

УДК 593.99

МИКРОСКОПИЧЕСКАЯ АНАТОМИЯ И УЛЬТРАСТРУКТУРА СКЕЛЕТНО-РЕНО-ПЕРИКАРДИАЛЬНОГО КОМПЛЕКСА *SACCOGLOSSUS MERESCHKOWSKII* (HEMICHORDATA, ENTEROPNEUSTA).

1. СКЕЛЕТНЫЙ ЭЛЕМЕНТ

© 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.

Первое сообщение из серии публикаций, посвященных микроскопической анатомии и ультраструктуре скелетно-рено-перикардиального комплекса кишечногодышащего *Saccoglossus mereschowskii* Wagner 1885. Скелетный элемент *S. mereschowskii* состоит из парных рожек (corni) и непарной пластинки (lamina imparis), в составе которой описаны новые морфологические детали: латеральные крылья (alae laterales), вентральный киль (carina ventralis), центральная ямка (fossa centralis), окаймляющий гребень центральной ямки (crista circumflexa fossae centralis), подставки (subiculi) и рострум (rostrum). Скелетный элемент представляет собой модификацию базальной пластинки (в передней части между энтодермальным эпителием буккального дивертикула и эпидермисом, а в задней — между энтодермальными эпителиями кишечника и буккального дивертикула) и образован коллагеновыми волокнами, ориентированными преимущественно в продольном направлении. Скелетный элемент в пределах класса Enteropneusta организован по общему плану, но существенно различается в деталях строения. В семействе Harrimaniidae рожки скелетного элемента длинные, непарная пластинка стержневидная. В семействе Ptychoderidae рожки короткие, непарная пластинка прямоугольная. Семейство Spengelidae по строению скелетного элемента занимает промежуточное положение.

Кишечнодышащие (Enteropneusta) — относительно небольшая группа морских беспозвоночных, насчитывающая по современным данным около 70 видов (Ruppert et al., 2004). В то же время кишечногодышащие привлекают большое внимание биологов, т.к. со времен Бэтсона (Bateson, 1886) и Шимкевича (1889) рассматриваются как ближайшие родственники хордовых. В последние годы, однако, кишечногодышащие сближаются не с хордовыми, а с иглокожими (Tagawa et al., 1998; Peterson, Cameron et al., 1999; Peterson, Harada et al., 1999; Shoguchi et al., 1999; Cameron, 2000; Janies, 2001).

Имеющиеся знания по микроскопической анатомии и ультраструктуре Enteropneusta базируются в основном на классических работах, выполненных в конце 19 и начале 20 вв. На фоне появившегося в последние годы большого числа работ по молекулярной биологии полухордовых их морфологическая организация остается изученной крайне недостаточно. Поэтому исследование микроскопической анатомии и ультраструктуры полухордовых и кишечногодышащих остается актуальной задачей зоологии.

Целью настоящей работы является реконструкция микроскопической анатомии и ультраструктуры скелетно-рено-перикардиального

комплекса полухордового *Saccoglossus mereschowskii*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для работы послужили взрослые особи *S. mereschowskii*, собранные в окрестностях Беломорской биологической станции МГУ им. Н.А. Перцова (пос. Приморский Лоухского р-на Карельской республики) в Кандакшском заливе Белого моря летом (июль) 2005, 2006 и 2007 гг. Животные найдены на глубине 4–10 м на илистых грунтах и добыты водолазным методом. Для исследования скелетно-рено-перикардиального комплекса органов *S. mereschowskii* у добытых экземпляров использовали только передний отрезок тела, включающий хоботок, воротник и небольшой передний фрагмент туловища.

Для гистологического исследования экземпляры *S. mereschowskii* зафиксированы в жидкости Буэна, а затем перенесены для консервации в 70%-ный этиловый спирт, в котором сохранялись до гистологической обработки. Для изучения микроскопической анатомии использовалась стандартная методика дегидратации материала в спиртах восходящей концентрации (без ксилола), пропитки парапластом и разложения на срезы тол-

Характеристики изученных гистологическим методом экземпляров *S. mereschkowskii*

Номер особи	Диаметр хоботка, мм	Длина воротника, мм	Диаметр воротника, мм	Направление срезов
1	1.70	1.45	1.78	Поперечные
2	1.10	1.56	1.20	Сагиттальные
3	1.24	1.30	1.35	Сагиттальные
4	1.05	0.96	1.02	Фронтальные

щиной 7 мкм. Всего методами световой микроскопии было исследовано 4 экз. *S. mereschkowskii* и изготовлено четыре полные серии срезов переднего конца тела *S. mereschkowskii*. Характеристики изученных экземпляров приведены в таблице.

Фотографии гистологических срезов изготавливали при помощи фотомикроскопа “Zeiss Axioptan 2 imaging”. Реконструкцию скелетного элемента, буккального дивертикула и всего скелетно-рено-перикардального комплекса органов осуществляли по сериям срезов (см. таблицу) путем последовательного наложения их один на другой (метод проекционной реконструкции по Гису) и изготовления пластилиновых моделей исследуемых органов. Рисунки выполнены с готовых моделей.

Для ультраструктурного исследования животные были разрезаны на фрагменты длиной 1.5–2 мм, каждый из которых включал заднюю часть хоботка, воротник целиком и небольшой передний отрезок туловища; резку производили в фиксаторе. Фрагменты животных зафиксировали в 2.5%-ном растворе глутарового альдегида на 0.1М сахарозе на 0.1М натрий-какодилатном буфере (pH = 7.35). Постфиксацию проводили в 1%-ном растворе тетраоксида осмия на 0.1 М натрий-какодилатном буфере (pH = 7.36) в течение 1 ч.

Для исследования с помощью сканирующего электронного микроскопа (SEM) фрагменты экземпляров после фиксации, постфиксации и дегидратации подвергали высушиванию в аппарате сушки в критической точке. Исследование проводилось на SEM “JSM-6380LA” в Межкафедральной лаборатории электронной микроскопии Биологического факультета МГУ. Под SEM изучено 2 экз. *S. mereschkowskii*.

Для изучения с помощью трансмиссионного электронного микроскопа (ТЕМ) материал пропитан и заключен в эпоксидные смолы Epon или Araldit. Контрастирование ультратонких срезов производили уранилацетатом аммония и цитратом свинца. Срезы изучали под ТЕМ “JEOM-1011” и “JEM-100B” в Межкафедральной лаборатории электронной микроскопии Биологического фа-

культета МГУ. Под ТЕМ исследовано 3 экз. *S. mereschkowskii*.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Микроскопическая анатомия

Непарный скелетный элемент (skeleton) — это Y-образный орган, залегающий в стебельке (рис. 1, 2). В составе скелетного элемента можно выделить непарную пластинку (lamina imparis skeletale), которая направлена вперед вдоль стебелька в хоботок, и парные рожки (corni), идущие назад в воротниковый отдел по бокам от пищеварительной трубки (рис. 2, 3).

По своей природе скелетный элемент представляет собой разрастание не клеточного вещества, разделяющего энтодермальные эпителии глотки и буккального дивертикула (в области рожек), а также энтодермальный эпителий буккального дивертикула и эктодермальный эпителий хоботка (в области непарной пластинки) (рис. 1, 4). Длина скелетной структуры у наиболее крупного из изученных экземпляров составляет 1.2 мм, при этом на рожки приходится 0.7 мм, т.е. около 55% длины всего скелетного элемента.

Передняя часть lamina imparis представляет собой конический рострум (rostrum), по бокам от которого находятся симметричные подставки (subiculi) (рис. 3; 4Д, 4Е). Рострум входит сзади в соответствующее углубление буккального дивертикула (см. ниже). Subiculi (с одной стороны) подстилают парные боковые впячивания эпителия хоботка, а с другой опираются на ямки буккального дивертикула. На уровне основания подставок с вентральной стороны скелетного элемента имеется центральная ямка (fossa centralis), ограниченная с боков окаймляющим гребнем (crista circumflexa fossae centralis) (рис. 3, 4Г). По бокам скелетного элемента проходят латеральные крылья (alae laterales), которые тянутся от основания подставок до самого узкого места непарной пластинки (рис. 3; 4В, 4Г). От заднего края fossa centralis по средней линии вентральной поверхности скелетного элемента проходит вентральный киль (carina ventralis) (рис. 3А, 4В). Выпуклая в поперечном сечении дорсальная поверхность непарной пластинки лишена модификаций рельефа (рис. 3Б, 4).

На уровне передней части воротника скелетный элемент разделяется на парные рожки. Задние концы рожек находятся на уровне середины воротника (рис. 2). Рожки — это изогнутые симметричные отростки, сужающиеся от основания к заднему концу (рис. 3). В поперечном сечении рожки не круглые, а сплюснутые, при этом их плоскости составляют с дорсо-вентральной плоскостью животного угол около 45° (рис. 4А, 4Б).

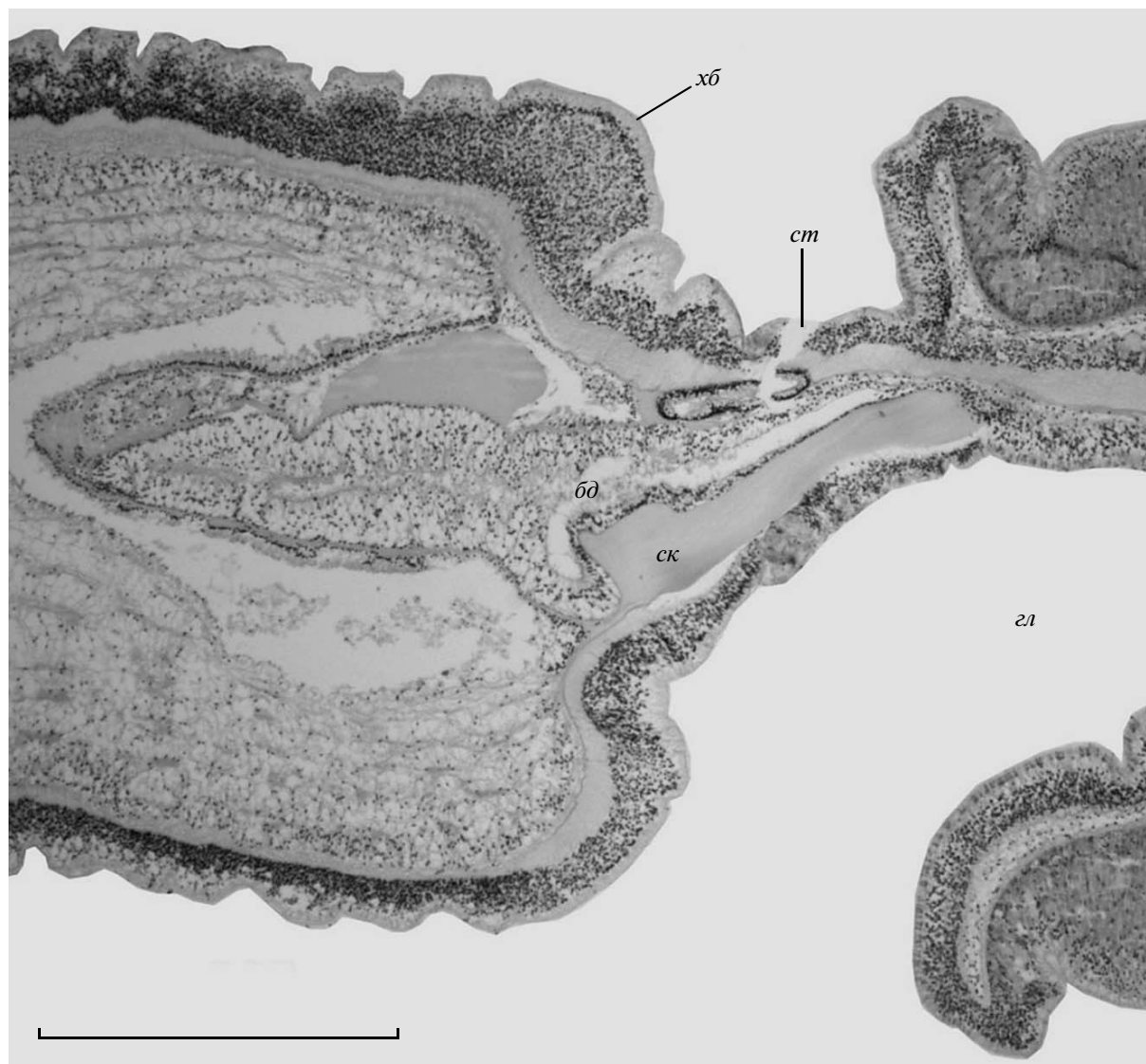


Рис. 1. Сагиттальный срез через проксимальную часть хоботка и стебелек *S. mereschkowskii*. Масштаб 500 мкм.

Ультраструктура

Непарный скелетный элемент *S. mereschkowskii* является результатом разрастания пластинки основного вещества, разделяющего два эпителия: энтодермального эпителия кишечника и буккального дивертикула (в области рожек) и энтодермального эпителия буккального дивертикула и эктодермального эпителия хоботка (в области непарной пластинки). Подобные пластинки имеются во всех участках тела, где соприкасаются два эпителия: эктодермальный и энтодермальный, эктодермальный и мезодермальный (рис. 5; 6А, 6Г), энтодермальный и мезодермальный (рис. 6Б) или два мезодермальных (рис. 6В). Однако тонкое строение скелетного элемента все же несколько отличается от обычных пластинок основного вещества.

У *S. mereschkowskii* толщина пластинки основного вещества между эпителиями в большинстве случаев колеблется от 0.8 до 1.4 мкм. На ультраструктурном уровне прослойка основного вещества, разделяющего эпителии, имеет сложное строение и состоит из трех главных слоев.

Первый и третий слои представляют собой базальные пластинки: первая подстилает один из соприкасающихся эпителиев, другая — второй. Толщина базальных пластинок составляет приблизительно 70 нм. Клетки крепятся к базальным пластинкам посредством гемидесмосом. Они выглядят как скопление темного материала, прилегающего изнутри к цитоплазматической мембране (рис. 5Б). Второй слой, лежащий между двумя базальными пластинками, — это ретикулярный матрикс. В большинстве мест его толщина колеб-

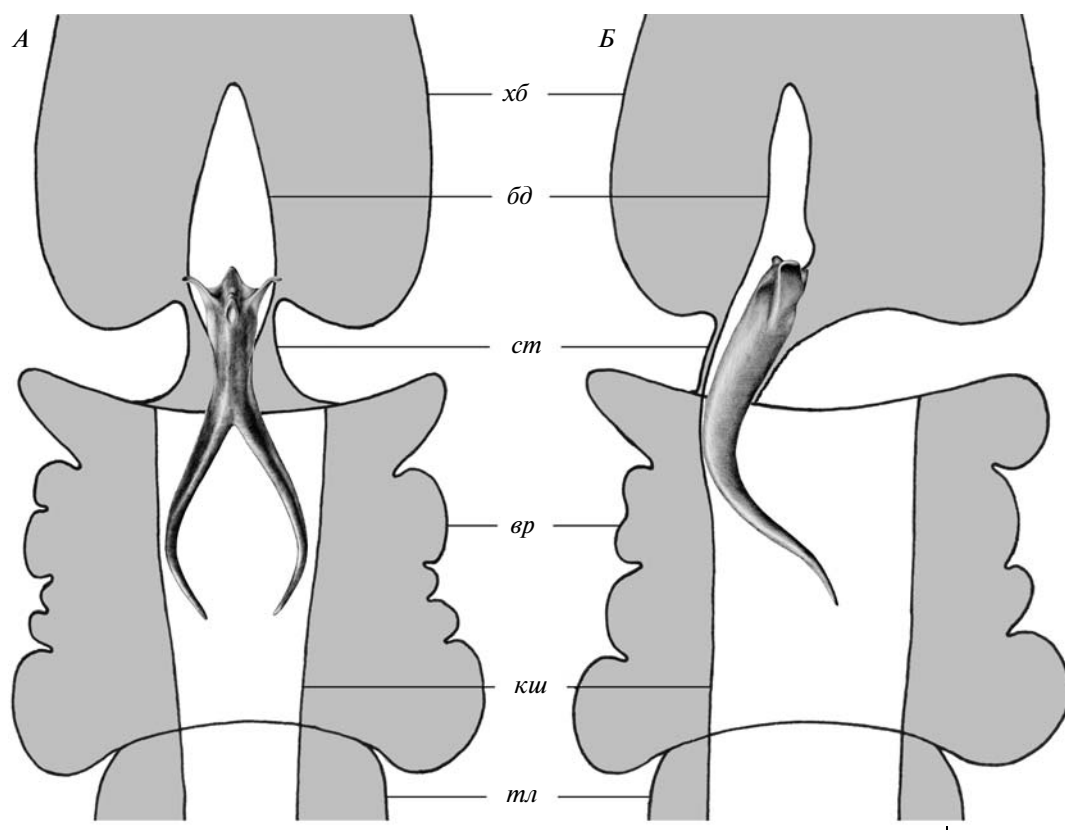


Рис. 2. Положение непарного скелетного элемента в теле *S. mereschkowskii*: *A* — вид с вентральной стороны, *B* — вид сбоку, вентральной стороной направо. Скелетный элемент изображен трехмерным. Масштаб 500 мкм.

лется от 0.6 до 1.2 мкм. Этот слой образован волокнами коллагена, толщина которых составляет около 20 нм. На некоторых фотографиях видна характерная исчерченность коллагеновых фибрилл (рис. 6*A*). На поперечных срезах видно, что волокна коллагена ориентированы под большим углом к оси тела, т.е. преимущественно в кольцевом направлении. Иногда заметно, что волокна ретикулярного слоя образуют два яруса. Коллагеновые фибриллы в них идут под углом друг к другу (рис. 6). В толще ретикулярного матрикса нередко обнаруживаются отростки соединительнотканых клеток (рис. 6*A*).

Помимо коллагеновых волокон в составе ретикулярного слоя основного вещества часто обнаруживаются кровеносные лакуны. Они заполнены крупными молекулами гемоглобина, который при фиксации образует правильно расположенные параллельные ряды частиц (рис. 6*A*, 6*B*).

Как указано выше, скелетный элемент представляет собой разрастание ретикулярного матрикса (рис. 7*A*; 8) между энтодермальными эпителиями кишечника и буккального дивертикула, а также между энтодермальным эпителием буккального дивертикула и эктодермальным эпите-

лием хоботка. Базальная пластинка кишечного эпителия имеет толщину около 60 нм (рис. 7*B*). Толщина базальной пластинки, на которую опираются эпидермальные клетки хоботкового эпителия, составляет 70 нм (рис. 6*Г*). Как к той, так и к другой базальной пластинке крепятся гемидесмосомы прилегающих эпителиальных клеток. Разросшийся слой ретикулярного матрикса заполнен коллагеновыми фибриллами. Наблюдается некоторая структурированность в их расположении: волокна коллагена, прилегающие к базальной пластинке, лежат в разных направлениях под различными углами к оси тела (рис. 7*A*), тогда как в толще ретикулярного матрикса скелетного элемента коллагеновые волокна имеют преимущественно продольное направление (рис. 8*A*).

Помимо этого, для ретикулярного матрикса скелетного элемента характерно наличие многочисленных пустот, также ориентированных в продольном направлении. В ряде случаев в этих пустотах проходят отростки клеток (рис. 8). Не исключено, что эти пустоты, на самом деле, представляют собой каналы, в которых некогда помещались клеточные отростки, выделяющие вещество скелетного элемента.

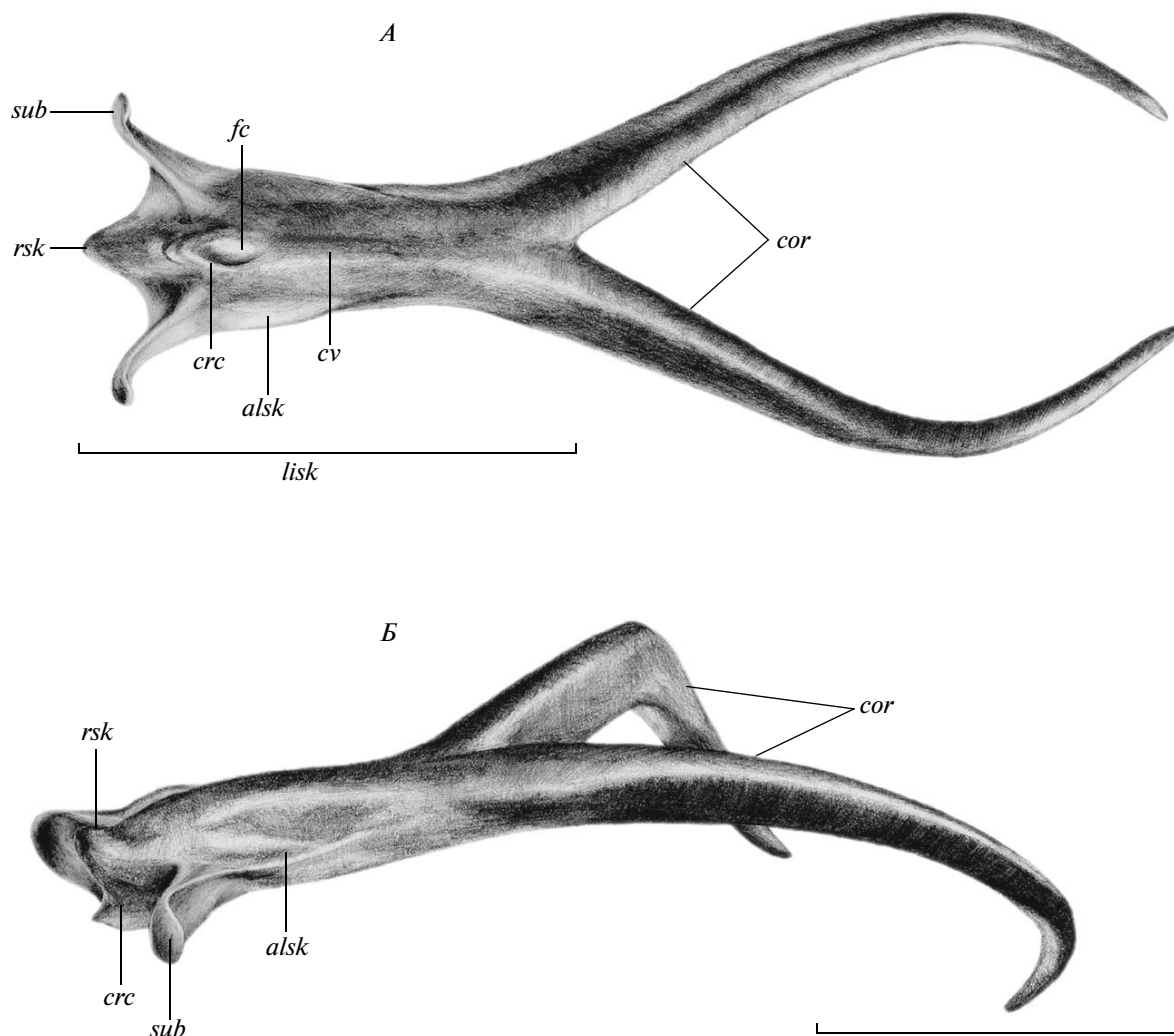


Рис. 3. Непарный скелетный элемент *S. mereschkowskii*: А — вид с вентральной стороны, Б — вид сбоку, под углом. Масштаб 500 мкм.

ОБСУЖДЕНИЕ

Непарный скелетный элемент всех Enteropneusta устроен по общему плану (рис. 9). Он состоит из передней непарной пластинки и парных задних рожек (Spengel, 1893; Van der Horst, 1939). Форма непарной пластинки скелетного элемента сильно различается у представителей разных родов Enteropneusta. Так, у *Balanoglossus aurantiacus* непарная пластинка имеет прямоугольную форму (Van der Horst, 1939). У *Schizocardium peruvianum* непарная пластинка сужается к переднему концу — к основанию подставок (Spengel, 1893). У *Saccoglossus caraibicus* непарная пластинка имеет вид стержня, расширенного на заднем конце (Van der Horst, 1939). У *S. kowalevskii* непарная пластинка имеет форму треугольника, расширяющегося кпереди (Spengel, 1893). Непарная пластинка изученного нами *S. mereschkowskii* имеет форму стержня, расширенного к переднему концу.

У всех изученных представителей Enteropneusta непарная пластинка несет carina ventralis и alae laterales, развитые в различной степени. Передняя часть непарной пластинки образует симметричные subiculi, хотя форма их сильно различается даже у близких видов. Рострум в виде короткого выроста отмечен почти у всех видов, за исключением *S. kowalevskii* (Spengel, 1893). Отчетливо выраженный рострум имеется у *S. mereschkowskii*. Парные subiculi отмечены у всех изученных видов. Однако только у *S. mereschkowskii* терминальные участки подставок отогнуты назад.

У *Harrimania planktophilus* непарная пластинка скелетного элемента тянется далеко назад, выходя за пределы середины воротника перед бифуркацией (Cameron, 2000). Тогда как у *S. mereschkowskii* задняя часть непарной пластинки лишь слегка заходит в самый передний отдел воротника.

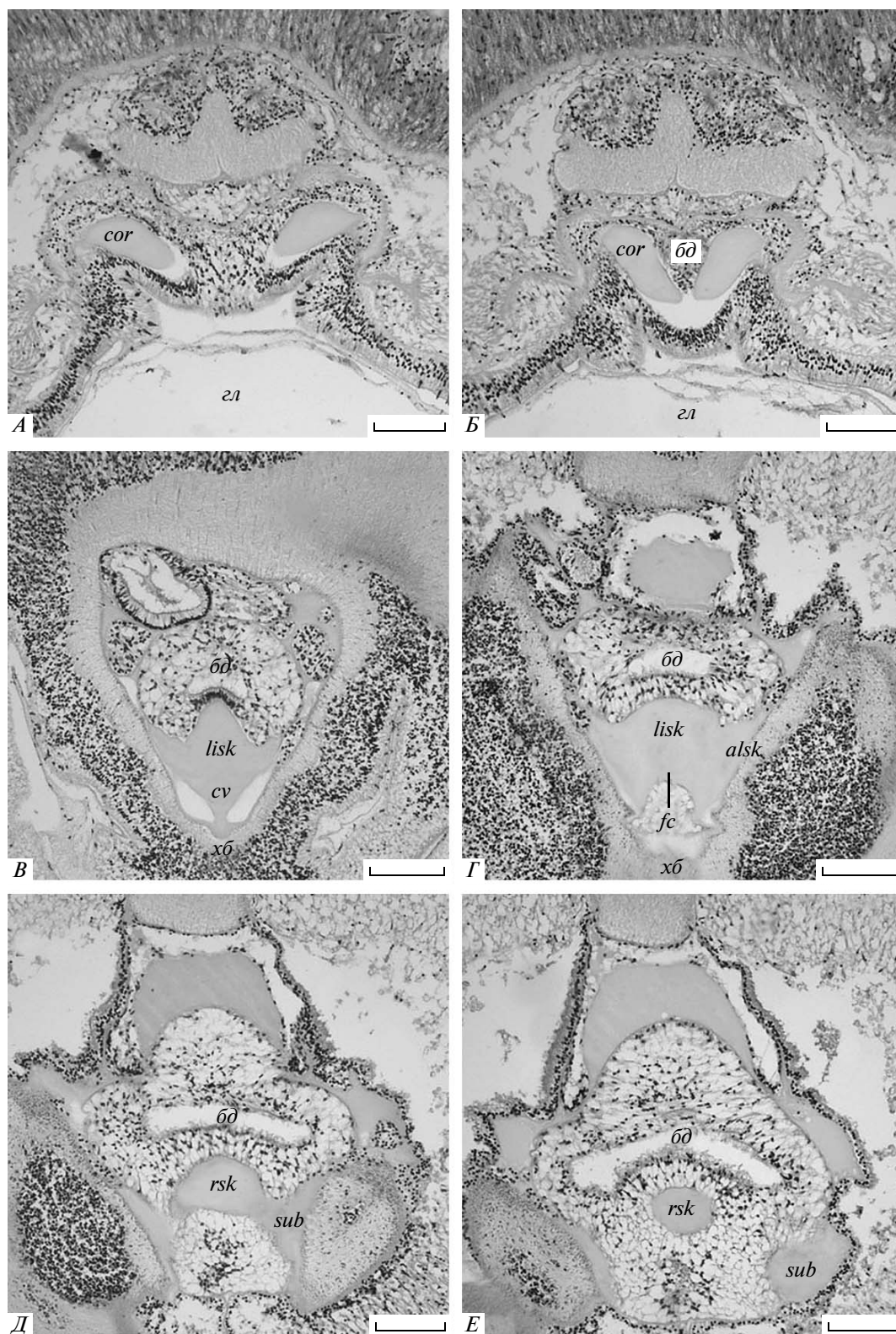


Рис. 4. Участки серийных поперечных срезов через воротник (А, Б), стебелек (В) и хоботок (Г–Е) *S. mereschkowskii*. Направление сзади вперед — от А к Е. Масштаб 100 мкм.

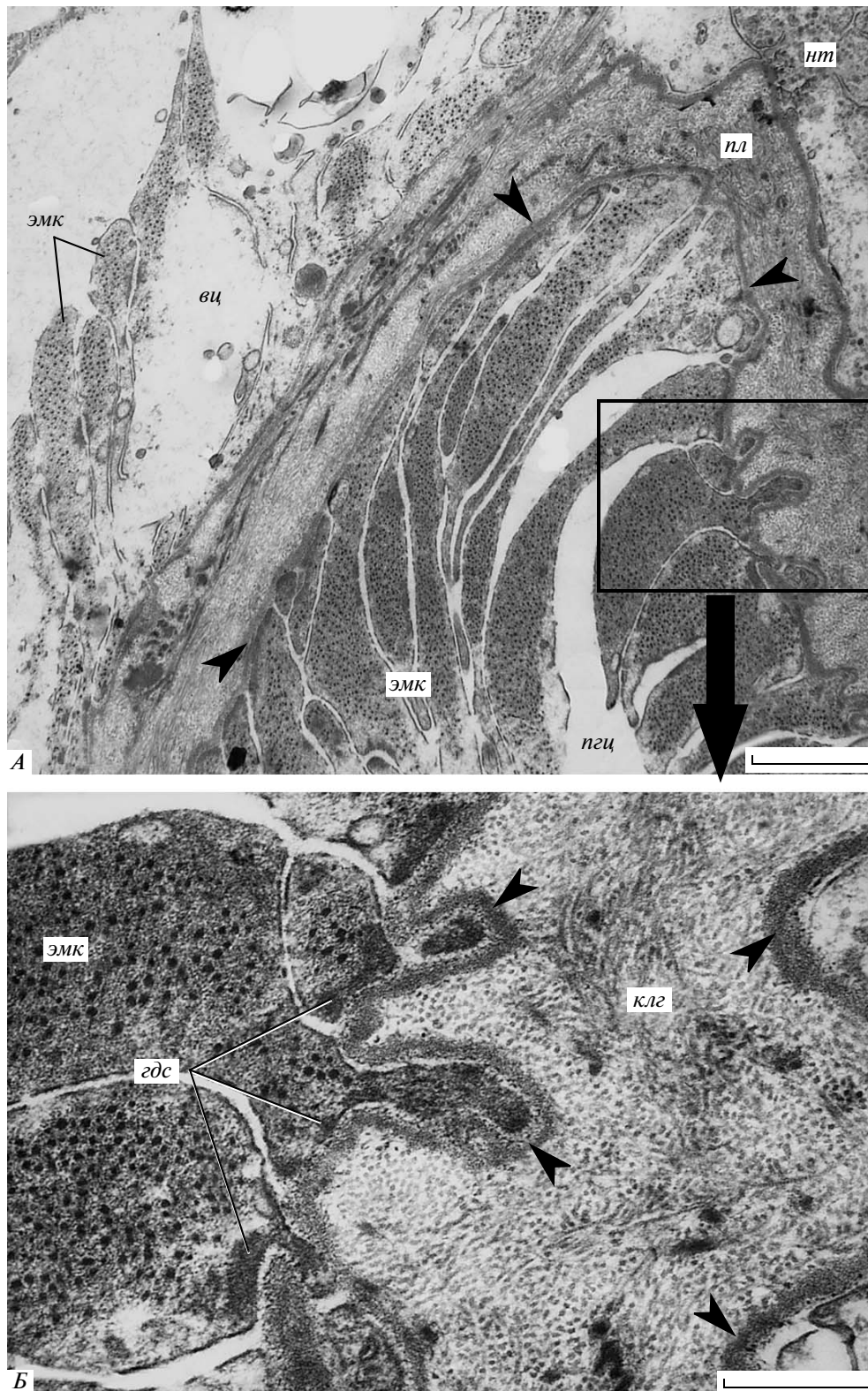


Рис. 5. Участок перигемального целома (А) и пластинка основного вещества между дорсальной нервной трубкой и перигемальным целомом (Б) *S. mereschkowskii*. Поперечный срез. ТЕМ (JEM-100В). Стрелками указаны базальные пластинки соседних эпителиев. Масштаб (мкм): А – 1, Б – 0.5.

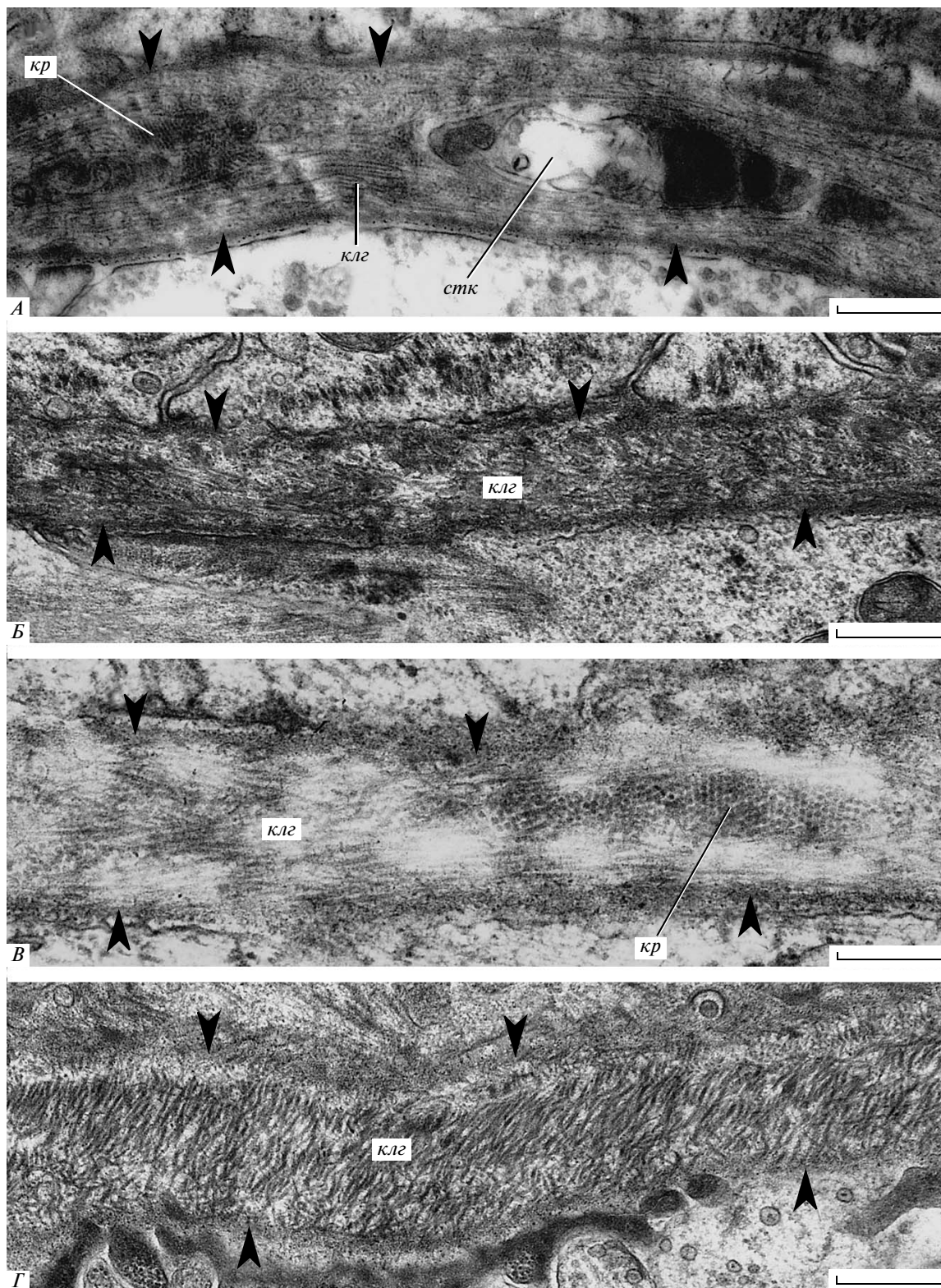


Рис. 6. Ультраструктура пластинок основного вещества между различными эпителиями *S. mereschowskii*. Поперечные срезы. ТЕМ (JEM-100В). *А* — пластинка основного вещества между дорсальной нервной трубкой и целотелием воротникового целома, *Б* — пластинка основного вещества между эпителием буккального дивертикула и целотелием хоботкового целома, *В* — пластинка основного вещества между целотелиями хоботкового и перикардального целома, *Г* — пластинка основного вещества между эпидермисом и целомом хоботка. Стрелками указаны базальные пластинки соседних эпителиев. Масштаб 0.5 мкм.

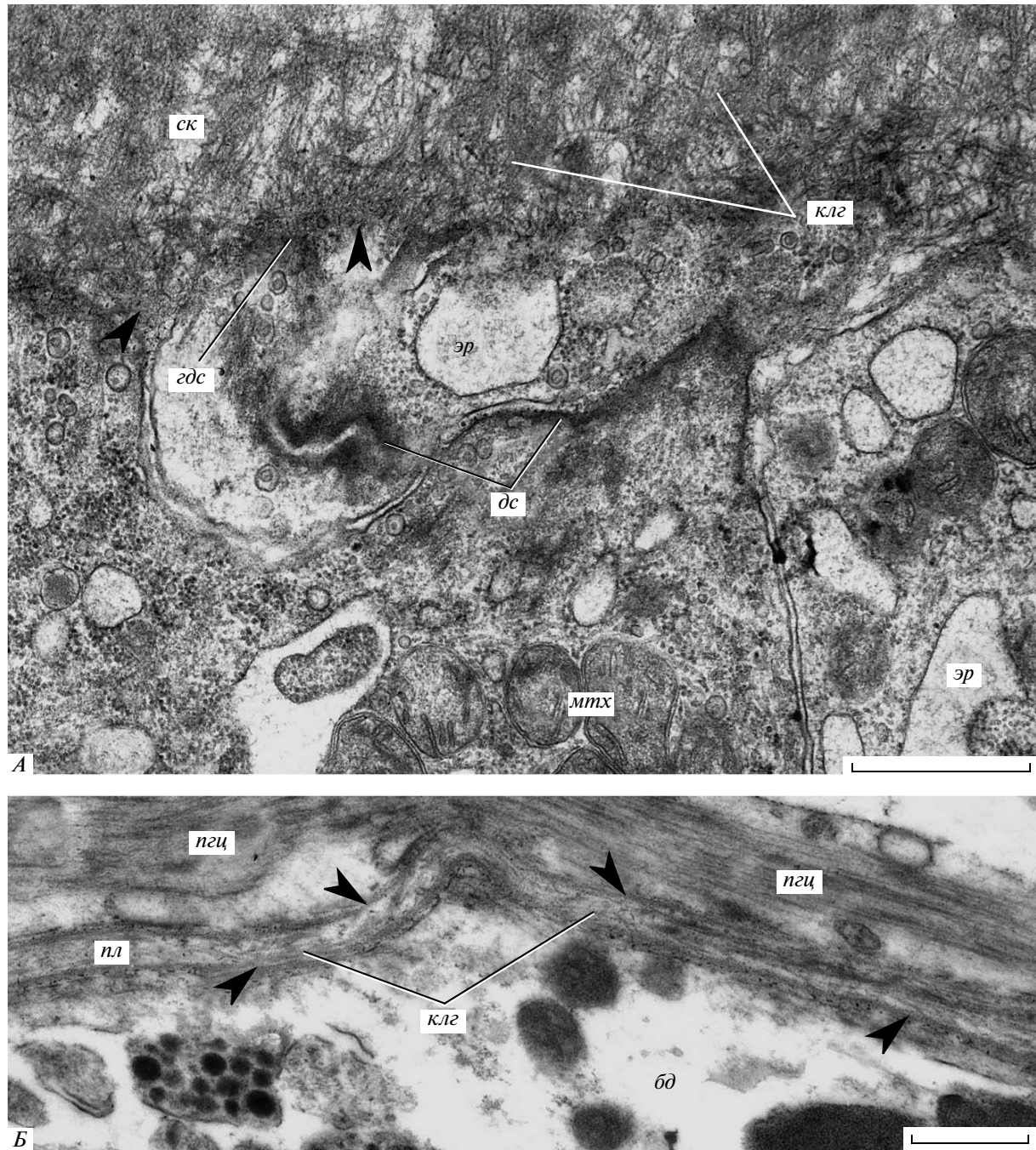


Рис. 7. Скелетный элемент *S. mereschkowskii* с прикрепленными к нему клетками (А) и пластинка основного вещества, подстилающая эпителий проксимальной части буккального дивертикула (Б). Поперечные срезы. ТЕМ (JEM-100В). Стрелками указаны базальные пластинки. Масштаб (мкм): А – 1, Б – 0.5.

Рожки скелетного элемента длинные и заходят далеко в воротник у большинства видов семейства Spengelidae (*Spengelia*, *Glandiceps*) (Willey, 1897) и семейства Harrimaniidae (*Harrimania*, *Saccoglossus*) (Spengel, 1893; Cameron, 2000). Рожки скелетного элемента *S. mereschkowskii* достигают середины воротникового отдела. В большинстве случаев рожки – это изогнутые отростки, сужаю-

щиеся к заднему концу. Только у *B. aurantiacus* (Ptychoderidae) рожки, наоборот, расширяются к заднему концу (Van der Horst, 1939). У *B. aurantiacus* рожки широко расходятся друг от друга. У *S. kowalevskii*, *S. caraibicus* и изученного нами *S. mereschkowskii* дистальные концы рожек изгибаются в вентральном направлении навстречу друг другу, принимая лировидную форму. Виды родов *Xeno-*

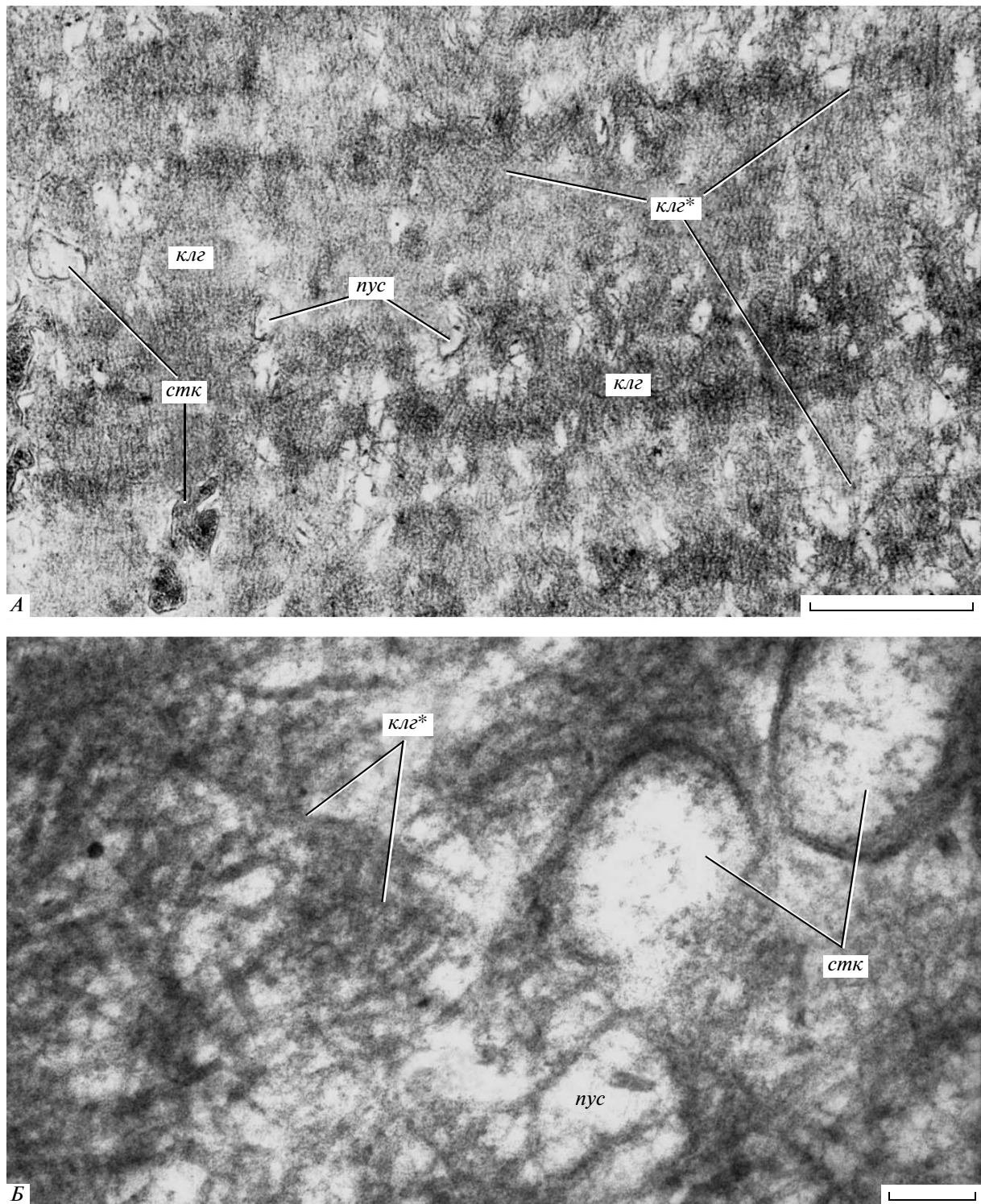


Рис. 8. Ультраструктура непарного скелетного элемента *S. mereschkowskii*. Поперечные срезы. ТЕМ (JEM-100B). Масштаб (мкм): А – 1, Б – 0.1.

pleura (Harrimaniidae), *Balanoglossus*, *Ptychodera* и *Glossobalanus* (Ptychoderidae) характеризуются короткими рожами скелетного элемента (Cameron, 2000). *Saxipendium coronatum* имеет длинный

скелетный элемент, похожий на свойственные семейству Spengelidae, но несколько изогнутый (Woodwick, Sensenbaugh, 1985). У *Glandiceps qingdaoensis* рожки скелета большие и тянутся на-

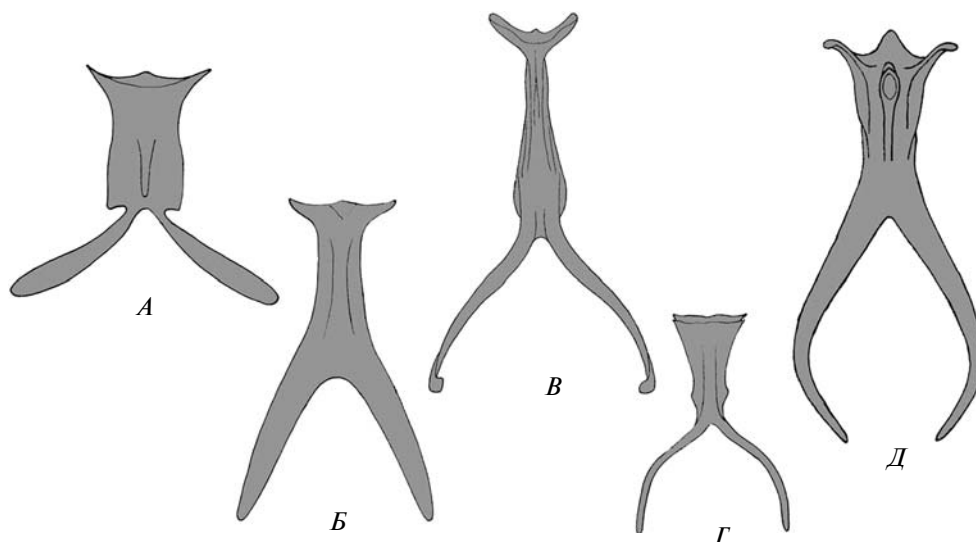


Рис. 9. Скелетные элементы различных видов кишечнодышащих: А — *Balanoglossus aurantiacus* (по: Van der Horst, 1939), Б — *Schizocardium peruvianum* (по: Spengel, 1893), В — *Saccoglossus caraibicus* (по: Van der Horst, 1939), Г — *S. kowalevskii* (по: Spengel, 1893), Д — *S. mereschkowskii* (наше исследование).

зад до середины заднего региона воротника (Jianmey, Xinzhen, 2005).

Некоторые другие детали строения скелетного элемента *S. mereschkowskii* не находят соответствия у других видов. Однако, скорее всего, это связано не с особенностями морфологии скелетного элемента именно у *S. mereschkowskii*, а с недостаточной изученностью морфологии этого органа у других видов. Так, для большинства видов не указана такая особенность строения, как fossa centralis. Тем не менее, на рисунке Хорста (Van der Horst, 1939) для *S. caraibicus* имеется продолговатое вентральное углубление, которое, вероятно, может быть гомологом fossa centralis у *S. mereschkowskii*.

Скелетный элемент трех изученных видов семейства Harrimaniidae (*S. caraibicus*, *S. kowalevskii* и *S. mereschkowskii*) имеет очевидные общие черты: рожки лировидно изогнуты и по размерам длиннее (во всяком случае, не короче) непарной пластинки. У *Sch. peruvianum* (представитель семейства Spengelidae) рожки прямые и расходятся под острым углом. Представитель семейства Ptychoderidae — *B. aurantiacus* — имеет широкую непарную пластинку и относительно короткие рожки, расходящиеся под тупым углом. Не исключено, что каждое семейство класса Enteropneusta характеризуется определенной формой скелетного элемента (при том, что в пределах всего класса он устроен по общему плану), а детали строения этого органа — вполне видоспецифичны. Разнообразие в строении скелетного элемента позволяет надеяться, что морфология этого органа может иметь важное значение в таксономии Enteropneusta.

Скелетный элемент у всех Hemichordata закорен задними рожками в воротнике; lamina imparis проходит в стебелек и оканчивается в самом проксимальном регионе хоботка. Таким образом, принятое в иностранной литературе название “хоботковый скелет” (proboscis skeleton) не совсем верное не только по форме, но и по существу. Передняя расширенная область скелетного элемента (там, где находятся subiculi и rostrum) действительно служит опорой основания хоботка в целом и органов, образованных мягкими тканями (прежде всего, буккального дивертикула). Однако наиболее мощный участок скелетного элемента — это непарная пластинка, залегающая в стебельке — тонком перешейке между воротником и хоботком. Непарная пластинка — главная опорная структура стебелька, без которой этот тоненький перешеек просто порвался бы при передвижении в толще грунта. Поэтому, может быть, правильнее считать скелетный элемент стебельковым скелетом.

Третья, самая задняя часть скелетного элемента, — рожки. Хотя рожки располагаются целиком в воротнике, их морфология определенным образом связана со строением хоботка, что подчеркивает функциональное единство всех частей скелетного элемента. Как правило, у видов, характеризующихся короткими, шаровидными или яйцевидными хоботками (*Balanoglossus*, *Glossobalanus*, *Ptychodera*, *Schizocardium*), рожки скелетного элемента, как и весь он в целом, — небольшие, короче непарной пластинки оканчиваются в самом переднем регионе воротника. В то время как у видов, обладающих относительно длинными хоботками конической формы, рожки скелетного

элемента длиннее непарной пластинки (*Glandiceps*, *Saccoglossus*, *Spengelia*).

По своей гистологической природе скелетный элемент представляет собой разрастание промежуточной пластинки между эпителиями. В этом смысле скелетный элемент — это видоизмененная часть той же промежуточной пластинки, которая в других участках содержит кровеносные лакуны или представлена тонкими прослойками соединительнотканного матрикса между соседствующими эпителиями. Тесная связь между скелетными образованиями и кровью подчеркивается, например, у Пардоса и Бенито (Pardos, Benito, 1988). Специальные гистохимические исследования подтвердили коллагеновую природу скелетного элемента (Pardos, Benito, 1982, 1988; Balser, Ruppert, 1990). У *S. kowalevskii* волокна коллагена в составе скелетного элемента лежат более плотно в периферических участках и более рыхло в центральных частях (Benito, Pardos, 1997). Такое же расположение коллагеновых фибрилл в скелетном элементе характерно и для *S. mereschkowskii*. У исследованного вида, так же, как и у *S. kowalevskii*, в толще скелетного элемента обнаружены отростки соединительнотканых клеток (Benito, Pardos, 1997). В толще скелетного элемента *S. mereschkowskii* мы отметили пустоты, которые по нашему мнению представляют собой “следы” отростков соединительнотканых клеток. У *S. mereschkowskii* отростки соединительнотканых клеток, пустоты в толще скелетного элемента и коллагеновые волокна ориентированы преимущественно в передне-заднем направлении. Подобные пустоты обнаружены Руппертом в толще скелета жаберных перегородок у *Glossobalanus minutus*, но там эти пустоты располагаются случайным образом (см. Benito, Pardos, 1997).

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа поддержана грантом ведущих научных школ НШ-186.2008.4.

Буквенные обозначения на рисунках: *бд* — буккальный дивертикул, *вр* — воротник, *вц* — воротниковый целом, *гдс* — гемидесмосомы, *гл* — глотка, *дс* — десмосомы, *клг* — коллагеновые волокна, *клг** — волокна коллагена, лежащие под различными углами к оси тела, *кр* — кровь (молекулы гемоглобина), *ки* — кишка, *мтх* — митохондрии, *нт* — дорсальная нервная трубка, *пгц* — перигемальный целом, *пл* — пластинка основного вещества, *пус* — продольно ориентированные пустоты, *ск* — непарный скелетный элемент, *ст* — стебелек, *стк* — отростки соединительнотканых клеток, *тл* — туловище, *хб* — хоботок, *эмк* — эпителиально-мышечные клетки, *эр* — цистерны шероховатого ЭПР; *alsk* — alae laterales skeletale, *cor* — corni, *crc* — crista circumflexa fossae centralis, *cv* — carina

ventralis, *fc* — fossa centralis, *lisk* — lamina imparis skeletale, *rsk* — rostrum skeletale, *sub* — subiculi.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Шумкевич 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.
- Cameron C.B., 2000. The phylogeny of the Hemichordata and ecology of two new enteropneust species from Barkley Sound. Dis. Dr. of Philosophy. Edmonton: Alberta Fall. 178 p.
- Janies D., 2001. Phylogenetic relationships of extant echinoderm classes // Can. J. Zool. № 79. P. 1232–1250.
- Jianmey A.N., Xinzheng 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.
- Pardos F., Benito J., 1982. Estudio histológico de la faringe de *Glossobalanus minutus* (Enteropneusta, Ptychodoridae) // Bol. R. Soc. Espanola Hist. Nat. (Biol.). № 80. P. 101–118. — 1988. Blood vessels and related structures in the gill bars of *Glossobalanus minutus* (Enteropneusta) // Acta Zoologica (Stockholm). № 69. P. 87–94.
- 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.
- Ruppert E.E., Fox R.S., Barnes R.D., 2004. Invertebrate Zoology. Belmont: Thomson Brooks/Cole. V. 27. P. 857–871.
- 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.
- 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.
- 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.*, 1939. Hemichordata. Bronns H.G. Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Leipzig: Leipzig. Akademische Verlagsgesellschaft M. B. H. 726 p.
- Willey A.*, 1897. Spengelia, a new genus of Enteropneusta // Quarterly J. of Microscopical Science. V. 40. № 4. P. 623–631.
- Woodwick K.H., Sensenbaugh T.*, 1985. *Saxipendium coronatum*, new genus, new species (Hemichordata: Enteropneusta): The unusual spaghetti worms of the Galapagos Rift hydrothermal vents // Proceedings of the Biological Society of Washington. № 98. P. 351–365.

MICROSCOPIC ANATOMY AND FINE STRUCTURE OF THE SKELETON-HEART-KIDNEY COMPLEX IN *SACCOGLOSSUS MERESCHKOWSKII* (HEMICHORDATA, ENTEROPNEUSTA). 1. STALK SKELETON

O. V. Ezhova, V. V. Malakhov

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

e-mail: olga_ejova@mail.ru

This paper is the first report out of a series of works about the microscopic anatomy and fine structure of the skeleton-heart-kidney complex in the acorn worm *Saccoglossus mereschkowskii* Wagner 1885. The stalk skeleton of *S. mereschkowskii* consists of the unpaired anterior plate (lamina imparis) and two posterior horns (corni). The unpaired plate bears a pair of lateral wings (alae laterales), the midventral keel (carina ventralis), the central fossa (fossa centralis) with the bordering ridge (crista circumflexa fossae centralis), two symmetrical supporting saucers (subiculi), and the conical rostrum (rostrum). The stalk skeleton is formed by the overgrowth of basal lamina (between the epidermis and the endodermal epithelium of the buccal diverticulum – in the anterior part, and between the endodermal epithelia of the buccal diverticulum and the gut – in the posterior one). The skeleton is made of collagen fibers, most of which are longitudinal. In all the species of Enteropneusta studied, the stalk skeleton is a wishbone-like structure with the unpaired anterior plate and paired posterior horns. However, the shape of this structure varies widely in different species of enteropneusts. In Harrimaniidae, the horns are long, and the unpaired plate is rod-shaped. In Ptychoderidae, the horns are short, and the unpaired plate is rectangle-shaped. In Spengelidae, the shape of the stalk skeleton is intermediate.