

УДК 593.99

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

3. СЕРДЦЕ И КРОВЕНОСНЫЕ СОСУДЫ

© 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 08.10.2009 г.

Третье сообщение из серии, посвященной микроскопической анатомии и ультраструктуре скелетно-рено-перикардиального комплекса *Saccoglossus mereschkowskii*. Дорсальный сосуд проходит в толще дорсального мезентерия между перигемальными целомами. Стенка дорсального сосуда образована базальной пластинкой, к которой изнутри прилегают амебоциты. Отмечены десмосомоподобные контакты между амебоцитами. Мускулатура дорсального сосуда представлена моноцилиарными эпителиально-мышечными клетками выстилки перигемальных целомов. Эпителиально-мышечные клетки латеральных стенок перигемальных целомов образуют мышцы-ретракторы хоботка. Дорсальный сосуд переходит в венозный синус, который впадает в сердце. Вентральная стенка сердца прилегает к буккальному дивертикулу. Базальная пластинка в области сердца утолщена. Мускулатура сердца представлена моноцилиарными эпителиально-мышечными клетками. В одной и той же клетке сократимые волокна идут в разных направлениях. Описана ультраструктура целомической выстилки перикардиального целома. Латеральные сосуды собирают кровь из гломерулюса. Ультраструктура латеральных сосудов близка к таковой дорсального сосуда.

Настоящая статья представляет собой третье сообщение из серии, посвященной скелетно-рено-перикардиальному комплексу *Saccoglossus mereschkowskii*. Материал и методы работы изложены в Сообщении 1 (Ежова, Малахов, 2010).

Микроскопическая анатомия

Дорсальный кровеносный сосуд *Saccoglossus mereschkowskii* (vena dorsalis) проходит в дорсальном мезентерии, между базальными пластинками целомов левого и правого перигемальных целомов (рис. 1А, 1Б).

Парные перигемальные целомы представляют собой тянущиеся вперед выросты туловищных целомов. С вентральной стороны они опираются на ткань буккального дивертикула. Выемка буккального дивертикула (canalis dorsalis diverticuli buccalae) охватывает перигемальные целомы с вентральной стороны. С дорсальной стороны они граничат с нервной трубкой воротника (рис. 1А, 1Б). Полость перигемальных целомов представлена узкими щелевидными пространствами между клетками целомического эпителия.

В стебельке мезентерий между перигемальными целомами исчезает, их полости объединяются вентральнее дорсального сосуда (рис. 1Б). Дорсальный кровеносный сосуд прилегает изнутри к пластинке основного вещества, разделяющей це-

ломический эпителий перигемального целома и эпидермис дорсальной поверхности стебелька.

Центральный венозный синус (sinus venosus centralis) представляет собой резкое расширение дорсального сосуда в основании хоботка, спереди от стебелька. Он имеет форму куба или параллелепипеда, поэтому и на продольных, и на поперечных срезах просвет центрального венозного синуса выглядит как прямоугольник (рис. 1В, 2). Нижней стенкой центрального синуса является базальная пластинка энтодермального (Иванова-Казас, 1978) эпителия буккального дивертикула, а верхней — базальная пластинка эктодермального эпителия хоботка. Правая стенка синуса представлена базальной пластинкой мезодермального эпителия переднего выроста воротникового целома, а левая — базальной пластинкой мезодермального эпителия хоботкового целомодукта (рис. 1В, 2Б). На основе измерений, сделанных на полной серии срезов, объем венозного синуса составляет около 60000 мкм³.

От центрального венозного синуса к сердцу кровь движется между базальной пластинкой дорсального эпителия буккального дивертикула и базальной пластинкой целомов перикардиального целома.

Сердце (cor) имеет грушевидную форму. Оно расширено в задней части и сужается к своему переднему концу (рис. 1Г–1Е; 2). Сердце прилежит

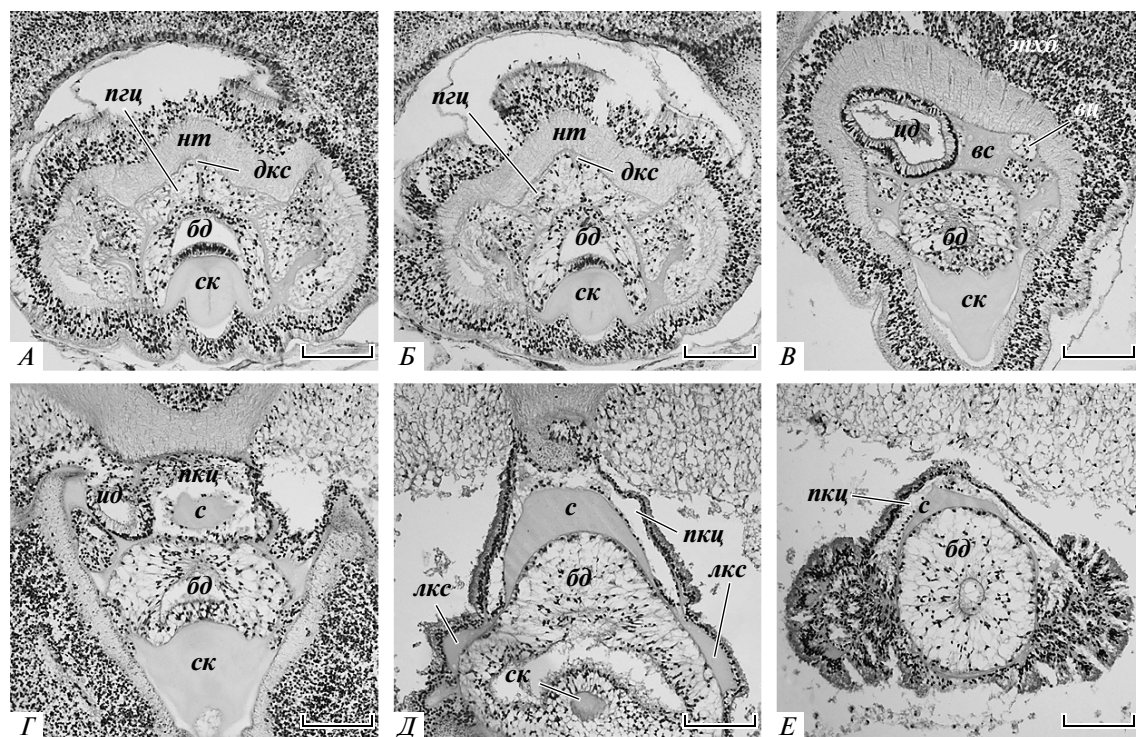


Рис. 1. Участки серийных поперечных срезов через стебелек (А, В) и проксимальную часть хоботка (В–Е) *S. mereschkowskii*. Направление сзади вперед — от А к Е. Масштаб 100 мкм.

к дорсальной стороне передней части буккального дивертикула (*pars anterior diverticuli buccalae*), его базальная пластинка служит вентральной стенкой сердца. Базальная пластинка эпителия

перикардиального целома является дорсальной и боковыми стенками сердца; таким образом, сердце снабжено мышечным перикардом, образованным клетками эпителия перикардиального целома. На срезах фиксированных животных длина сердца составляет около 300–320 мкм, наибольшая ширина — около 200 мкм, высота в самом широком месте — 100–130 мкм. Сердце — наиболее вместительная часть кровеносной системы. Подсчитанный по серии срезов объем сердца составляет около 700 000 мкм³. Из сердца кровь растекается по многочисленным сосудам кровеносной сети гломерулы, строение которого будет рассмотрено в Сообщении 4.

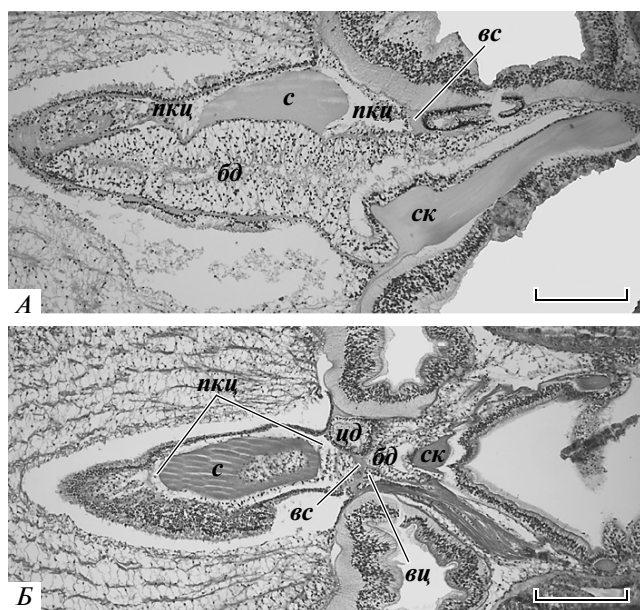


Рис. 2. Участок сагиттального среза (А) и участок фронтального среза (В) через проксимальную часть хоботка и стебелек *S. mereschkowskii*. Масштаб 200 мкм.

Перикардиальный целом (*pericardium*) представляет собой замкнутую полость, которая залегает в проксимальной части хоботка, дорсально по отношению к *pars anterior diverticuli buccalae* (рис. 1Г–1Е; 2). Перикардиальный целом расширен в задней части и постепенно сужается к своему переднему концу. На поперечных срезах полость перикардиального целома имеет форму трапеции или полумесяца, обращенного вогнутой стороной к буккальному дивертикулу (рис. 1Д, 1Е). Задняя стенка перикардиального целома контактирует с венозным синусом, нижняя — с *pars anterior diverticuli buccalae*, боковые стенки граничат с полостью хоботкового целома. Верхняя стенка трапеции в задней своей части грани-

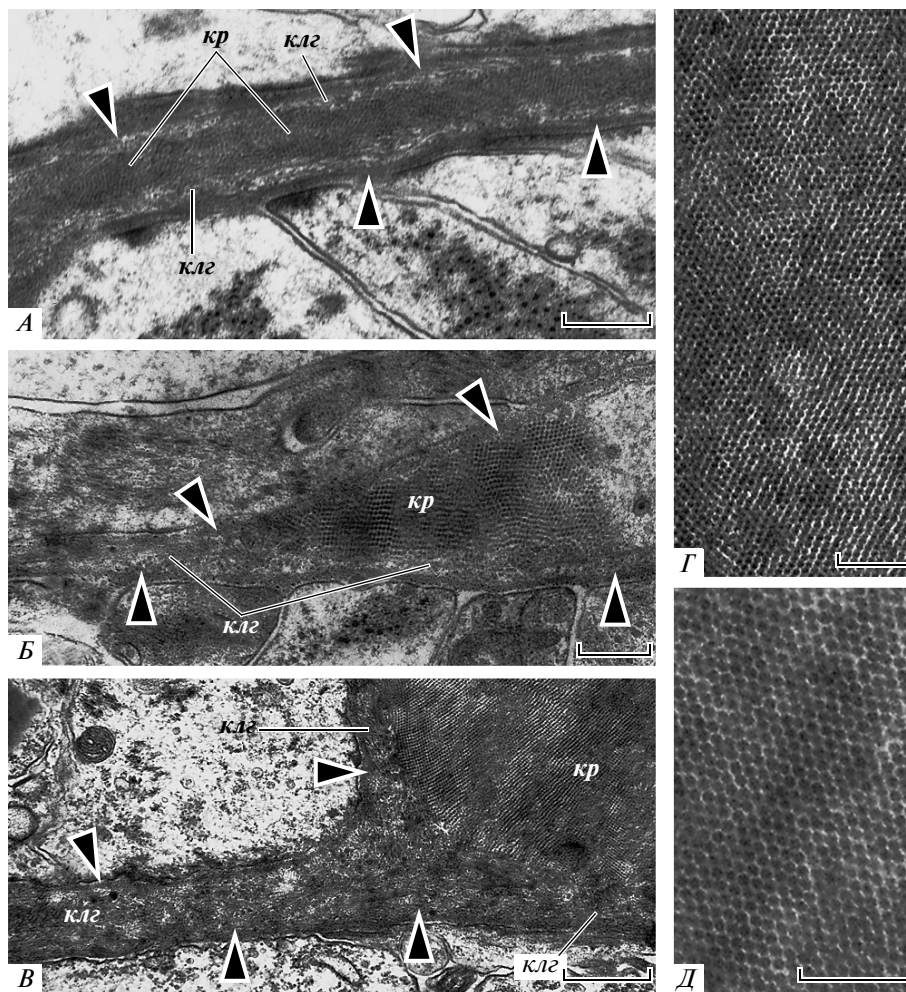


Рис. 3. Тонкое строение кровеносных сосудов и кровь *S. mereschkowskii*. Кровеносные сосуды в толще ретикулярного слоя между базальными пластинками: *A* — воротникового эпидермиса (вверху) и целотелия воротникового целома (внизу); *B*, *B* — мезотелия гломерулы (вверху) и эпителия буккального дивертикула (внизу); *Г*, *Д* — молекулы гемоглобина. Поперечные срезы. ТЕМ (JEM-100B). Масштаб (мкм): *A*, *B* — 0.5; *B* — 1; *Г*, *Д* — 0.2. Стрелками указаны базальные пластинки соседних эпителиев.

чит с эпителием хоботка, а в передней — с хоботковым целомом.

По направлению к переднему концу рострума буккального дивертикула перикардиальный целом уплощается и разделяется на многочисленные отростки между кровеносными сосудами гломерулы.

Латеральные кровеносные сосуды (*arterii laterales glomeruli*) скелетно-рено-перикардиального комплекса органов *S. mereschkowskii* представляют собой пару выносящих артерий, в которые кровь собирается из сосудов гломерулы. Левый и правый латеральные кровеносные сосуды проходят по бокам от буккального дивертикула (рис. 1*Д*). Их медиальные стенки образованы базальной пластинкой энтодермального эпителия дивертикула, а латеральные — базальной пластинкой хоботкового целотелия. *Arterii laterales glomeruli* несут артериальную кровь назад, пово-

рачивают к вентральной стороне с тем, чтобы впоследствии, соединившись, образовать вентральный кровеносный сосуд.

Ультраструктура

Как у многих беспозвоночных животных, кровеносная система *S. mereschkowskii* представляет собой систему лакунарных пространств в составе основного вещества — между базальными пластинками эпителиев (рис. 3*А–В*). Лакунарные пространства кровеносной системы у *S. mereschkowskii* легко различимы в толще пластинки основного вещества благодаря наличию в крови растворенного гемоглобина, крупные молекулы которого имеют на срезах характерную шестиугольную форму и своим расположением напоминают пчелиные соты. Диаметр молекулы гемоглобина составляет около 25 нм (рис. 3*Г*, 3*Д*).

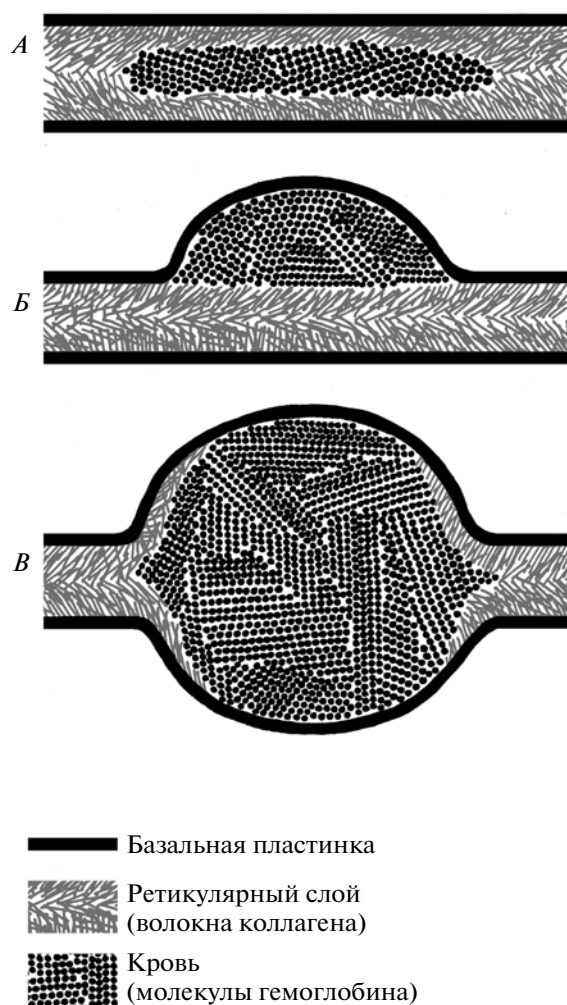


Рис. 4. Схема строения различных кровеносных сосудов *S. mereschkowskii*.

Мелкие кровеносные лакуны (капилляры) могут лежать в самой толще ретикулярного слоя основного вещества, так что общая толщина пластинки основного вещества практически не меняется (рис. 3А, 4А). Кровеносные капилляры различного диаметра могут прилегать к ретикулярному слою только с одной стороны, залегая между базальной пластинкой эпителия и ретикулярным слоем. В этом случае базальная пластинка эпителия образует выпячивания, соответствующие контуру капилляра (рис. 3Б; 4Б; 5). Более крупные сосуды раздвигают или вообще вытесняют ретикулярный слой, и базальные пластинки эпителиев образуют выпячивания с двух сторон, так что диаметр наиболее крупных сосудов (дорсального, латеральных) может достигать 50 мкм и более (рис. 3В; 4В; 6).

В большинстве случаев просвет сосуда ограничен от базальной пластинки тонким слоем волокнистого материала (рис. 3А, 3В; 6), но иногда (например, в сердце, латеральных сосудах) волок-

нистый материал отсутствует, и молекулы гемоглобина непосредственно контактируют с базальной пластинкой (рис. 3Б; 5Б).

Внутри кровеносных сосудов встречаются соединительнотканые клетки — амебоциты (рис. 7, 8). Клеточные элементы кровеносной системы можно разделить на два типа. К первому типу относятся амебоциты с темной цитоплазмой, содержащей митохондрии, цистерны ЭПР, включения с электронно-плотным содержимым или заполненные гранулами средней электронной плотности, миелиновые тельца, состоящие из многочисленных концентрических мембран, и разные по диаметру пузырьки (рис. 5Б; 7Б, 7Г; 8). На срезах часто встречаются отростки этих клеток, диаметром от 0.3 до 1 мкм. Амебоциты первого типа или их отростки обнаружены нами в дорсальном кровеносном сосуде, крупных сосудах гломерулюса, латеральных кровеносных сосудах. Второй тип амeбоцитов представлен клетками с очень светлой цитоплазмой, почти не содержащей органелл (рис. 6Б; 7А, 7Б). Отростки этих клеток достигают в толщину 2 мкм. Клетки второго типа и их отростки присутствуют практически во всех сосудах кровеносной системы, за исключением сердца и капилляров туловищного покровного эпителия.

Интересно, что клетки, встречающиеся в кровеносной системе, иногда образуют скопления, в состав которых на одном срезе попадают две-три клетки. В некоторых случаях между клетками в составе таких скоплений имеются контакты, напоминающие десмосомы (рис. 7Г, 7Д; 8В).

Дорсальный кровеносный сосуд, как было сказано выше, проходит в дорсальном мезентерии, образованном базальными пластинками целомического эпителия левого и правого перигемальных целомов. Толщина базальной пластинки составляет приблизительно 70 нм. У фиксированных экземпляров базальные пластинки мезентерия, как правило, сильно складчатые, поэтому толщина залегающего между ними ретикулярного слоя колеблется в пределах от 200 нм до 2.5 мкм (рис. 9). Помимо коллагеновых волокон в толще дорсального мезентерия находятся многочисленные соединительнотканые клетки. Дорсальный кровеносный сосуд нечетко отграничен от соединительнотканного матрикса мезентерия (рис. 10). В области сосуда базальные пластинки расходятся, волокна ретикулярного слоя исчезают, и образовавшееся пространство (на срезах оно почти целиком заполнено клетками) и представляет собой полость сосуда (рис. 10). К стенкам дорсального сосуда (которые представлены базальными пластинками) прилегают многочисленные амeбоциты. В отдельных случаях между соседними амeбоцитами видны специализированные контакты, напоминающие десмосомы (рис. 10Б). Возможно, в этом участке кровенос-

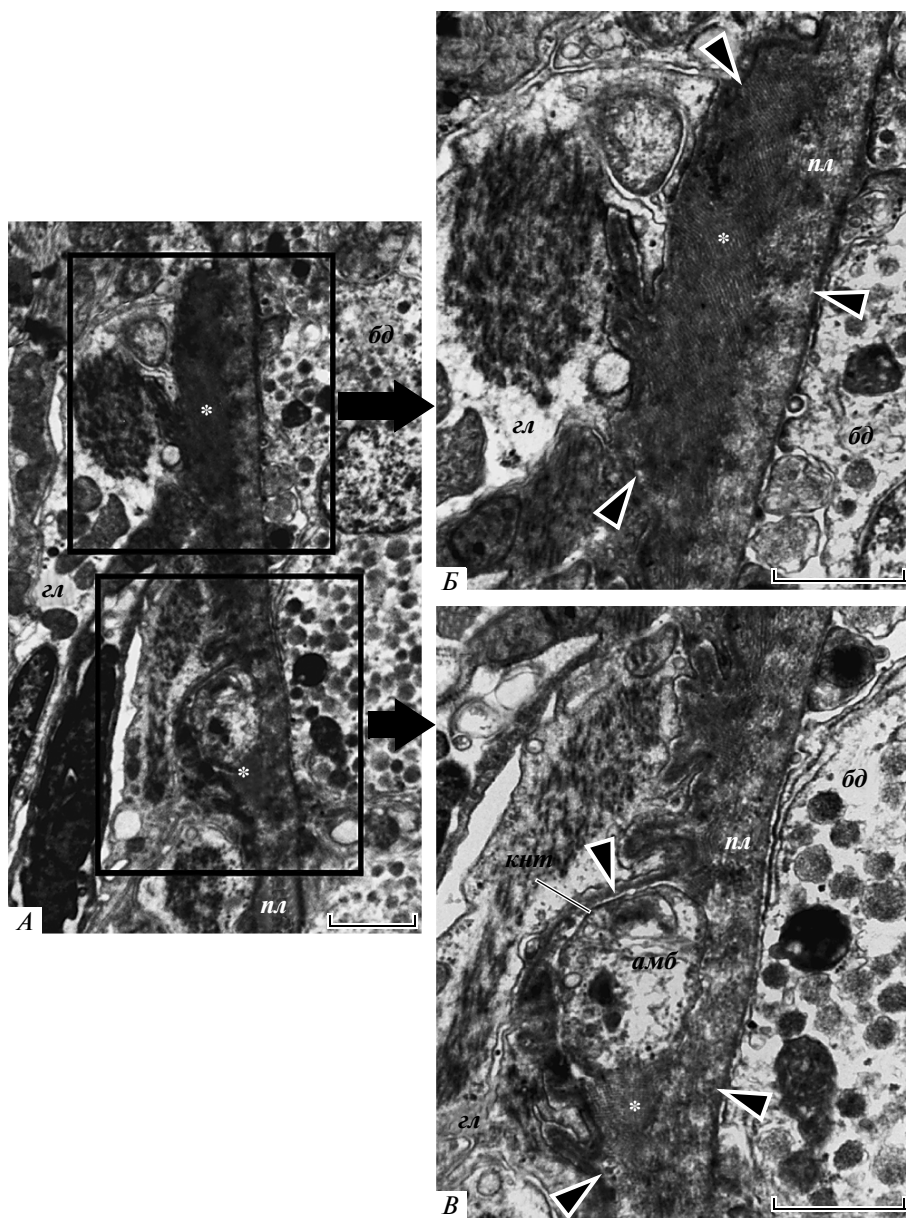


Рис. 5. Кровеносные капилляры между ретикулярным слоем и базальной пластинкой у *S. mereschkowskii*. Поперечные срезы. ТЕМ (JEOM-1011). Масштаб (мкм): А — 2; Б, В — 1. Стрелками указаны базальные пластинки соседних эпителиев. Звездочками указаны кровеносные капилляры.

ной системы имеется эндотелиальная выстилка, однако определить это затруднительно из-за того, что у фиксированных животных сосуд сильно сжат. Тем не менее в некоторых участках пластинка основного вещества непосредственно контактирует с просветом сосуда, так что если эндотелиальная выстилка и имеется, то она неполная.

Кнаружи от базальных пластинок расположены тела клеток целомического эпителия, который можно рассматривать как наружную составляющую стенки дорсального кровеносного сосуда. Как и в других участках, это — эпителиально-мышечные моноцилиарные клетки (рис. 11).

На поперечных срезах эти клетки вытянуты в апикально-базальном направлении. Их цитоплазма дифференцирована на сократимую и цитоплазматическую часть. В цитоплазматической части находится ядро, митохондрии, элементы гладкого и шероховатого ЭПР. Сократимая часть занимает приблизительно 20–30% от площади клетки на поперечном срезе и располагается в самом базальном участке клетки, непосредственно прилежащем к базальной пластинке. В сократимой части проходит единственное мышечное волокно, диаметром 1.6 мкм. В составе этого волокна имеются толстые и тонкие филаменты. На попереч-

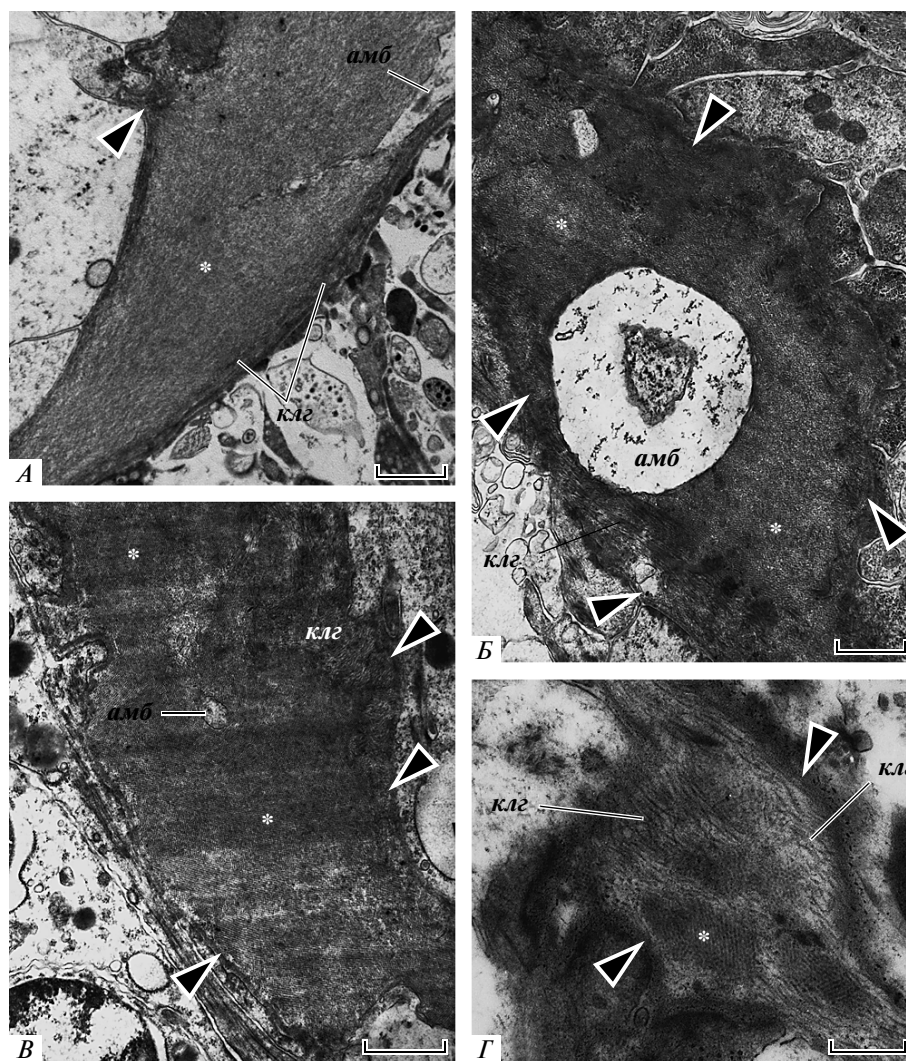


Рис. 6. Крупные кровеносные сосуды, раздвигающие или вытесняющие ретикулярный слой, у *S. mereschkowskii*: *А* – кровеносный сосуд между базальными пластинками целотелия (слева) и эпидермиса (справа) воротника, *Б* – кровеносный сосуд между базальными пластинками целотелия (слева) и эпидермиса (справа) хоботка, *В* – кровеносный сосуд между базальными пластинками целотелия гломерулюса (слева) и эпителия буккального дивертикула (справа), *Г* – кровеносные лакуны в толще ретикулярного слоя между базальными пластинками целотелия (слева) и эпидермиса (справа) воротника. Поперечные срезы. ТЕМ (*А* – JEOM-1011, *Б–Г* – JEM-100В). Масштаб (мкм): *А–Б* – 1; *Г* – 0.5. Стрелками указаны базальные пластинки соседних эпителиев. Звездочками указаны кровеносные сосуды и капилляры.

ных срезах сократимое волокно располагается под косым углом к оси тела. Отсутствие на срезах поперечных или косо ориентированных Z-полосок позволяет отнести мышечные волокна к гладкой мускулатуре (рис. 11). Клетки целомического эпителия связаны с базальной пластинкой гемидесмосомами (рис. 9), а между собой – опоясывающими десмосомами (рис. 11). На срезах фиксированных особей с сильно сократившимися стенками сосуда опоясывающие десмосомы располагаются не апикально, а на уровне сократимых частей клеток. Вероятно, когда сосуд наполняется кровью и стенки его растягиваются, десмосомы занимают субапикальное положение, как в обычном эпителии.

Отметим, что клетки целомической выстилки с обеих сторон дорсального мезентерия вне области сосуда по своему строению не отличаются от клеток на поверхности сосуда. Между клетками целомического эпителия, почти прилегая к базальной пластинкам, проходят два симметричных пучка нервных волокон (рис. 9). Каждый из них содержит 29 отростков нервных клеток, диаметр отростков колеблется от 80 до 550 нм. Вероятно, эти пучки представляют собой продольные нервы, иннервирующие мускулатуру стенки перигемальных целомов.

Клетки целомической выстилки на боковых стенках перигемальных целомов отличаются от клеток на поверхности сосуда. Их цитоплазма

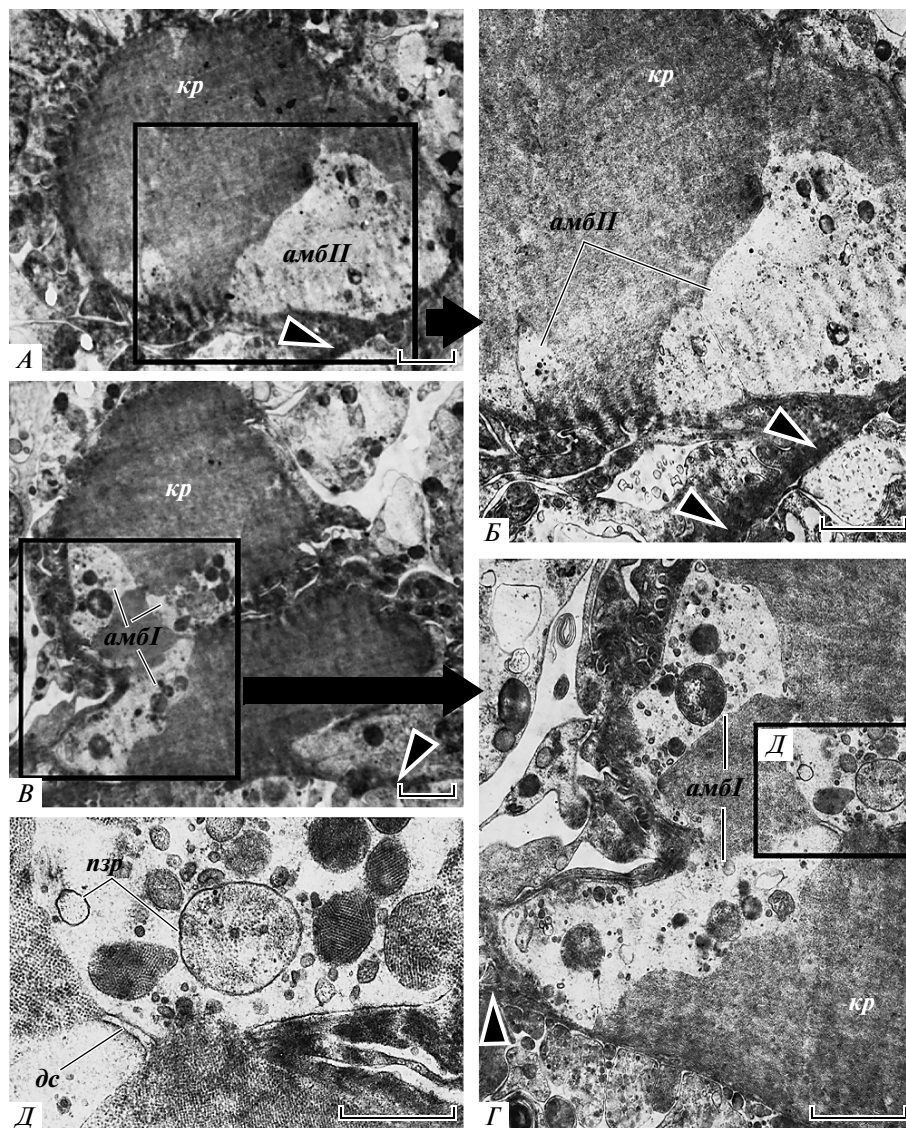


Рис. 7. Амебоциты в кровеносных сосудах гломерулы *S. mereschkowskii*. Поперечные срезы. ТЕМ (А, В — JEOM-1011, В, Г, Д — JEM-100В). Масштаб (мкм): А, В — 2; Б, Г — 1.5; Д — 1. Стрелками указаны пластинки основного вещества, разделяющие целотелий гломерулы и энтодермальный эпителий буккального дивертикула.

практически полностью занята сократимыми филаментами, так что совокупность этих клеток выглядит как настоящая мышечная ткань (рис. 12). Доля сократимой части составляет не менее 60% площади клетки на поперечном срезе. Актиновые и миозиновые филаменты ориентированы здесь строго продольно по отношению к оси тела. Вдоль сократимого волокна, непосредственно примыкая к нему, проходят продольно ориентированные каналы гладкого ЭПР, вероятно выполняющие функции Т-системы. Ядра клеток смещены апикально, митохондрии и другие органеллы располагаются в узких пространствах, остающихся на долю несократимой цитоплазмы клетки. Каждая клетка связана с базальной пластинкой 4–5 гемидесмосомами. Между собой эти клетки связаны

протяженными десмосомами, иногда располагающимися в несколько ярусов (рис. 12Б). Все эти особенности говорят о том, что клетки целомической выстилки боковых стенок перигемальных целомов формируют две мышечные ленты — ретракторы хоботка. В то же время следует решительно подчеркнуть, что, будучи явно дифференцированными как мышцы-ретракторы, стенки перигемальных целомов в гистологическом отношении остаются на уровне однослойной целомической выстилки, образованной моноцилиарными эпителиально-мышечными клетками (рис. 11, 12).

Сердце находится в перикардальном целоме и представляет собой заполненную кровью полость между базальной пластинкой эпителия передней части буккального дивертикула с вентральной

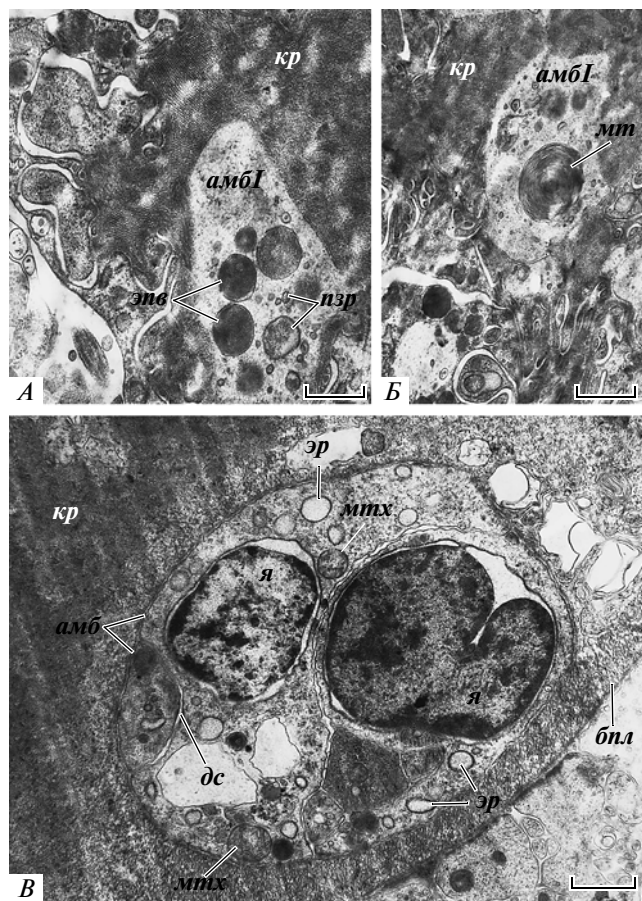


Рис. 8. Ультраструктура амёбоцитов первого типа *S. terezhkowskii*. А, Б — амёбоциты в кровеносных сосудах гломерулы, В — скопление амёбоцитов в кровеносном сосуде хоботка. Поперечные срезы. ТЕМ (JEM-100В). Масштаб (мкм): А — 0.5; Б, В — 1.

стороны и базальной пластинкой мезотелия перикардиального целома с боковых и дорсальной сторон. Стенка сердца, таким образом, образована базальной пластинкой буккального дивертикула (с вентральной стороны), а с боков и с дорсальной стороны — целомическим эпителием перикарда и его базальной пластинкой (рис. 13). Толщина базальной пластинки в стенке сердца составляет 200–250 нм (рис. 13Б–Г), что более чем в три раза превышает толщину базальной пластинки в стенке дорсального сосуда. Базальная пластинка имеет слоистую структуру. В отличие от дорсального сосуда, к базальной пластинке изнутри не примыкают амёбоциты, и таким образом сердце лишено даже того подобия эндотелиальной выстилки, которое, возможно, имеется в дорсальном и латеральных (см. ниже) сосудах. Вся полость сердца заполнена молекулами гемоглобина, среди которых очень редко попадаются тончайшие отростки амёбоцитов (рис. 13Г).

Перикардиальный целом выстлан эпителиально-мышечными жгутиковыми клетками. Целоте-

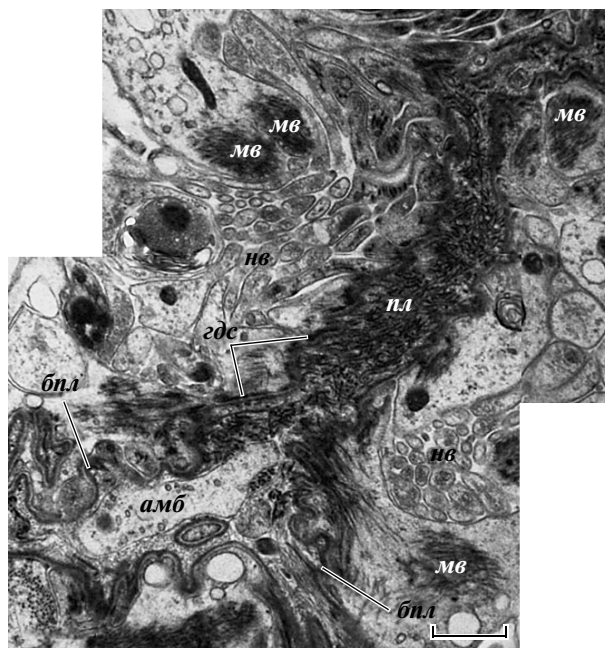


Рис. 9. Дорсальный мезентерий в воротнике *S. terezhkowskii*. Поперечный срез. ТЕМ (JEOM-1011). Масштаб 1 мкм.

лий перикарда может быть разделен на два типа: тот, что составляет стенку сердца (рис. 13), и тот, что выстилает стенку самого перикардиального целома (рис. 14).

На поперечных срезах моноцилиарные эпителиально-мышечные клетки наружной стенки сердца вытянуты в апикально-базальном направлении, их высота достигает 50 мкм. Они имеют гантелеобразную форму, т.е. расширенные базальная и апикальная части связаны между собой узким “стебельком” (рис. 13А–13В). Сократимые филаменты располагаются только в самой базальной части клетки. Мышечная стенка сердца образована сократимыми волокнами, идущими в разных направлениях. Интересно, что филаменты, ориентированные в разных направлениях (перпендикулярно или под углом друг к другу), встречаются в одной клетке (рис. 13А; 15). Мышечные волокна стенки сердца могут быть отнесены к гладкой мускулатуре.

Эпителиально-мышечные клетки связаны с базальной пластинкой посредством гемидесмосом, 3–5 на поперечный срез одной клетки. Десмосомы между соседними клетками располагаются на уровне сократимой части клетки. Цитоплазматическая часть клетки заполнена крупными, прозрачными вакуолями, а ядро, митохондрии и цистерны гладкого и шероховатого ЭПР располагаются между базальной сократимой и апикальной вакуолизированной частями клетки (рис. 13). Среди цистерн шероховатого ЭПР встречаются крупные, диаметром до 1 мкм цистерны, содер-

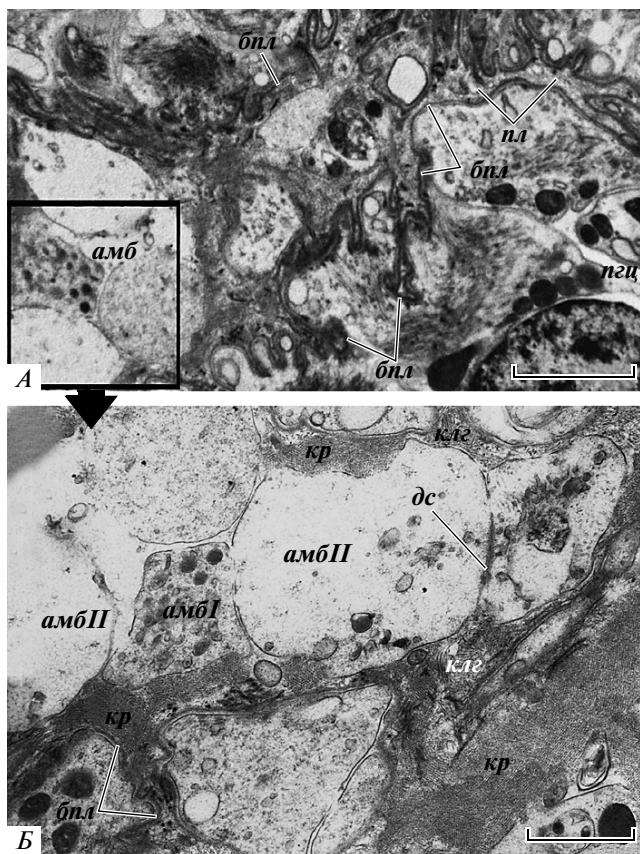


Рис. 10. Ультраструктура вентрального участка дорсального мезентерия и дорсального кровеносного сосуда *S. mereschkowskii*. Поперечные срезы. ТЕМ (А – JEOM-1011, В – JEM-100В). Масштаб (мкм): А – 2, В – 1.

жащие рыхлый электронно-светлый материал (рис. 13Г). Раздутые вакуолизированные апикальные участки целомических клеток стенки сердца занимают практически весь объем перикардального целома.

Противоположная дорсальная и боковые стенки перикардального целома тоже образованы моноцилиарными эпителиально-мышечными клетками, но строение их другое. Это уплощенные клетки, высота которых на поперечных срезах не превышает 5 мкм даже в области расположения ядра (рис. 14, 15). В других участках толщина клеточного слоя может составлять всего 0.3 мкм. В состав дорсальной и боковых стенок перикарда входит и кольцевая, и продольная мускулатура. При этом кольцевые и продольные волокна никогда не встречаются в одной клетке (рис. 14А, 15). Ультраструктура этих клеток близка к таковой клеток стенки сердца, за исключением полного отсутствия больших прозрачных вакуолей.

Особенностью клеток целомической выстилки перикарда (и на стенке сердца, и на дорсальной и боковых стенках самого перикарда) являет-

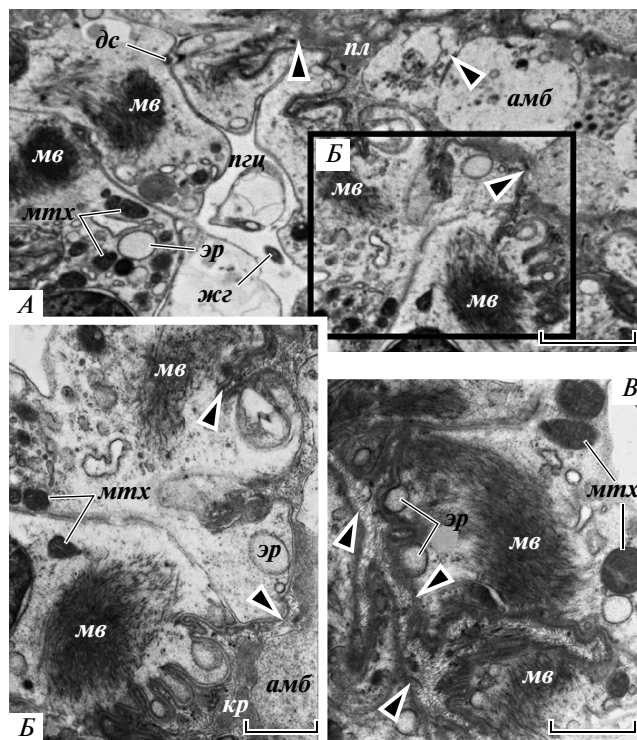


Рис. 11. Ультраструктура клеток выстилки перигемального целома *S. mereschkowskii*, образующих стенку дорсального кровеносного сосуда. Поперечные срезы. ТЕМ (А – JEOM-1011, В – JEM-100В). Масштаб (мкм): А – 2; В, В – 1. Черными стрелками указаны базальные пластинки целотелия перигемальных целомов. Белой стрелкой указан контакт между амёбитами внутри скопления.

ся наличие в них крупных цистерн шероховатого ЭПР с рыхлым содержимым (рис. 13Г, 14Б). Возможно, это содержимое выделяется в полость перикарда, поскольку на срезах жидкость перикарда не прозрачная, а содержит рыхлый, тонкогранулярный материал (рис. 15).

В основном веществе между целотелием перикардального целома и целотелием хоботкового целома имеются многочисленные кровеносные лакуны, в которых встречаются клеточные элементы (рис. 14Б).

Сердце связано с латеральными сосудами через систему капилляров гломерулюса, тонкое строение которых будет описано в Сообщении 4.

Латеральные кровеносные сосуды (arterii laterales) (рис. 16) проходят между базальной пластинкой энтодермального эпителия передней части буккального дивертикула с медиальной стороны и базальной пластинкой мезотелия хоботкового целома с латеральной стороны. Эти сосуды формируются за счет расхождения базальных пластинок указанных эпителиев. Это ясно видно на поперечных срезах “в углах” сосуда (рис. 16В). Слой основного вещества, разделяющий энтодермаль-

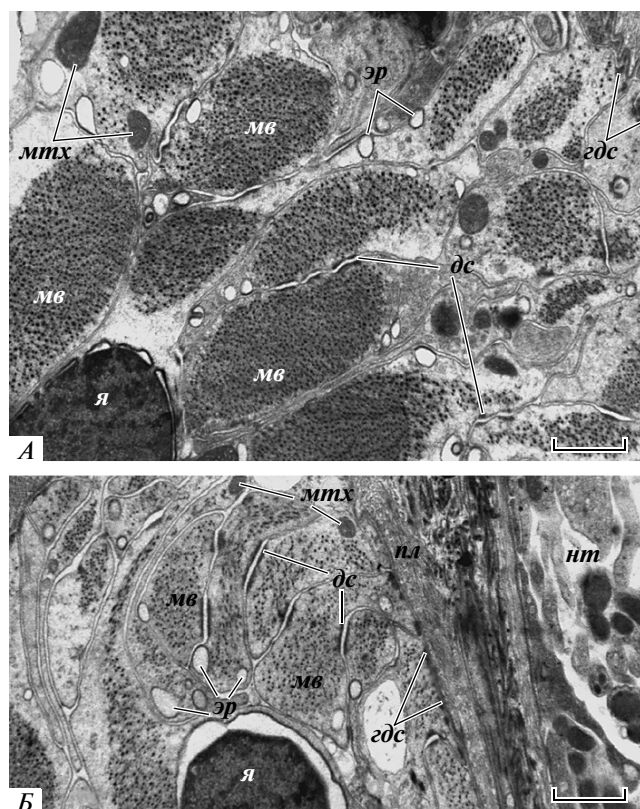


Рис. 12. Ультраструктура клеток выстилки боковых стенок перигемальных целомов *S. mereschkowskii*. Поперечные срезы. ТЕМ (JEOM-1011). Масштаб 1 мкм.

ный эпителий буккального дивертикула и целомический эпителий хоботкового целома, здесь просто расходуется так, что соединительнотканная стенка сосуда состоит не только из собственной базальной пластинки толщиной 60–70 нм, но еще из слоя ретикулярного вещества толщиной около 200 нм. Следует отметить, что такое строение соединительнотканной стенки характерно только для “угловых” частей латерального сосуда. Боковая часть сосуда, обращенная к хоботковому целому, — тонкая и состоит только из базальной пластинки (рис. 16А).

В просвете arterii laterales встречаются отростки клеток, расположенные преимущественно у стенок сосуда (рис. 16Б). Они характеризуются светлой цитоплазмой, содержащей большое количество мелких пузырьков, что говорит в пользу того, что этим клеткам свойственна экзо- или эндоцитозная активность (рис. 16Б, указано стрелкой).

Клетки хоботкового целома, образующие стенки arterii laterales, представляют собой эпителиально-мышечные моноцилиарные клетки. Это — невысокие, уплощенные клетки, высотой не более 5 мкм. В уплощенных базальных частях клеток содержатся кольцевые или продольные мышеч-

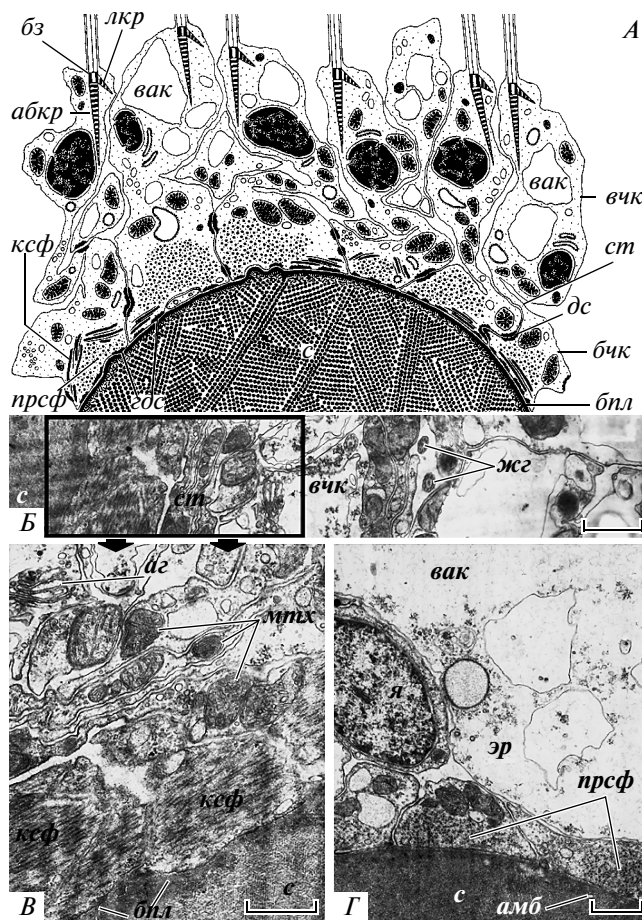


Рис. 13. Схема тонкого строения клеток выстилки перикардального целома, образующих стенку сердца (А), и ультраструктура стенки сердца (Б–Г) *S. mereschkowskii*. Поперечные срезы. ТЕМ (JEM-100В). Масштаб 1 мкм.

ные филаменты (рис. 16А, 16Б). Между собой клетки связаны в базальных участках при помощи десмосом. К базальной пластинке клетки прикрепляются посредством гемидесмосом.

Дорсальный кровеносный сосуд и перигемальные целома

В большинстве случаев дорсальный кровеносный сосуд Enteropneusta располагается в слое основного вещества дорсального мезентерия, между перигемальными целомами, представляющими собой передние выросты туловищных целомов. Именно так обстоит дело в родах *Saccoglossus*, *Xenopleura*, *Harrimania* (Harrimaniidae), *Balanoglossus*, *Ptychodera* и *Glossobalanus* (Ptychoderidae) (Wiley, 1899; Hyman, 1959; Cameron, 2000; Jianmey, Xinzhen, 2005). Однако у *Saxipendium coronatum*, относящегося к выделяемому некоторыми исследователями семейству Saxipendidae, перигемаль-

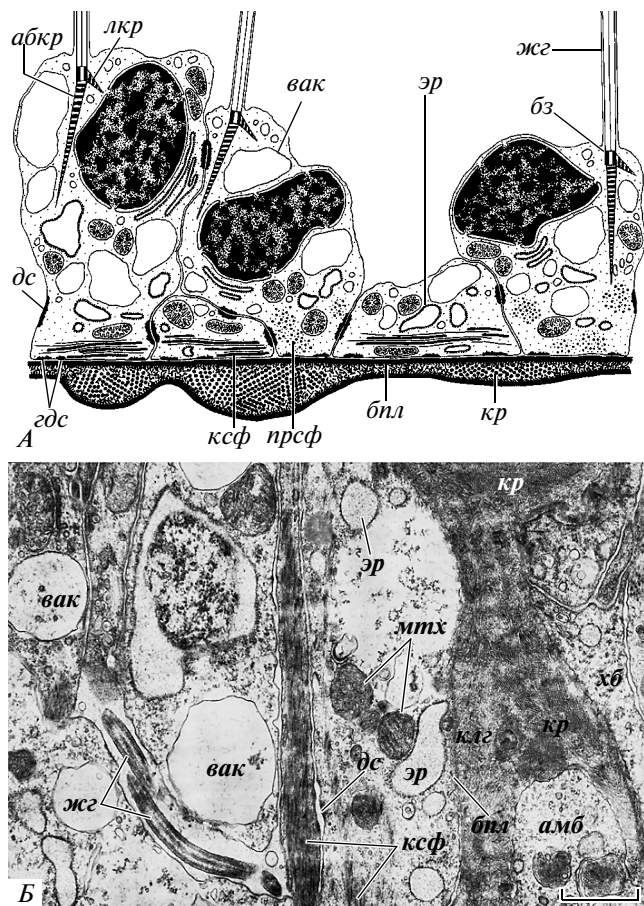


Рис. 14. Схема тонкого строения клеток выстилки перикардального целома (А) и ультраструктура клеток выстилки боковой стенки перикардального целома (Б) *S. mereschkowskii*. Поперечный срез. TEM (JEM-100B). Масштаб 1 мкм.

ные целома не найдены (Cameron, 2000). Маленький *Protoglossus koehleri* (семейство Harrimaniidae), традиционно считающийся наиболее примитивным из всех кишечнодышащих, также лишен перигемальных целома в воротнике (Burdon-Jones, 1956; Vogel, 1987). В этих случаях дорсальный кровеносный сосуд проходит непосредственно под спинным нервным стволом. У *Harrimania planktophilus* дорсальный кровеносный сосуд располагается между воротниковым нервным стволом с дорсальной стороны и перигемальными целомами с вентральной стороны, и редко проходит между самими септами мезентерия (Cameron, 2002). Аналогичное расположение дорсального сосуда наблюдается и у *S. mereschkowskii*.

Электронно-микроскопические исследования целомической выстилки перигемальных целома *S. kowalevskii* (см. Balser, Ruppert, 1990) и *Glossobalanus minutus* (см. Benito, Pardos, 1997) показали, что она представлена эпителиально-мышечными

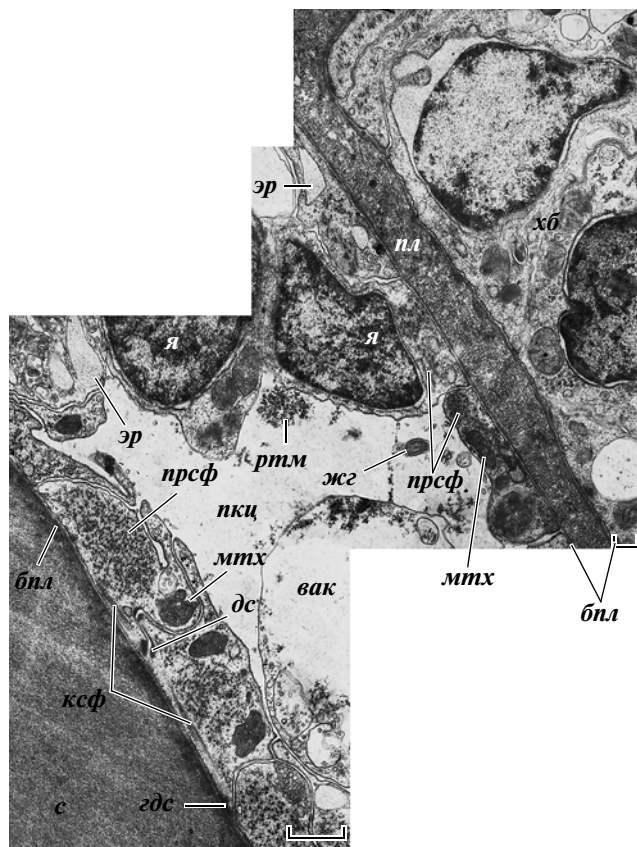


Рис. 15. Ультраструктура клеток выстилки перикардального целома *S. mereschkowskii*. Поперечный срез. TEM (JEM-100B). Масштаб 1 мкм.

клетками. У всех изученных видов (за исключением *Saxipendium coronatum* и *Pr. koehleri*, лишенных перигемальных целома) эпителиально-мышечные клетки боковых стенок перигемальных целома образуют мощные мышцы — ретракторы хоботка.

Эпителиально-мышечная природа характерна и для тех целомических клеток, которые образуют стенку дорсального сосуда. Гайман (Human, 1959) отмечает наличие слоя кольцевой мускулатуры в дорсальном (и вентральном) кровеносном сосуде. Бенито и Пардос (Benito, Pardos, 1997) нашли, что у *Glossobalanus minutus* одна и та же клетка целомической выстилки, входящая в стенку дорсального кровеносного сосуда, содержит и кольцевые, и продольные филаменты. По данным цитированных авторов, в ней проходит небольшой базальный пучок продольных миофиламентов и более мощный пучок кольцевых миофиламентов, лежащий над продольными филаментами. Для *S. mereschkowskii* показано, что в клетках целотелия, образующего стенку дорсального кровеносного сосуда в перигемальных целомах, имеется лишь одно мышечное волокно, содержащее со-

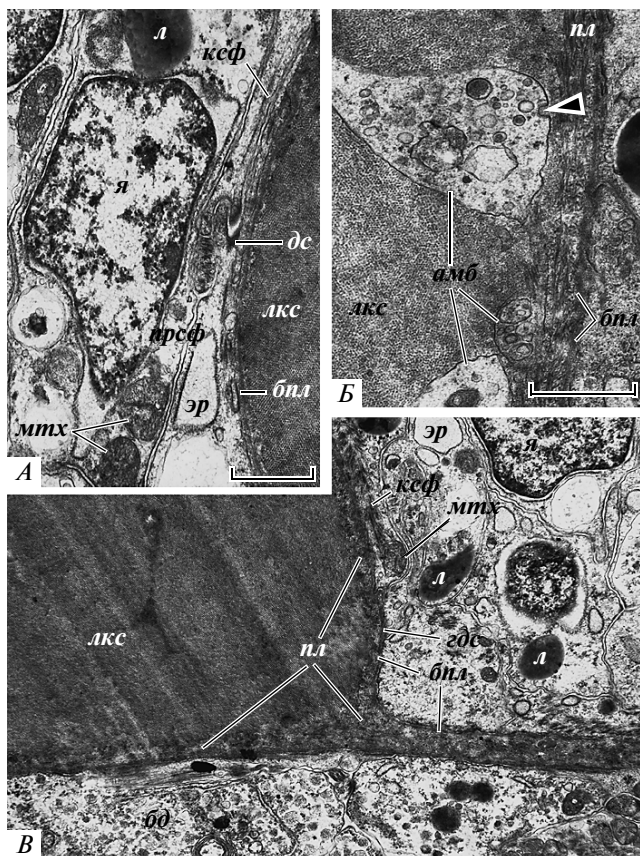


Рис. 16. Ультраструктура латеральной (А) и медиальной (Б, В) стенок arteria lateralis glomeruli у *S. mereschkowskii*. Поперечные срезы. ТЕМ (JEM-100В). Масштаб 1 мкм. Стрелкой указан участок эндо- или экзоцитозной активности в амебocyte кровеносного сосуда.

кратимые филаменты, направленные на поперечных срезах под косым углом к оси тела. У крыложаберных в клетках стенки сосуда остается лишь слой кольцевой мускулатуры.

Гайман (Huyan, 1959) указывает, что дорсальный кровеносный сосуд *Enteropneusta* (как и вентральный) выстлан эндотелием, а встречающиеся иногда в крови кишечнодышащих амeboциты — это отделившиеся эндотелиальные клетки. Электронно-микроскопические исследования дорсального кровеносного сосуда *Glossobalanus minutus* (см. Benito, Pardos, 1997) показали, что амeboциты образуют практически сплошной слой, прилегающий изнутри к соединительнотканной стенке сосуда. Тем не менее, Бенито и Пардос (Benito, Pardos, 1997) неоднократно подчеркивают в своей работе, что эндотелий в кровеносных сосудах полухордовых отсутствует. Полной эндотелиальной выстилки в дорсальном сосуда изученного нами *S. mereschkowskii* нет, хотя между отдельными амeboцитами имеются специализиро-

ванные контакты. Контакты, напоминающие десмосомы, обнаружены нами также в сосудах гломерулюса *S. mereschkowskii* (см. Сообщение 4).

Сердце и перикардиальный целом

Сердце у всех кишечнодышащих располагается дорсально по отношению к pars anterior diverticuli buccalae и вентрально по отношению к перикардиальному целому, полость которого окружает сердце сверху и с боков. От других частей кровеносной системы сердце отличается только увеличенным объемом и наличием утолщенной пластинки основного вещества, образующей внутреннюю стенку сердца. Гайман (Huyan, 1959) на основании исследований, проведенных на оптическом уровне, указывает, что сердце снабжено эндотелиальной выстилкой. Электронно-микроскопические исследования *Glossobalanus minutus* (см. Benito, Pardos, 1997) показали, что в сердце имеются многочисленные амeboциты, располагающиеся преимущественно по периметру его просвета у дорсальной и боковых стенок. У исследованного нами *S. mereschkowskii* амeboцитов в сердце вообще не оказалось, и стенка сердца образована изнутри только слоем соединительнотканного матрикса.

Перикард, или сердечная капсула (“heart vesicle”), у всех кишечнодышащих представлен треугольным или трапециевидным в поперечном сечении целомическим мешком (Huyan, 1959). Со спинной стороны к перикардиальному целому примыкает продольная мускулатура хоботка. У *S. mereschkowskii* ширина перикарда приблизительно равна его высоте. Точно так же обстоит дело у *Pr. koehleri* (см. Caullery, Mesnil, 1904), *Glossobalanus crozieri* (см. Van der Horst, 1939) и *Balanoglossus australiensis* (см. Hill, 1895). У *H. planktophilus* (см. Cameron, 2002) и *Glandiceps qingdaoensis* (см. Jianmey, Xinzhen, 2005) узкий перикард клиновидно вдаётся вверх, в толщу хоботковых продольных мышц, и его высота превышает ширину в несколько раз.

Перикард *Glandiceps talaboti* (см. Van der Horst, 1939) имеет передний вырост, окружающий наподобие муфты так называемый медианный гломерулюс (см. Сообщение 4). У представителей рода *Schizocardium* (Spengelidae) хорошо развиты так называемые перикардиальные “предсердия” в самой передней части перикардиального целого (Willey, 1897). Они представляют собой слепо замкнутые спереди парные передние бифуркации перикарда. В результате на поперечных срезах перикардиальные полости и их утолщенные боковые стенки (гломерулюс) образуют два симметричных ушковидных контура (и по-немецки и по-английски они так и называются “Herzohren”

или “auricles”). У *Schizocardium* эти бифуркации идут с двух сторон вдоль отростка буккального дивертикула до его конца (Hуman, 1959). Следом за бифуркацией перикарда, парные передние отростки образует и сердце *Schizocardium* (см. MacBride, 1920). Такое строение перикарда свойственно всем представителям семейства Spengelidae, однако у представителей рода *Glandiceps* перикардальные “предсердия” очень маленькие, практически рудиментарные (Willey, 1897; Jianmey, Xinzhenг, 2005).

Гайман (Hуman, 1959) на основании гистологических данных указывает, что внутреннее пространство перикардального целома всех кишечнодышащих более или менее заполнено соединительной тканью, а также может содержать диагональные, пересекающиеся друг с другом, мышечные фибриллы. Наши исследования показывают, что полость перикарда *S. mereschkowskii* заполнена раздутыми вакуолизированными апикальными частями целомических клеток стенки сердца. Для *Glandiceps qingdaoensis* также отмечается, что полость перикарда содержит массу клеточной ткани (Jianmey, Xinzhenг, 2005).

По своей природе клетки, составляющие стенку сердца, — это внутренний листок целомической выстилки перикардального целома. Даже на световом уровне хорошо заметно, что они содержат сократимые филаменты, — это преимущественно кольцевые филаменты (Hуman, 1959). Дорсальная стенка сердца, таким образом, является сократимой, а с вентральной стороны сердце опирается на ригидную pars anterior diverticuli biscalae. Сокращение дорсальной стенки сердца обеспечивает нагнетание крови в сосуды гломерулы (Hуman, 1959; Balser, Ruppert, 1990). По нашим данным, клетки дорсальной стенки сердца *S. mereschkowskii* содержат сократимые филаменты, расположенные перпендикулярно или под углом друг к другу; причем и те и другие встречаются в одной клетке. Различная ориентация миофиламентов в клетках дорсальной стенки сердца отмечена и другими авторами. Так, Бальсер и Рупперт (Balser, Ruppert, 1990) обнаружили в клетках стенки сердца *S. kowalevskii* продольно ориентированные миофиламенты (правда, они ничего не пишут о кольцевых); а Бенито и Пардос (Benito, Pardos, 1997) нашли у *Glossobalanus minutus* в этих же клетках — кольцевые миофиламенты (правда, они ничего не пишут о продольных).

У кишечнодышащих *S. kowalevskii* (см. Balser, Ruppert, 1990) и *Glossobalanus minutus* (см. Benito, Pardos, 1997) мышцы стенки сердца выглядят поперечнополосатыми, а у крыложаберного *Cephalodiscus* — гладкими (Dilly et al., 1986). По нашим

данным, мышцы сердца *S. mereschkowskii* скорее относятся к гладкой мускулатуре.

Клетки выстилки перикардального целома, не входящие в состав стенки сердца, также содержат сократимые филаменты. По данным Бенито и Пардоса (Benito, Pardos, 1997), у *Glossobalanus minutus* миофиламенты в клетках целотелия перикарда лежат в кольцевом направлении; необходимо заметить, что с другой стороны, в клетках целотелия хоботкового целома, образующих наружную выстилку перикарда, миофиламенты располагаются в продольном направлении. Таким образом, в образованной двумя целотелиями стенке перикарда *Glossobalanus minutus* миофиламенты клеток разных целотелиев располагаются перпендикулярно друг к другу. В клетках целомической выстилки перикарда *S. mereschkowskii* присутствуют и кольцевые, и продольные филаменты, но они никогда не встречаются в одной и той же клетке. Клетки выстилки хоботкового целома *S. mereschkowskii*, граничащие с перикардом, содержат только продольные сократимые филаменты (см. Сообщение 4).

Перикард крыложаберных располагается на самом кончике буккального дивертикула, сдвигая гломерулу на вентральную сторону. Перикардальный целом представляет здесь пузырек, окружающий сердце со всех сторон — спереди, с боков, с дорсальной и вентральной сторон. Стенка перикарда крыложаберных очень тонкая, и кровеносных лакун в основном веществе между стенками перикардального и хоботкового целома практически нет. У кишечнодышащих, наоборот, в основном веществе между этими двумя целотелиями имеются значительные кровеносные пространства, в которых встречаются крупные амебоциты, как это отмечено для *Glossobalanus minutus* (см. Benito, Pardos, 1997) и *S. mereschkowskii* (настоящее исследование).

Латеральные кровеносные сосуды

В латеральные эфферентные артерии собирается очищенная от продуктов обмена, но еще не обогащенная кислородом кровь из сосудов гломерулы и течет назад. Бенито и Пардос (Benito, Pardos, 1997) отмечают в составе клеток целотелия хоботкового целома, образующего латеральные стенки arterii laterales, кольцевые миофиламенты. По нашим данным, в клетках целотелиальной стенки arterii laterales у *S. mereschkowskii* встречаются как кольцевые, так и продольные сократимые филаменты.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа поддержана контрактами с Роснаукой № 02.740.11.0280 и Рособразованием № П1291, а также программами Ведущих научных школ НШ-186.2008.4 и НШ-4456.2010.4.

Буквенные обозначения на рисунках: *абкр* — апикально-базальный (длинный) корешок жгутика, *аг* — аппарат Гольджи, *амб* — амебоциты или их отростки в кровеносных сосудах, *амбI* — амебоциты первого типа, *амбII* — амебоциты второго типа, *бд* — буккальный дивертикул, *бз* — базальное тельце жгутика, *бпл* — базальная пластинка, *бчк* — базальная часть клетки сердечной стенки, *вак* — вакуоли, *вс* — центральный венозный синус, *вц* — передний вырост воротникового целома, *вчк* — раздутая вакуолизированная часть клетки сердечной стенки, *гдс* — гемидесмосомы, *гл* — гломерулы, *дкс* — дорсальный кровеносный сосуд, *дс* — десмосомы или контакты, их напоминающие, *жг* — срезанные жгутики, *клг* — коллагеновые волокна ретикулярного слоя основного вещества, *кнт* — контакты амебоцитов, напоминающие гемидесмосомы, *кр* — кровь (молекулы гемоглобина), *кскф* — кольцевые сократимые филаменты, *л* — липидные капли, *лкр* — латеральный (короткий) корешок жгутика, *лкс* — латеральный кровеносный сосуд, *мв* — мышечное волокно, *мт* — миелиновое тельце, состоящее из многочисленных концентрических мембран, *мтх* — митохондрии, *нв* — симметричные пучки нервных волокон, *нт* — дорсальная нервная трубка, *пгц* — перигемальный целом, *пзр* — пузырьки, заполняющие цитоплазму амебоцита, *пкц* — перикардальный целом, *пл* — пластинка основного вещества (ретикулярный слой), *прсф* — продольные сократимые филаменты, *рмм* — рыхлый тонкогранулярный материал, *с* — сердце, *ск* — непарная пластинка скелетного элемента, *ст* — “стебельки” клеток сердечной стенки, *хб* — клетки хоботкового целома, *цд* — хоботковый целомодукт, *эв* — включения с электронно-плотным содержимым, *эпхб* — эпидермис хоботка, *эр* — цистерны шероховатого ЭПР или каналы ЭПР (Т-система), *я* — ядро.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- 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.
- Иванова-Казас О.М., 1978. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных: Иглокожие и Полухордовые. М.: Наука. 164 с.
- 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.
- Benito J., Pardos F., 1997. Hemichordata. N.-Y.: Wiley-Liss. V. 15. P. 15–101.
- Burdon-Jones C., 1956. Observations on the enteropneust, *Protoglossus köehleri* (Caullery and Mesnil) // Proceedings of the Zoological Society of London. № 127. P. 35–59.
- 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.
- Caullery M., Mesnil F., 1904. Contribution à l'étude des Entéropneustes, *Protobalanus* (n.g.) *koehleri* Protobalanus // Zoologische Jahrbuecher (Anatomie). № 20. P. 227.
- Dilly P.N., Welsch U., Rehkämper G., 1986. Fine structure of heart, pericardium and glomerular vessel in *Cephalodiscus gracilis* McIntosh, 1882 (Pterobranchia, Hemichordata) // Acta Zoologica (Stockholm). V. 67. № 3. P. 173–179.
- Hill J.P., 1895. New enteropneust from New South Wales // Proc. Linnaean Soc. New South Wales. V. 2. № 10. P. 1–42.
- 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.
- MacBride E.W., 1920. Echinoderma (Part II) and Enteropneusta. Larvae of Echinoderma and Enteropneusta, British Antarctic (Terra Nova) // Expedition 1910. L.: Nat. Hist. Rep. Zool. V. 4. № 3. P. 83–94.
- Van der Horst C.J., 1939. Hemichordata. Bronns H.G. Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Leipzig: Akademische Verlagsgesellschaft M. B. H. 726 p.
- Vogel P., 1987. *Protoglossus köehleri* (Hemichordata, Enteropneusta) from the Aber of Roscoff // Cahiers de Biologie Marine. № 28. P. 225–229.
- 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 *SACCOGLOSSUS MERESCHKOWSKII* (HEMICHORDATA, ENTEROPNEUSTA) SKELETON-HEART-KIDNEY COMPLEX. 3. HEART AND BLOOD VESSELS

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 third report on the microscopic anatomy and fine structure of the skeleton-heart-kidney complex in the acorn worm, *Saccoglossus mereschkowskii* Wagner 1885. The dorsal vessel extends within dorsal mesentery between periaermal coeloms. The wall of a dorsal vessel is made of basement membrane with amebocytes joining internally. There are desmosome-like contacts ("zonulae adhaerentes") between amebocytes. The musculature of dorsal vessel consists of monociliary epithelial-muscular cells that are cells of periaermal coelom lining. These epithelial-muscular cells of lateral walls in periaermal coeloms form two retractors of the proboscis. Dorsal vessel is transformed to venous sinus, which falls into the heart. The ventral wall of the heart adjoins the buccal diverticulum. The basement membrane is thickened in the heart. The heart musculature consists of monociliary epithelial-muscular cells. Contractile fibers have different directions in the same cell. The fine structure of pericardial coelom lining is shown. Blood flows from glomerulus to paired lateral vessels. The fine structure of lateral vessels is close to that of dorsal vessels.