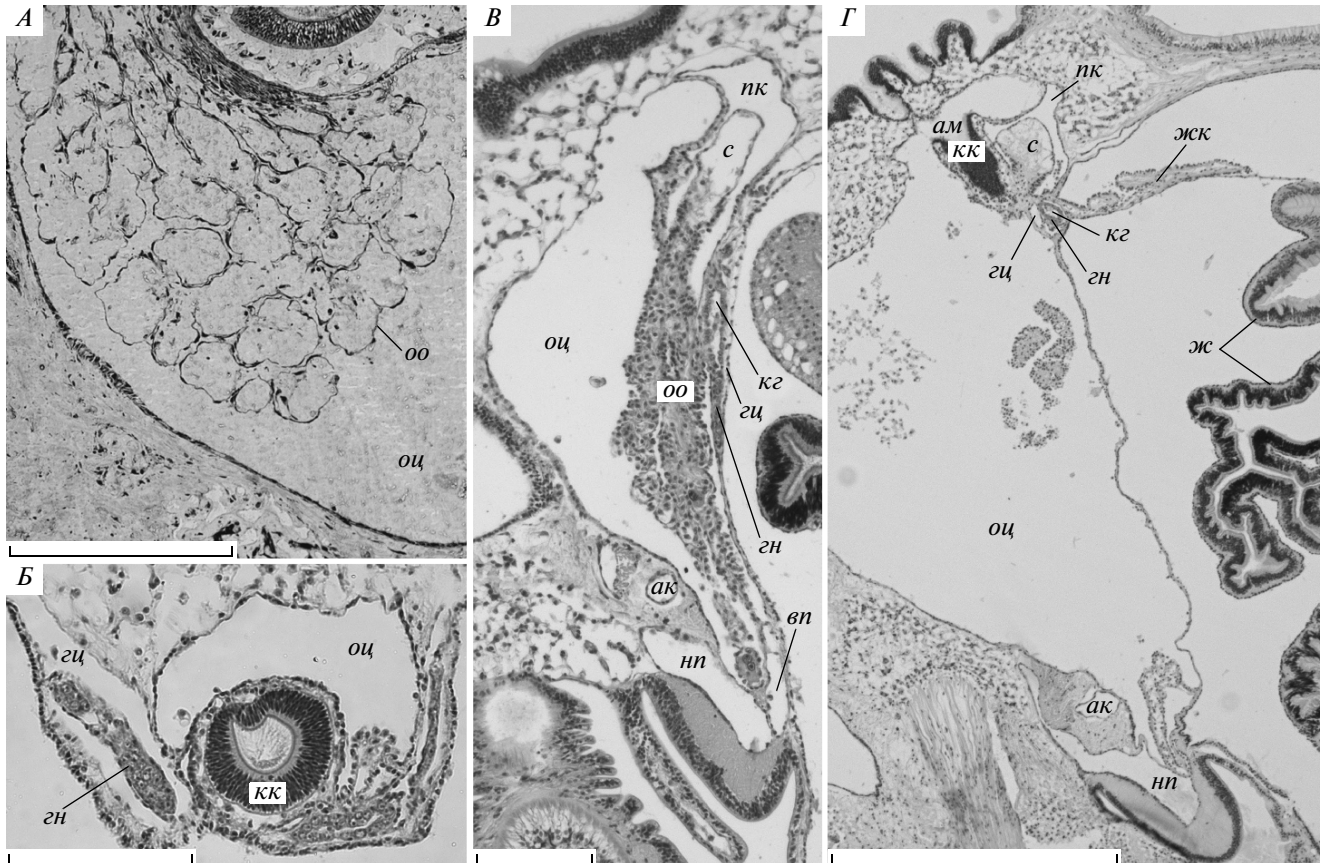


Рис. 5. Осевого органа, генитальный целом и гонады *A. rubens*. *А* — гистологическая структура осевого органа, срез прошел перпендикулярно орально-аборальной оси; *Б* — генитальный целом, генитальный рахис и зачатки гонад, срез прошел перпендикулярно орально-аборальной оси; *В* — зачаток гонады в интеррадиусе CD, срез в мадрепоровой плоскости; *Г* — вздутия с кровеносными лакунами желудочного кровеносного кольца в горизонтальном мезентерии соматоцеля. Масштаб (мкм): *А–Б* — 100, *Г* — 500.

вздутия (“gastric haemal tufts” — см. Ruppert et al., 2004), внутри которых проходят кровеносные лакуны. Гистологическое строение этих вздутий сходно с таковым осевого органа (рис. 5*Г*). Желудочное кровеносное кольцо впадает в осевой орган в интеррадиусе CD совместно с гонадной кровеносной лакуной (рис. 3, 5*Г*).

ОБСУЖДЕНИЕ

Несмотря на то, что морфология и микроскопическая анатомия морских звезд считается хорошо изученной и служит объектом практических занятий многих поколений студентов, в понимании строения осевого комплекса Asteroidea до сих пор много неясностей и разногласий. Обсуждение анатомического строения осевого комплекса иглокожих затруднено тем, что в разных источниках используются разные термины для обозначения одних и тех же структур. В связи с этим мы считаем целесообразным привести сводную таблицу терминов, используемых в литературе для обозначения органов, которые мы включаем в состав осевого комплекса (таблица).

Помимо терминологических различий, существует много фактических несоответствий в описании осевого комплекса в разных источниках. Даже классические учебники, по которым уже несколько десятилетий обучаются студенты зоологических дисциплин, содержат противоречивую информацию. В “Большом практикуме по зоологии беспозвоночных” (Иванов и др., 1985) непосредственно для *A. rubens* указывается, что осевой целом разделяется на левую и правую половинки — левый и правый осевые синусы, из которых “правый синус смещен несколько кверху по сравнению с левым” (Иванов и др., 1985, с. 293). Под левым осевым синусом здесь понимается собственно осевой целом, открывающийся в окологлоточное перигемальное кольцо и происходящий из левого переднего целома личинки. Под правым осевым синусом понимается перикардиальный целом, возникающий из правого переднего целома личинки. Ясно не сказано, считается ли он полностью обособленным от “левого синуса”, т.е. осевого целома, или же сообщается с ним. Однако при описании осевого комплекса офиур говорится, что “полость осевого комплек-

Термины, используемые для обозначения органов в составе осевого комплекса

Термины, используемые в настоящей работе	Термины, используемые в других источниках (на языке оригинала):									
	Отечественные источники		Иностранные источники							
Каменистый канал	Иванов и др., 1985	Каменистый канал	Иванова-Казас, 1978	Нупан, 1955	Cuénot, 1948	Ubaghs, 1967	Chia, Koss, 1994	Goldschmid, 1996	Ruppert et al., 2004	Ziegler et al., 2009*
Осеовой целом (аксоцель)	Каменистый канал	Левый осеовой синус	Осеовой синус; левый аксоцель	Stone canal	Tube aquifère	Stone canal	Stone canal	Steinkanal	Stone canal	Stone canal
Перигемальные целомы (перигемальная система)	Окололоточное перигемальное кольцо; перигемальные каналы	Оральные перигемальные кольца	Оральные перигемальные кольца	Hyponeural ring sinus; oral ring (haemal) sinus	Anneau péri-hémal oral; anneau péritomien; "penta-gone oral"	Hyponeural ring sinus; hyponeural sinus system	Hyponeural pair of cavities	Ringkanal, Hyponeuralkanal (Somatocoel) und Ringkanal des Axocoels;	Hyponeural coelom; hyponeural ring canals (sinuses); perihemal coelom	—
Перикардиальный целом (перикард)	Правый осеовой синус	Матрепоровый пузырек	Матрепоровый пузырек	Dorsal sac; terminal sac; madreporic vesicle	Sinus terminal; sac dorsal	Dorsal sac; madreporic vesicle	Dorsal sac	Dorsalblase	Pericardial cavity; dorsal sac	Dorsal sac
Сердце	—	—	—	—	—	—	—	Herz	Heart; central blood sinus	—
Осеовой орган	Осеовой орган	Осеовая железа	Осеовая железа	Axial gland	Glande brune	Axial (ovoid, brown) gland	Axial organ	Axialorgan	Axial hemal vessel (gland)	Axial organ
— Оральная часть (отдел)	Оральная часть (отдел)			Head (terminal) process						
— Аборальная часть (отдел)	Аборальная часть (отдел)				Processus terminal	Head process		Fortsatzsinus; Herz		Head process
Генитальный целом	Половой синус	Аборальное перигемальное кольцо; половой синус	Аборальное перигемальное кольцо; половой синус	Aboral sinus; genital sinus	Anneau péri-hémal aboral; sinus gonadique; "pentagone aboral"	Genital sinus	Genital sinus; perihemal sinus; aboral coelomic sinus	Genitalcoelom; Aboraler Somatocoelring	Genital coelom	—
Генитальный рахис	Половой тяж (столон)	Половой тяж	Половой тяж	—	Cordon génital	—	Germinal epithelium (layer)	Genitalrhachis; Genitalstrang	—	—

* Приведенные в данной работе термины относятся к морским ежам (Echinoidea).

са подразделяется перегородкой на правый и левый синусы” (Иванов и др., 1985, с. 318). Осевой орган описан как рыхлая соединительнотканная масса, без указания образующих его целотелиев. В его составе авторы выделяют оральную и аборальную части, в соответствии с тем, в левом или правом синусе они располагаются. Однако сердце не упоминается; вместо этого сообщается, что пульсирует аборальный отдел осевого органа. Ничего не говорится о сообщении осевого целома с ампулой каменистого канала. Генитальный рахис описан как “выrost аборального отдела осевого органа” (Иванов и др., 1985, с. 294), что на самом деле не соответствует действительности — генитальная часть осевого комплекса связана с осевым органом через систему кровеносных сосудов, а не через генитальный рахис. Для звезд указывается, что генитальный целом не сообщается ни с какими другими целомическими полостями осевого комплекса (Иванов и др., 1985, с. 294), тогда как для офиур говорится, что половой целом отходит от правого осевого синуса (Иванов и др., 1985, с. 318), т.е. от перикарда.

Иванова-Казас (1978) также не упоминает сердце. Вместо этого приводится несколько гипотез происхождения так называемого мадрепорового пузырька, выдвинутых различными авторами, и сообщается, что мадрепоровый пузырек у *A. rubens* начинает пульсировать на 35-й день развития. Помимо этого говорится, что стенка мадрепорового пузырька, “примыкающая к осевому синусу, впячивается в форме складки, в которую заходят продолжения осевой железы и полового тяжа” (Иванова-Казас, 1978, с. 23). Таким образом, под мадрепоровым пузырьком здесь, очевидно, понимается перикардиальный целом, в который действительно входит аборальная часть осевого органа; однако по нашим данным генитальный рахис не имеет непосредственной связи с перикардом. Иванова-Казас (1978, с. 23) указывает, что “внутреннее оральное кольцо перигемальной системы образуется за счет аксоцеля и сохраняет сообщение с осевым синусом”. В цитированной работе отмечено, что у многих звезд половой тяж проникает в аборальную часть осевого органа, что не подтверждается результатами настоящего исследования.

Гайман (Huyan, 1955), основываясь на данных оригинальных исследований для различных морских звезд (Hamann, 1885; Hayashi, 1935), сообщает, что каменистый канал и идущий вдоль него осевой орган (“axial gland”) заключены в осевой целом, который на своем аборальном конце сообщается с ампулой мадрепорита. На самом деле осевой целом подковообразно охватывает каменистый канал и осевой орган со стороны интеррадиуса CD. По описанию Гайман (Huyan, 1955), осевой целом открывается в генитальный целом — “трубчатый синус в форме пятиугольника” (Huyan, 1955, с. 275, 283). По нашим данным, осевой

целом и генитальный целом у *A. rubens* полностью разобщены. Гайман (Huyan, 1955) указывает, что генитальный целом не замкнут в кольцо, а имеет разрыв в области каменистого канала. По нашим данным (которые, правда, относятся к очень молодым экземплярам), генитальный целом в этом месте не прерывается. Другие отличия в описании осевого органа в книге Гайман (Huyan, 1955) и наших данных можно характеризовать как терминологические. Внутреннее кольцо перигемальной системы Гайман (Huyan, 1955) называет гипоневральным кольцевым синусом. По описанию Гайман (Huyan, 1955, с. 285), на оральном конце осевой орган “оканчивается в септе, разделяющей гипоневральный кольцевой синус”, иными словами, впадает в околоротовое кровеносное кольцо (по нашей терминологии). На аборальном конце от осевого органа отходит так называемый концевой отросток (“terminal process”), заключенный в целомическую полость — дорсальный мешочек (“dorsal sac”), или мадрепоровый пузырек, который способен сокращаться (Huyan, 1955, с. 285). Очевидно, здесь так обозначен перикардиальный целом. Сердце как таковое у Гайман (Huyan, 1955) не упоминается, но сообщается о сокращениях “концевого отростка” осевого органа и аборального кровеносного кольца, а также так называемых желудочных кровеносных пучков.

Кено (Cuénot, 1948, с. 225) — для морских звезд в целом — подтверждает связь осевого целома (“le sinus glandulaire”) с ампулой каменистого канала (“le tube aquifère”) и сообщает, что «окрашенная жидкость [введенная в осевой целом] выходит через мадрепорит». Далее говорится, что краска проникает в генитальный целом и окрашивает гонады (для *Asterina gibbosa*, *Asterias rubens* и *Astropecten irregularis*). Как уже указано выше, по нашим данным между генитальным и осевым целомами нет сообщения. В то же время для *Asterias glacialis* Linnaeus 1758 (? = *Marthasterias glacialis* (Linnaeus 1758)) тот же автор указывает, что генитальный целом (“le pentagone aboral”) “проходит рядом с осевым целомом без свободного сообщения с ним” (Cuénot, 1948, с. 226). Генитальный целом изображен незамкнутым, но разрыв в нем расположен не в интеррадиусе CD, как указывает Гайман (см. выше), а на противоположной стороне, в области радиуса A (Cuénot, 1948, с. 225, Fig. 257, 3). В то же время на другом рисунке (Cuénot, 1948, с. 229, Fig. 259) показано, что генитальный целом замкнут в кольцо, и в него на аборальной стороне открывается осевой целом. По нашим данным, генитальный целом не имеет разрывов на всем своем протяжении и не сообщается с осевым целомом. О перигемальных целомах Кено (Cuénot, 1948, с. 226–227) сообщает, что они представляют собой кольцо, “разделенное кривой перегородкой на два вложенных друг в друга кольца, сообщающихся между собой... отверсти-

ями". По нашим данным никакого сообщения между наружным и внутренним перигемальными целомами нет. В описании перигемальных целома и их связи с осевым целомом, которые дает Кено (Cuénot, 1948), имеются очевидные противоречия. На рис. 257, 2 цитированной работы изображено, что осевой целом открывается в "верхнее" ("partie supérieure ou dorsale de l'anneau périgémal oral") перигемальное кольцо, а перигемальные ответвления в лучи дает "нижнее" ("partie inférieure ou ventrale de l'anneau périgémal oral") перигемальное кольцо (что соответствует нашим данным). В то же время, на других рисунках (Cuénot, 1948, с. 225, Fig. 257, 1; с. 229, Fig. 259) отростки в радиусы дает то же кольцо, в которое открывается осевой целом, что не верно. В тексте же говорится, что нижнее (дорсальное) кольцо открывается в осевой целом и связано с ним общим происхождением, а верхнее (вентральное) кольцо происходит от гипогастрической полости, т.е. от соматоцепа, и посылает отростки в радиусы; таким образом, здесь просто перепутаны "верхнее" и "нижнее" кольца. В составе осевого органа Кено (Cuénot, 1948) выделяет аборальный "терминальный отросток", заключенный в замкнутый "терминальный синус", или "дорсальный мешок", т.е. перикардиальный целом. Упоминается, что "терминальный отросток" и перикард способны ритмично сокращаться, но сердце не описано.

В руководстве "Treatise on Invertebrate Paleontology" (Ubaghs, 1967) при описании морских звезд повторено несколько ошибок, имеющих у Гайман (Huyan, 1955), а именно, — осевой и генитальный целома изображены сообщающимися друг с другом (Ubaghs, 1967, p.19, fig. 5). Перигемальные целома ("hyponeural sinuses") описываются как парные и отмечается, что внутренний перигемальный целом сообщается с аксоцелем; однако на рисунках гипоневральное кольцевой синус изображается в единственном числе, с расположенным внутри него оральным кровеносным кольцом ("periesophagal hemal ring") (Ubaghs, 1967, p. 19, fig. 5, 2, p. 20, fig. 6). Сердце не описано, но изображен "головной отросток аксиальной железы" (в котором можно узнать аборальную часть осевого органа), расположенный в замкнутом целомическом мешочке — мадрепоровом пузырьке с сократимыми стенками (Ubaghs, 1967, p. 25).

В главе, посвященной Asteroidea, в сводке "Microscopic Anatomy of Invertebrates" при описании кровеносной системы морских звезд говорится, что "оральная гемальная система связана с ... осевым органом, который ... соединяется с каменистым каналом, гемальной системой кишечника и аборальным гемальным кольцом и, наконец, оканчивается в слепом мешочке" (Chia, Koss, 1994, p. 206). В этом описании содержится две неточности. Во-первых, осевой орган не связан напрямую с каменистым каналом (в каменистый

канал открывается осевой целом, но никак не осевой орган). Во-вторых, аборальная часть осевого органа не "оканчивается" в перикарде, а открывается в гемоцель на аборальной стороне перикардиального целома. Далее сообщается, что осевой орган и аборальное кровеносное кольцо подвешены на перфорированных мезентериях внутри осевого целома, что можно понять таким образом, что генитальный целом, содержащий аборальное кровеносное кольцо, есть продолжение осевого целома. Однако это не так: генитальный и осевой целом не сообщаются друг с другом. По-видимому, подразумевается целотелий осевого целома. Сердце не упоминается. Об устройстве гонад сообщается, что в их состав входят два трубчатых синуса: генитальный гемальный синус и генитальный целомический синус, или перигемальный синус, таким образом, термин "перигемальный" используется по отношению к аборальному (а не оральному) целомическому кольцу осевого комплекса.

В руководстве "Зоология беспозвоночных" под редакцией Вестхайде и Ригера (Вестхайде, Ригер, 2008) на обобщенной схеме строения морской звезды каменистый канал изображен заключенным в осевой целом наряду с осевым органом. Однако на самом деле осевой целом просто прилегает вплотную к каменистому каналу, охватывая его с трех сторон, но не заключая в себя целиком. На том же рисунке генитальный целом изображен в виде замкнутого кольца, не несущего разрывов ни в области интеррадиуса CD, ни в области радиуса A, однако сообщаемого с осевым целомом, хотя на самом деле прямой связи между генитальным и осевым целомами не существует. Аборальная часть осевого органа тоже показана слепо замкнутой в перикардиальном целоме (Goldschmid, 1996, с. 787, илл. 1082; Вестхайде, Ригер, 2008), тогда как на самом деле она сообщается с гемоцелем. Перикард на цитированном рисунке сообщается с осевым целомом, однако это неверно: отростки перикарда проникают в осевой целом, но полости этих целома не сообщаются. В цитированном руководстве указано, что осевой орган разделяется на оральную часть и аборальную часть ("придаточный синус"), заходящую в дорсальный пузырек. Для "придаточного синуса" внутри дорсального пузырька отмечены "медленные пульсации меняющегося направления", поэтому "придаточный синус" (аборальная часть осевого органа) в дорсальном пузырьке обозначается еще и как сердце (Вестхайде, Ригер, 2008, с. 819).

Наши данные ближе всего к тому описанию осевого органа морских звезд, которое дано в руководстве Рупперта с соавторами (Ruppert et al., 2004; Рупперт и др., 2008). В этом издании отмечены следующие справедливые положения: наличие связи осевого целома с ампулой каменистого канала и перигемальным целомом, сообщение аксоцепа именно с внутренним перигемальным

целомическим кольцом, сосудистая природа осевого органа, а также то, что генитальный целом не открывается ни в какую иную целомическую полость, а на вершине осевого органа располагается сердце. Рупперт с соавторами (Ruppert et al., 2004; Рупперт и др., 2008) называет сердцем весь комплекс структур: миокард, заключающий просвет сердца, перикардиальную полость и дорсальный мешок, т.е. перикард, который не сообщается с каким-либо другим целомом. Впрочем, по-прежнему аборальная часть осевого органа изображается слепо замкнутой структурой, и ее связь с общим гемоцелом морской звезды не указана (Ruppert et al., 2004, с. 883, Fig. 28-15; Рупперт и др., 2008).

Вопрос о том, является ли кровеносная система морских звезд замкнутой или незамкнутой, до сих пор служит предметом дискуссии, как и вопрос о функциях осевого комплекса органов. Известно, что сердце иглокожих способно к периодическим пульсациям (Gemmill, 1919; Ruppert et al., 2004). У *Asterias forbesi* эти пульсации происходят с частотой около 6 ударов в минуту при 25°C (Ruppert et al., 2004). Для всего осевого органа также характерны медленные пульсации (Burton, 1964; Boolootian et al., 1965; Millott, 1966). В стенках обеих частей (оральной и аборальной) осевого органа, помимо подоцитов, были обнаружены эпителиально-мышечные клетки и нервные элементы (Bargmann, von Hehn, 1968; Holland, 1970; Welsch, Rehkämper, 1987). Таким образом, осевой орган участвует в обеспечении кровообращения морских звезд, однако вопрос о том, в каком направлении течет кровь, остается неисследованным. Гольдшмидт (Goldschmid, 1996) допускает, что направление пульсаций сердца и оральной части осевого органа может меняться. Феномен меняющего свое направление кровотока среди вторичноротых давно известен у асцидий. Рупперт с соавторами (Ruppert et al., 2004) дает этому следующее объяснение. Органы и ткани этих животных организованы так, что если бы кровь двигалась от сердца только в одну сторону, то она неравномерно снабжала бы их питательными веществами. Поэтому у асцидий каждые несколько минут сердце прекращает биение с тем, чтобы возобновить его уже в противоположном направлении. Таким образом, органы и ткани, до этого бывшие в конце круга кровообращения, после перемены направления кровотока оказываются в самом его начале. Исходя из того что кровеносная сеть осевого органа расположена по обе стороны от сердца — с аборальной и оральной сторон, можно допустить, что подобная инверсия направления движения крови может происходить и у морских звезд. Однако тот факт, что оральная часть осевого органа значительно обширнее и мощнее аборальной, по нашему мнению, является свидетельством преобладающего тока крови от аборальной стороны тела к оральной. Вопрос

этот, очевидно, нуждается в изучении экспериментальными методами.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа поддержана проектом РФФИ (11-04-00664-а) и грантом Президента РФ по государственной поддержке ведущих научных школ. Участие В.В. Малахова поддержано Грантом Правительства РФ (2010-220-01-180).

Буквенные обозначения на рисунках: *ак* — амбулакральное кольцо, *ам* — ампула мадрепорита, *ао* — аборальная часть осевого органа, *вп* — внутренний перигемальный целом, *гм* — гемоцель, *гн* — зачаток гонады, *гц* — генитальный целом, *жс* — желудок, *жк* — желудочное кровеносное кольцо, *кг* — кровеносная лакуна гонады, *кк* — каменистый канал, *нп* — наружный перигемальный целом, *ок* — оральное кровеносное кольцо, *оо* — оральная часть осевого органа, *оц* — осевой целом, *пк* — перикардиальный целом, *с* — сердце.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Валовая М.А., Кавтарадзе Д.Н., 1993. Микротехника: Правила. Приемы. Искусство. Эксперимент. М.: Издательство МГУ. 240 с.
- Вестхайде В., Ригер Р., 2008. Зоология беспозвоночных. В 2 т. Т. 2. От артропод до иглокожих и хордовых. Пер. с англ. М.: Товарищество научных изданий КМК. 936 с.
- Иванов А.В., Полянский Ю.И., Стрелков А.А., 1985. Большой практикум по зоологии беспозвоночных. В 3 ч. Ч. 3. М.: Высшая школа. 390 с.
- Иванова-Казас О.М., 1978. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных: Иглокожие и полухордовые. М.: Наука. 164 с.
- Рупперт Э.Э., Фокс Р.С., Барнс Р.Д., 2008. Зоология беспозвоночных: функциональные и эволюционные аспекты. В 4 т. Т. 4. Циклонейралии, щупальцевые и вторичноротые. Пер. с англ. М.: Издательский центр "Академия". 352 с.
- 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. — 1951. Тип иглокожих (Echinodermata) // Руководство по зоологии. М.: Советская наука. С. 460–591. — 1966. Эволюция и филогения беспозвоночных животных. М.: Наука. 404 с.
- Bargmann W., von Hehn G., 1968. Über das Axialorgan ("mysterious gland") von *Asterias rubens* L. // Zeitschrift für Zellforschung. № 88. P. 262–277.
- Bather F.A., 1900. The Echinoderms. In: "A treatise on Zoology". Adam & Charles Black Co. P. 1–344.
- Boolootian R.A., Bell A., Campbell J.L., 1965. Fine structure of the "heart" of *Strongylocentrotus purpuratus* and *Strongylocentrotus dröbachiensis* // American Zoologist. № 5. P. 667A.
- Burton M.P.M., 1964. Haemal system of regular echinoids // Nature. № 204. P. 1218.
- Cameron C.B., 2000. The phylogeny of the Hemichordata and ecology of two new enteropneust species from Bar-

- kley Sound. Diss. Dr of Philosophy. Edmonton: Alberta Fall. 178 p.
- Chadwick H.C., 1923. *Asterias* // Liverpool Marine Biology Committee Memoir. T. 25. C. 1–63.
- Chia F.S., Koss R., 1994. Asteroidea. In “Microscopic Anatomy of Invertebrates”. Willey-Liss. V. 14. Ch. 4. P. 169–245.
- Cuénot L., 1887. Étude anatomique des astérides // Arch. Zool. Exp. Gén. Ser. 2. V. 5 (suppl.). P. 1–144. — 1948. Anatomie, éthologie et systématique des Échinodermes. Dans “Traité de Zoologie”. Paris: Masson et C-ie Éditeurs. T. 11. P. 1–275.
- Fedotov D.M., 1924. Zur Morphologie des axialen Organkomplexes der Echinodermen // Z. wiss. Zool. № 123. P. 209–304.
- Gemmell J.F., 1919. Rhythmic pulsations in the madreporic vesicle of young ophiuroids // Quart. Jour. Microsc. Sci. № 63. P. 537–540.
- Goldschmid A., 1996. Echinodermata. In “Spezielle Zoologie. Teil 1. Einzeller und Wirbellose Tiere”. Stuttgart; Jena; New York: Gustav Fischer Verlag. P. 778–834.
- Hamann O., 1885. Beiträge zur Histologie der Echinodermen. 2. Die Asteriden anatomisch und histologisch untersucht. Jena: Fischer. 126 p.
- Hayashi R., 1935. Anatomy of *Henricia sanguinolenta* // J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. 6. V. 4. № 4. P. 1–26.
- Holland N.D., 1970. The fine structure of the axial organ of the feather star *Nemaster rubiginosa* (Echinodermata: Crinoidea) // Tissue & Cell. V. 2. № 4. P. 625–636.
- Hyman L.H., 1955. Echinodermata. In “The Invertebrates”. N.-Y.: McGraw-Hill Book Company. V. 4. 550 c.
- Janies D., 2001. Phylogenetic relationships of extant echinoderm classes // Can. J. Zool. № 79. P. 1232–1250.
- Millott N., 1966. A possible function for the axial organ of echinoids // Nature. № 209. P. 594–596.
- 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.
- Peterson K.J., Harada Y., Cameron R.A., Davidson E.H., 1999. Expression pattern of Brachyury and Not in the sea urchin: Comparative implications for the origins of mesoderm in the basal deuterostomes // Developmental Biology. № 207. P. 419–431.
- Pietschmann V., 1906. Zur Kenntnis des Axialorgans und der ventralen Bluträume der Asteriden // Arbeiten des Zoologischen Institutes in Wien. № 16. P. 5–24.
- Ruppert E.E., Balser E.J., 1986. Nephridia in the larvae of hemichordates and echinoderms // Biological Bulletin. № 171. P. 188–196.
- Ruppert E.E., Fox R.S., Barnes R.D., 2004. Invertebrate Zoology. Belmont: Thomson Brooks/Cole. V. 28. P. 872–929.
- Shoguchi E., Sato N., Maruyama Y.K., 1999. Pattern of Brachyury gene expression in starfish embryos resembles that of hemichordate embryos but not of sea urchin embryos // Mechanisms of Development. № 82. P. 185–189.
- 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.
- Ubaghs G., 1967. General characters of Echinodermata. In “Treatise on Invertebrate Paleontology. Part 5. Echinodermata 1”. The University of Kansas and The Geological Society of America. P. 3–60.
- Warnau M., Jangoux M., 1992. Fine structure of the upper part of the axial complex (head process and dorsal sac) in the asteroid *Asterias rubens* L. (Echinodermata) // Echinoderm Research 1991. Rotterdam: Balkema. P. 53–57.
- Welsch U., Rehkämper G., 1987. Podocytes in the axial organ of echinoderms // J. of Zoology (London). № 213. P. 45–50.
- Ziegler A., Faber C., Bartolomaeus T., 2009. Comparative morphology of the axial complex and interdependence of internal organ systems in sea urchins (Echinodermata: Echinoidea) // Front Zool. V. 6. № 10. P. 1–31.

MICROSCOPIC ANATOMY OF THE AXIAL COMPLEX IN THE STARFISH *ASTERIAS RUBENS* (ECHINODERMATA, ASTEROIDA)

O. V. Ezhova¹, E. A. Lavrova¹, V. V. Malakhov^{1, 2}

¹Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University, Moscow 119991, Russia

²Far Eastern Federal University, Vladivostok 690950, Russia

e-mail: olga_ejova@mail.ru

The axial complex is one of the most characteristic echinoderm features. Its descriptions in classic papers are contradictory. The paper presents the data on studying the microscopic anatomy of the axial complex in the starfish *Asterias rubens* by histological methods. The axial complex is located in the wall of the interradius CD; it is elongated in the oral-aboral direction. The stone canal in its aboral end communicates with the axial coelom and in its oral end, with the water-vascular ring canal. The axial coelom opens to the madreporic ampulla of the stone canal on its aboral end and to the internal perihemal coelom on the oral end. The axial organ is formed by the blood vessel network between the basal laminae of the pericardial, axial, and perihemal coelothelia. In *Asterias rubens*, the heart is a part of the axial organ, which divides the last one into the oral and aboral parts. The extensive oral part of the axial organ opens to the oral blood ring, which occurs into the mesentery between the perihemal coeloms. The small aboral part of the axial organ opens to the hemocoel of the body wall. The genital coelom is the integral part of the axial complex due to one of the five gonad blood lacunae located in the interradius CD communicates with the heart and axial organ vessels. The mistakes and inaccuracies extant in scientific literature about the anatomy of the asteroid axial complex are discussed. The blood circulation into the axial organ occurs predominantly from the aboral side to the oral side of starfish.