

УДК 593.99

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

4. ГЛОМЕРУЛУС, ХОБОТКОВЫЙ ЦЕЛОМ И ЦЕЛОМОДУКТ

© 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.

Четвертое сообщение из серии, посвященной скелетно-рено-перикардиальному комплексу *Saccoglossus mereschkowskii*. Кровеносная сеть гломерулуса разделяется на два яруса: внутренний, образованный сосудами, вдающимися в перикардиальный целом, и наружный, образованный сосудами, вдающимися в полость хоботкового целома. В состав гломерулуса входят эпителиально-мышечные жгутиковые клетки трех типов: клетки, граничащие с буккальным дивертикулом, подоциты и клетки, покрывающие гломерулус снаружи. Мышечная выстилка хоботкового целома состоит из эпителиально-мышечных жгутиковых клеток, вытянутых в апикально-базальном направлении, при этом одна и та же эпителиально-мышечная жгутиковая клетка входит в состав как радиальной, так и продольной мускулатуры хоботка. Авторы поддерживают мнение Федотова (1923) и Камерона (Cameron, 2000) о том, что гломерулус кишечнодышащих является возможным гомологом осевого органа иглокожих. В то же время, в составе осевого органа иглокожих нет гомологов буккального дивертикула и скелетной пластинки. Последние два органа, вероятно, представляют собой синапоморфии Hemichordata, тогда как рено-перикард, образованный за счет правого и левого аксоцелей (протоцелей), – это синапоморфия клады Hemichordata + Echinodermata.

Ключевые слова: скелетно-рено-перикардиальный комплекс, гломерулус, хоботковый целом, протоцельный целомодукт, кишечнодышащие, ультраструктура, микроскопическая анатомия.

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

Микроскопическая анатомия

Гломерулус (glomerulus) – это основной орган выделительной системы *Saccoglossus mereschkowskii*, образованный взаимными интердигитациями хоботкового и перикардиального целома. В состав гломерулуса входят целомический эпителий перикарда, целомический эпителий хоботкового целома и кровеносные сосуды, залегающие в толще соединительнотканной пластинки, разделяющей два упомянутых эпителия. Кроме того, к гломерулусу следует отнести и кровеносную сеть, залегающую в пластинке основного вещества, разделяющего целомический эпителий перикарда и энтодермальный эпителий буккального дивертикула. Кровеносная сеть гломерулуса охватывает рострум буккального дивертикула спереди, сверху, снизу и с боков (рис. 1А–1В; 2).

Стенки кровеносной сети гломерулуса образованы базальными пластинками, на которых снаружи располагается слой специализированного целомического эпителия, в состав которого входят клетки-подоциты.

По своему происхождению клетки, входящие в состав стенки сосудов гломерулуса, принадлежат к выстилке разных целома или одного и того же целома. Стенки сосудов образованы или клетками хоботкового целома с обеих сторон, или клетками перикардиального целома, или клетками перикардиального целома с одной стороны и клетками хоботкового целома – с другой. Кроме того, как указывалось выше, некоторые сосуды залегают между базальными пластинками энтодермального эпителия *rostrum diverticuli buccalae* и мезодермального эпителия перикардиального целома. В целом всю сеть гломерулуса можно разделить на два яруса: внутренний, образованный сосудами, вдающимися в перикардиальный целом, и наружный, образованный сосудами, вдающимися в полость хоботкового целома (рис. 1А; 2А; 3).

Сеть кровеносных сосудов гломерулуса охватывает рострум буккального дивертикула со всех

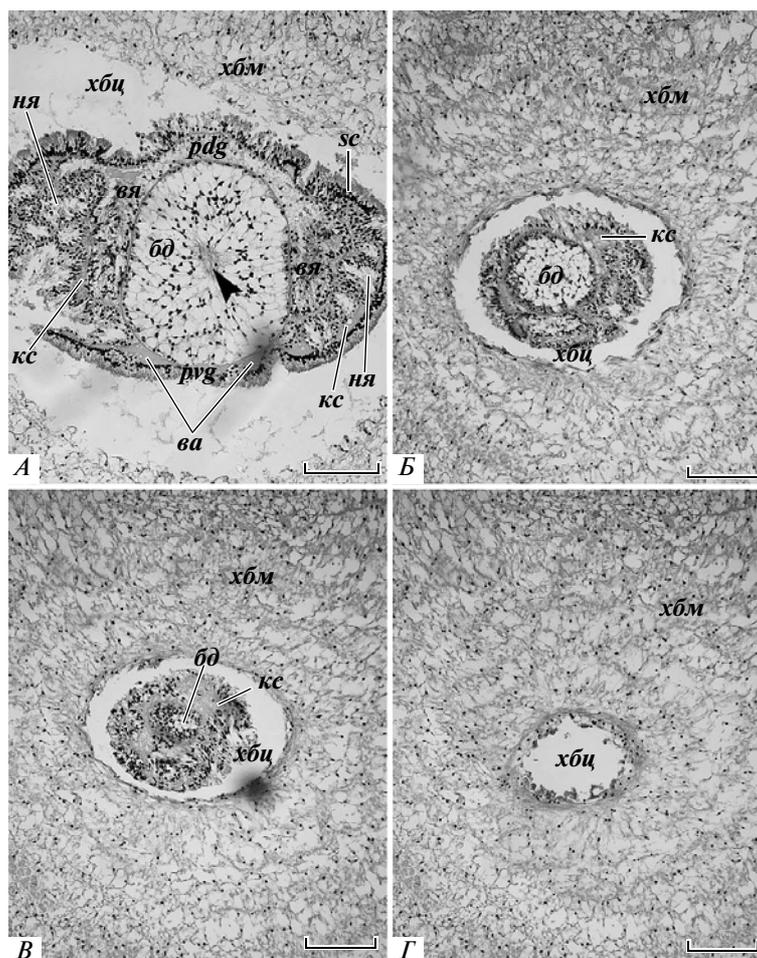


Рис. 1. Участки серийных поперечных срезов через хоботок в области роостра буккального дивертикула (А–В) и дистальнее скелетно-рено-перикардального комплекса (Г) *S. mereschkowskii*. Направление сзади вперед – от А к Г. Масштаб 100 мкм. Стрелкой указан просвет буккального дивертикула.

сторон, но протяженность этой сети на разных сторонах различна. На боковых сторонах сеть гломерулюса простирается вдоль всего роостра, и правая и левая части смыкаются между собой впереди буккального дивертикула, как это хорошо видно на фронтальных срезах (рис. 2). На боковых сторонах сеть гломерулюса образует своего рода латеральные валики (*scutuli laterales glomeruli*), высотой 200 мкм, отчетливо выраженные на поперечных срезах (рис. 1А). На дорсальной и вентральной сторонах сеть гломерулюса простирается только до середины роостра буккального дивертикула. На дорсальной стороне эта сеть образует дорсальную стенку гломерулюса (*paries dorsalis glomeruli*), а на вентральной – вентральную стенку (*paries ventralis glomeruli*). Толщина каждой из упомянутых стенок в отдельности не превышает 70 мкм (рис. 1А). Диаметр большинства сосудов гломерулюса составляет всего 0.1–0.2 мкм, однако отдельные сосуды в вентральной части гломерулюса достигают 50 мкм (рис. 1А, 3).

Хоботковый целом представляет собой полость, включающую все внутреннее пространство хоботка *S. mereschkowskii*. В проксимальной части хоботковый целом разделен на дорсальной стороне – перикардальным целомом, а на вентральной – вентральным мезентерием, тянущимся от буккального дивертикула до эпидермиса вентральной стороны. Дистальнее перегородка вентрального мезентерия становится неполной, а затем совсем исчезает. В передней части хоботка правый и левый целомы объединяются (рис. 4). Наружная стенка хоботкового целома граничит с эктодермальным эпителием хоботка, а внутренняя – с мезодермальным эпителием перикардального целома и стенкой буккального дивертикула.

Целомическая выстилка наружной стенки хоботкового целома образует мускулатуру, толстый слой которой в значительной степени вытесняет целомическую полость. Центральная часть хоботкового целома свободна от мышц и образует полость, окружающую скелетно-рено-перикар-

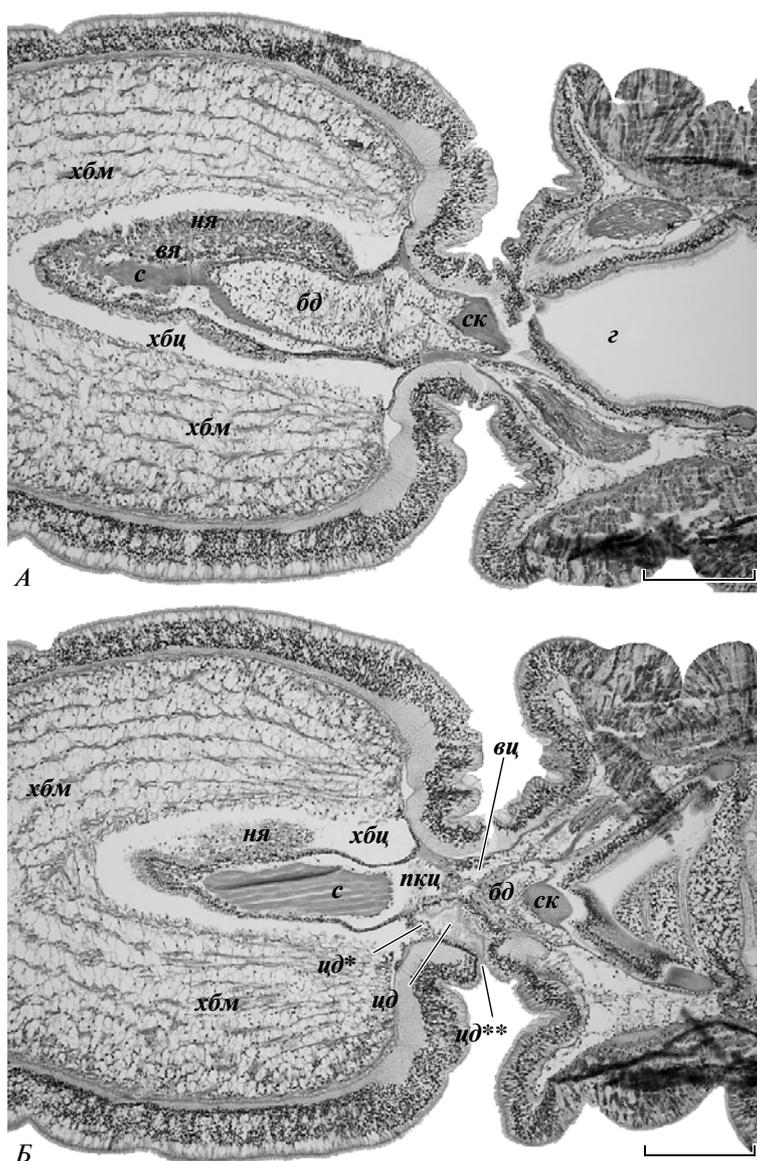


Рис. 2. Серийные фронтальные срезы через проксимальную часть хоботка, стебелек и переднюю часть воротника *S. mereschkowskii*. Левая сторона – снизу. Дорсально-вентральное направление – от А к Б. Масштаб 200 мкм.

диальный комплекс со всех сторон. В фиксированном состоянии максимальная толщина слоя хоботковой мускулатуры в проксимальной области хоботкового целома составляет 250–350 мкм, а диаметр полости хоботкового целома – 300–600 мкм. В дистальном направлении толщина мышечного слоя увеличивается (до 320–650 мкм), а диаметр полости хоботкового целома уменьшается (до 150–270 мкм) (рис. 1, 4).

На поперечных срезах мускулатура хоботка образует картину, сходную с годичными кольцами на спице дерева (рис. 4Г). Мышечная ткань образует систему из 6–7 концентрических колец, между которыми идут радиальные тяжи. Тем не менее, было бы неправильно представлять себе му-

скулатуру хоботка как состоящую из кольцевых и радиальных мышц. В хоботке вообще нет концентрических слоев кольцевой мускулатуры (если не считать тонкого субэпидермального слоя кольцевых мышц в основании хоботка). Детальный анализ серийных срезов и изучение мускулатуры в сканирующем электронном микроскопе (см. ниже) показывает, что мускулатура хоботка образована эпителиально-мышечными клетками целомической выстилки, в которых сократимое волокно тянется в апикально-базальном направлении. Эпителиально-мышечные клетки, поднимаясь от базальной пластинки, затем изгибаются так, что часть клетки ориентирована в радиальном направлении, а часть – в продольном.

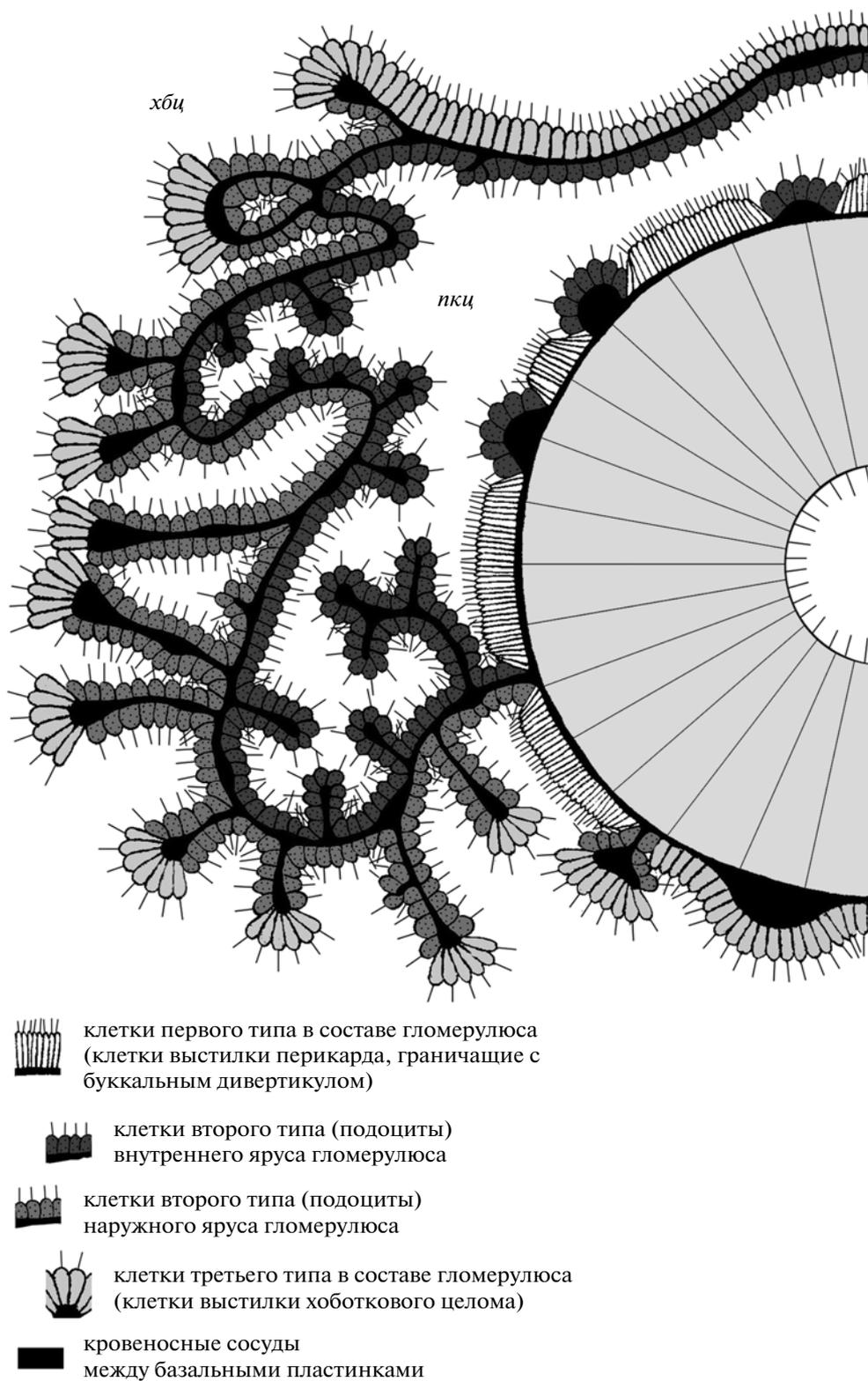


Рис. 3. Схема двухъярусного строения гломерулюса *S. mereschkowskii*.

Продольные участки эпителиально-мышечных клеток образуют concentрические слои продольной (а не кольцевой!) мускулатуры. Радиально

ориентированные части клеток образуют сеть радиальных волокон, протягивающихся между concentрическими слоями продольной мускулатуры.

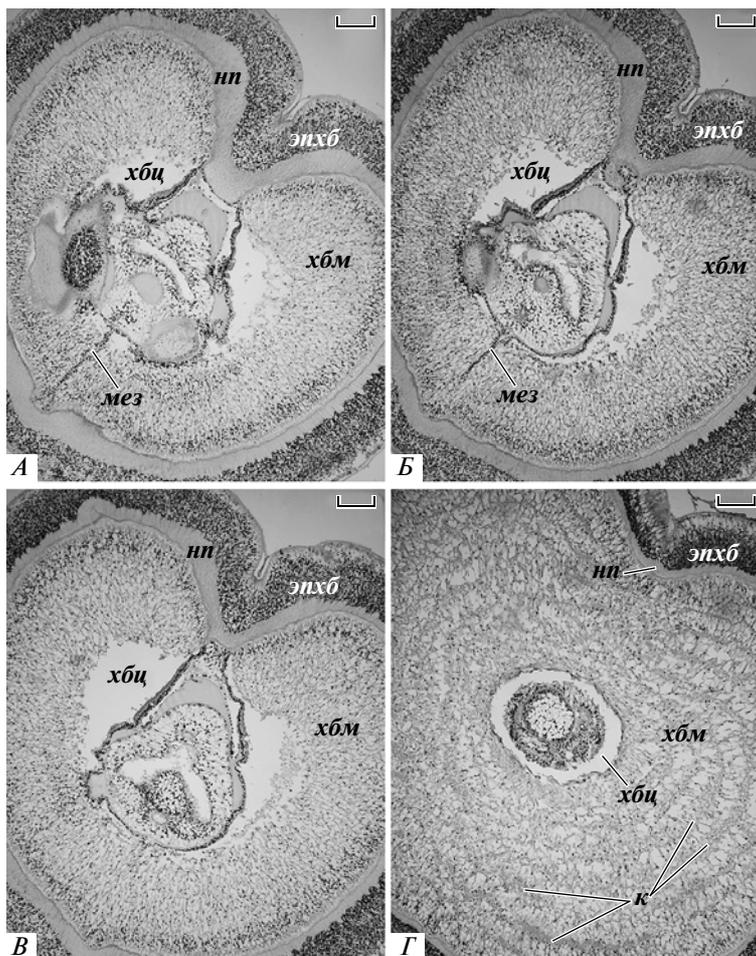


Рис. 4. Серийные поперечные срезы через проксимальную часть хоботка *S. mereschkowskii*. Направление сзади вперед — от А к Г. Масштаб 100 мкм.

ры. Таким образом, одна и та же клетка входит в состав как радиальной, так и продольной мускулатуры. Это подразумевает, что эпителиально-мышечные клетки достигают значительной высоты (несколько сотен микрометров) и скреплены с другими клетками системой десмосом, располагающихся на различных уровнях (см. ниже).

Хоботковый целомодукт — канал, с помощью которого хоботковый целом общается с внешней средой. У *S. mereschkowskii*, как у большинства других кишечнореснитчатых, имеется единственный левый целомодукт (рис. 2Б). Он представляет собой короткую (у фиксированных экземпляров длина целомодукта составляет около 200 мкм), незначительно изогнутую в боковом направлении и сплюснутую в дорсо-вентральном направлении трубочку. С левой стороны целомодукт граничит с эктодермальным эпителием хоботка (в передней части) и стебелька (в задней части). С правой стороны с ним сначала соседствует перикардиальный целом (более дорсально) и буккальный дивертикул (более вентрально), а затем, кзади, — соответственно, перигемальный

целом и левый передний вырост воротникового целома. Отверстие хоботкового целомодукта (“воронка”) открывается в самой проксимальной части хоботкового целома в “углу” между перикардом и покровным эпителием хоботка (рис. 2Б). Его диаметр составляет 50 мкм. Пора, открывающаяся во внешнюю среду, расположена слева на дорсальной стороне стебелька (рис. 2Б). Ее диаметр — от 15 до 50 мкм. Диаметр протока целомодукта может сильно изменяться и в среднем составляет 70 мкм.

Ультраструктура

Гломерулюс образован двумя слоями специализированного целомического эпителия, клетки которого могут быть разделены на три типа (рис. 3). К первому типу относятся клетки перикардиального и хоботкового целома, граничащие с энтодермальным эпителием буккального дивертикула (рис. 3, 5). Это моноцилиарные эпителиально-мышечные клетки столбчатой формы, высотой около 10 мкм и шириной около 1.2 мкм.

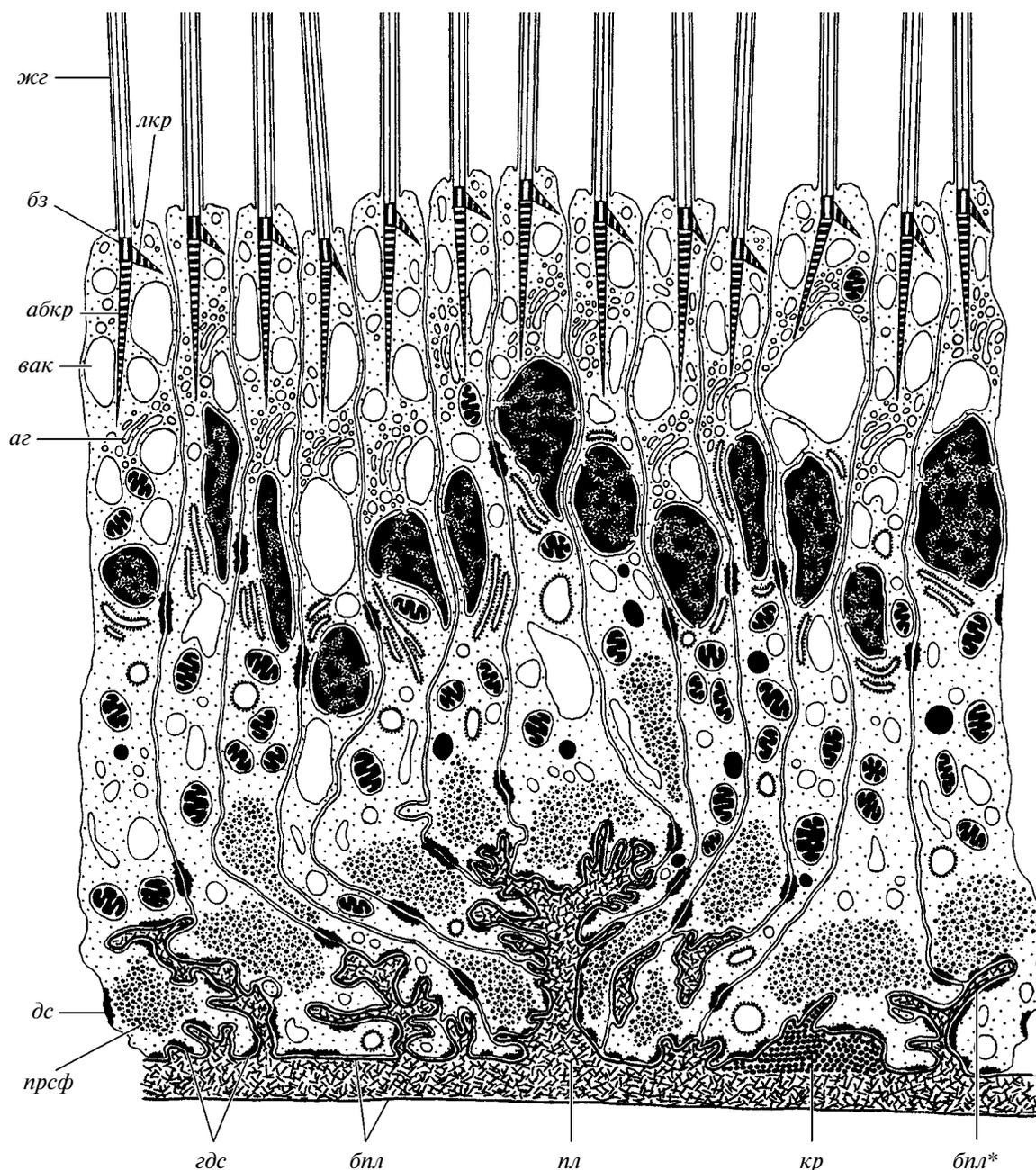


Рис. 5. Схема тонкого строения клеток первого типа в гломеруле *S. mereschkowskii*.

Цитоплазма клеток четко подразделяется на базальную сократимую часть и апикальную часть, содержащую ядро и органеллы (рис. 5, 6). Между собой клетки связаны при помощи десмосом, располагающихся на разных уровнях (рис. 5, 6Б). В сократимой части клетки проходит мышечное волокно, образованное актиновыми и миозиновыми филаментами, ориентированными продольно относительно оси животного (рис. 5, 6). Базальная пластинка, подстилающая описываемые клетки, сильно складчатая, цитоплазматическая мембрана клеток контактирует с ней по-

средством гемидесмосом (рис. 5; 6Б, 6В). На поперечных срезах на одну клетку приходится 6–7 гемидесмосом.

Второй тип клеток гломерулы составляют клетки-подциты, которые входят в состав как целотелия перикарда, так и целомического эпителия хоботкового целома (рис. 3). Подциты располагаются на базальных пластинках капилляров и более крупных сосудов кровеносной сети, которые проходят на поверхности буккального дивертикула и в боковых стенках интердигитаций хоботкового и перикардиального целома (рис. 7).

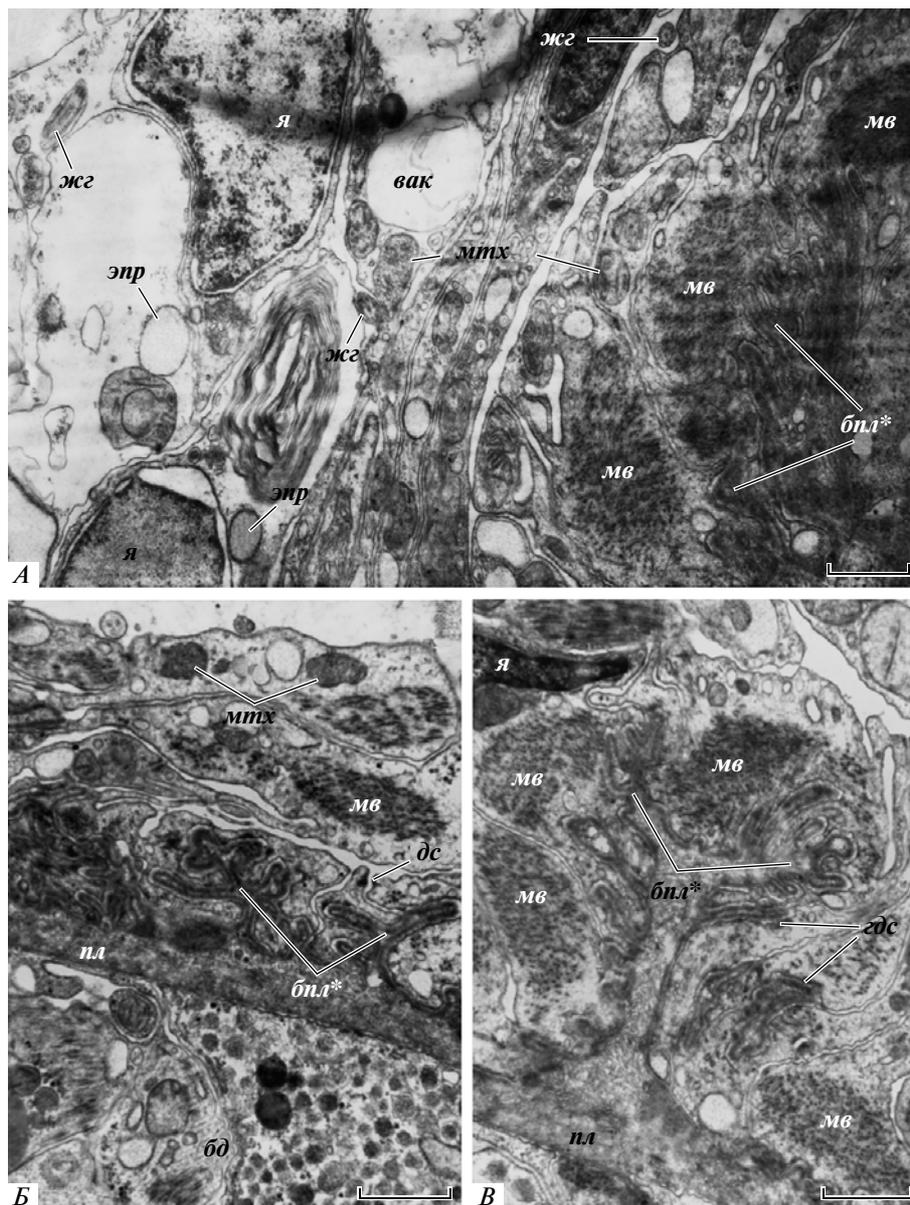


Рис. 6. Ультраструктура клеток первого типа в гломеруле *S. mereschkowskii*. Поперечные срезы. ТЕМ (А – JEM-100B; Б, В – JEOM-1011). Масштаб 1 мкм.

Отметим, что целомические клетки, располагающиеся на поверхности буккального дивертикула, но не на стенках сосудов, не относятся к подоцитам, это клетки первого типа (они описаны выше). Точно так же не являются подоцитами клетки целотелия, располагающиеся на вершине выростов перикардиального целома и обращенные в сторону хоботкового целома, – это клетки третьего типа (они будут описаны ниже) (рис. 3). По своему строению подоциты представляют собой специализированные эпителиально-мышечные моноцилиарные клетки. Их высота составляет приблизительно 10 мкм, ширина – 3 мкм (рис. 8). Базальная часть подоцита представлена

многочисленными ветвящимися отростками диаметром 50–350 нм и длиной до 2 мкм (рис. 7, 8Б). Отростки образуют интердигитации между собой: контуры одного отростка повторяют контуры другого, соседнего (рис. 8Б). Расстояние между цитоплазматическими мембранами соседних отростков составляет всего 20–40 нм. Отметим, что толщина базальной пластинки, подстилающей подоциты и ограничивающей их от крови, меньше, чем в других участках кровеносной системы и составляет 30 нм. Подоциты окружают не только капилляры гломерулы, но и его крупные сосуды (рис. 9).

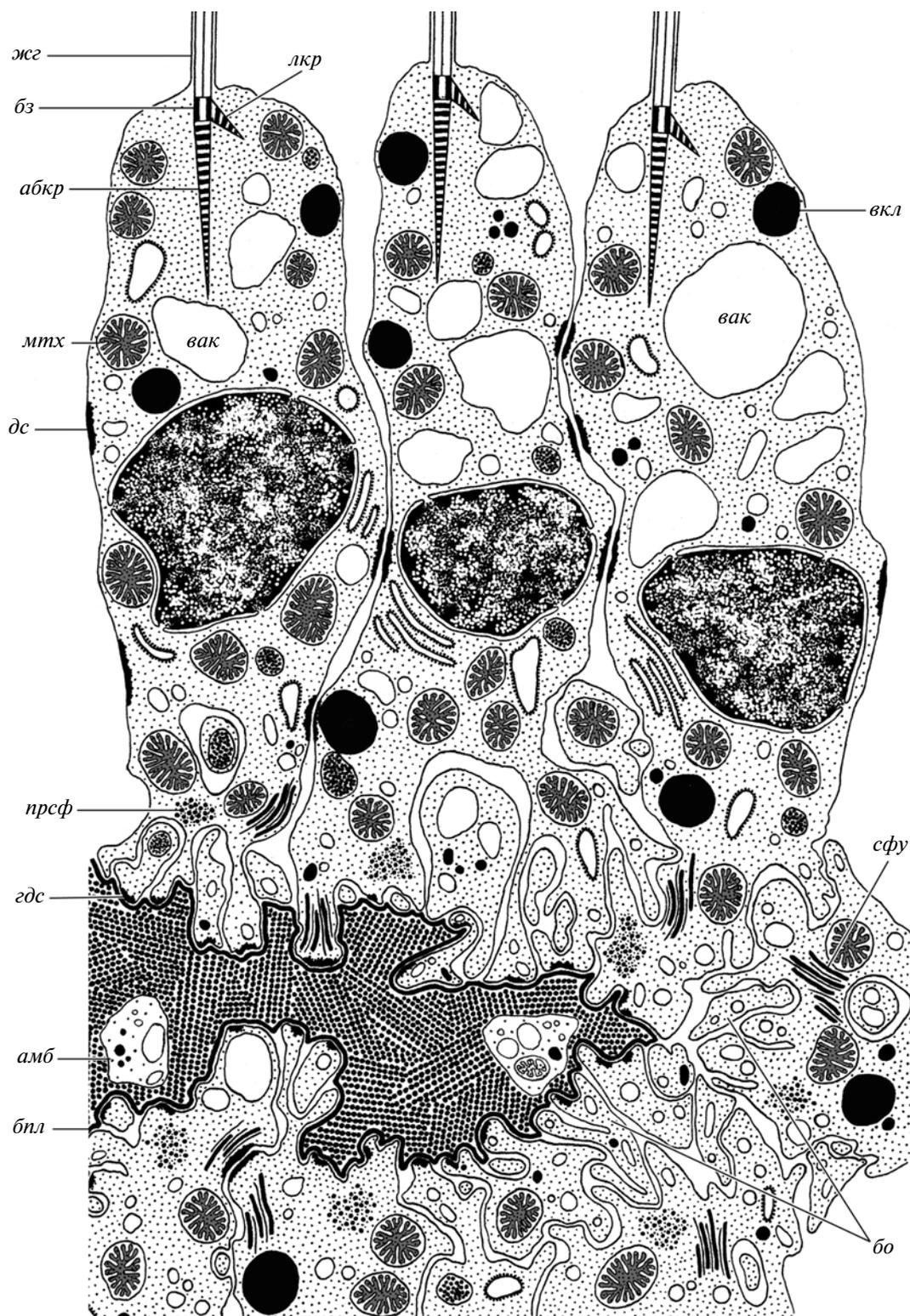


Рис. 7. Схема тонкого строения подоцитов в гломеруле *S. mereschkowskii*.

В базальной части подоцита сосредоточены митохондрии, а в апикальных частях встречаются округлые включения с электронно-плотным содержанием (рис. 7, 8). В базальных частях подоци-

тов обнаруживаются тонкие (около 5 нм) и толстые (около 10 нм) филаменты, вероятно, сократимой природы (рис. 7, 8Б), располагающиеся продольно или под углом относительно оси тела.

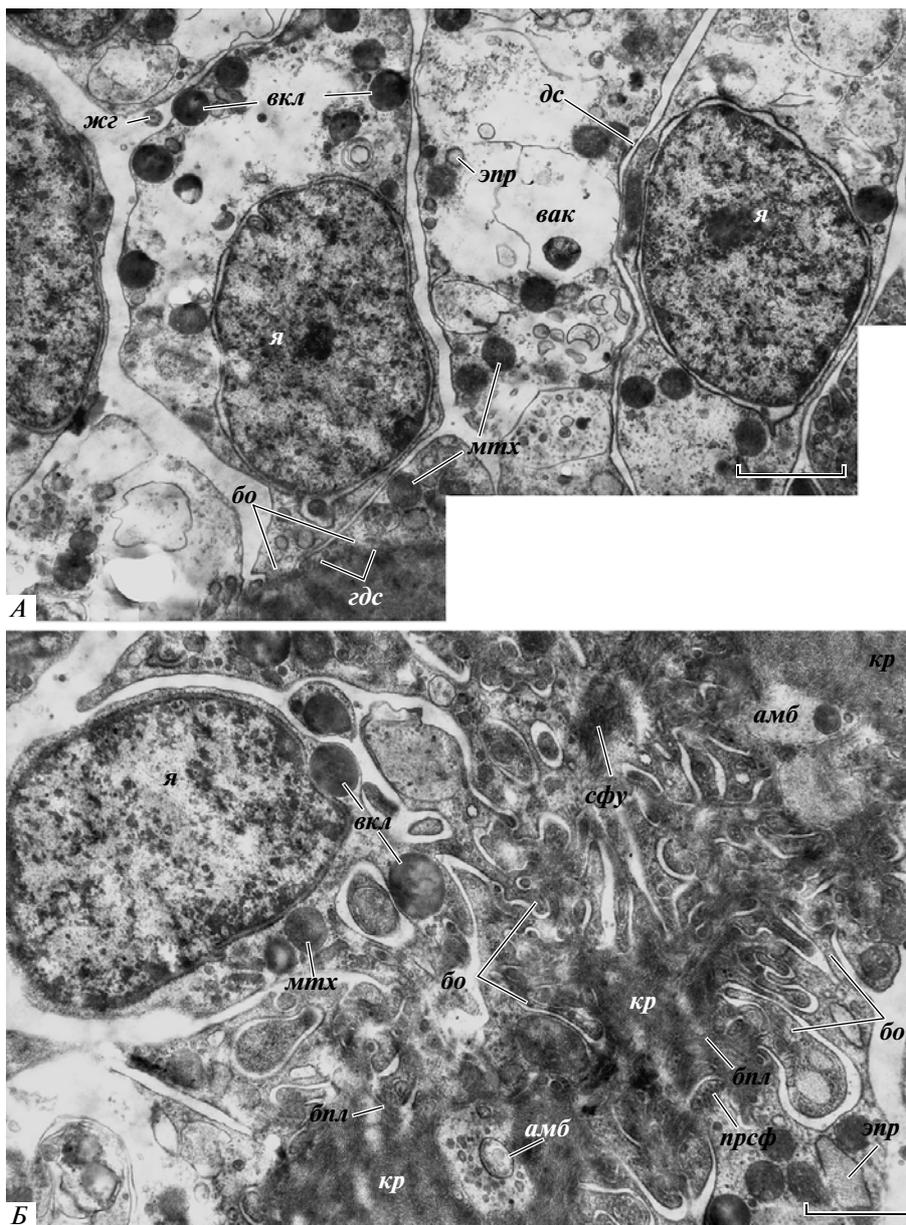


Рис. 8. Ультраструктура подоцитов (клеток второго типа) (А) и их базальных отростков (Б) в гломеруле *S. mereschkowskii*. Поперечные срезы. ТЕМ (JEM-100В). Масштаб (мкм): А – 1,5, Б – 1.

Между собой подоциты связаны десмосомами, а с базальной пластинкой – гемидесмосомами.

Третий тип клеток гломерулы представляют клетки хоботкового целома, располагающиеся на вершине выростов гломерулы, обращенных в сторону хоботкового целома (рис. 3). Это моноцилиарные эпителиально-мышечные клетки, высота которых составляет 15–18 мкм (рис. 10, 11А). Единственный жгутик поднимается со дна глубокого углубления на поверхности клетки, поэтому на срезах жгутик нередко располагается внутри кольцевой полости в цитоплазме (рис. 11В). В базальных частях клеток обнаруживаются пучки толстых и тонких сократимых филаментов, ори-

ентированных продольно по отношению к оси тела животного (рис. 10, 11Б). Между собой клетки контактируют посредством десмосом по всей высоте клетки (рис. 10, 11), а с базальной мембраной – при помощи гемидесмосом (рис. 10, 11В).

В кровеносных сосудах гломерулы, залегающих в слое основного вещества между базальными пластинками энтодермального эпителия *rostrum diverticuli buccalae* и мезодермального эпителия перикардиального целома, встречаются амебоциты и их небольшие скопления (рис. 8Б). Между ними нами были обнаружены контакты, напоминающие десмосомы, а также места прикрепления к базальной пластинке сосуда, напо-

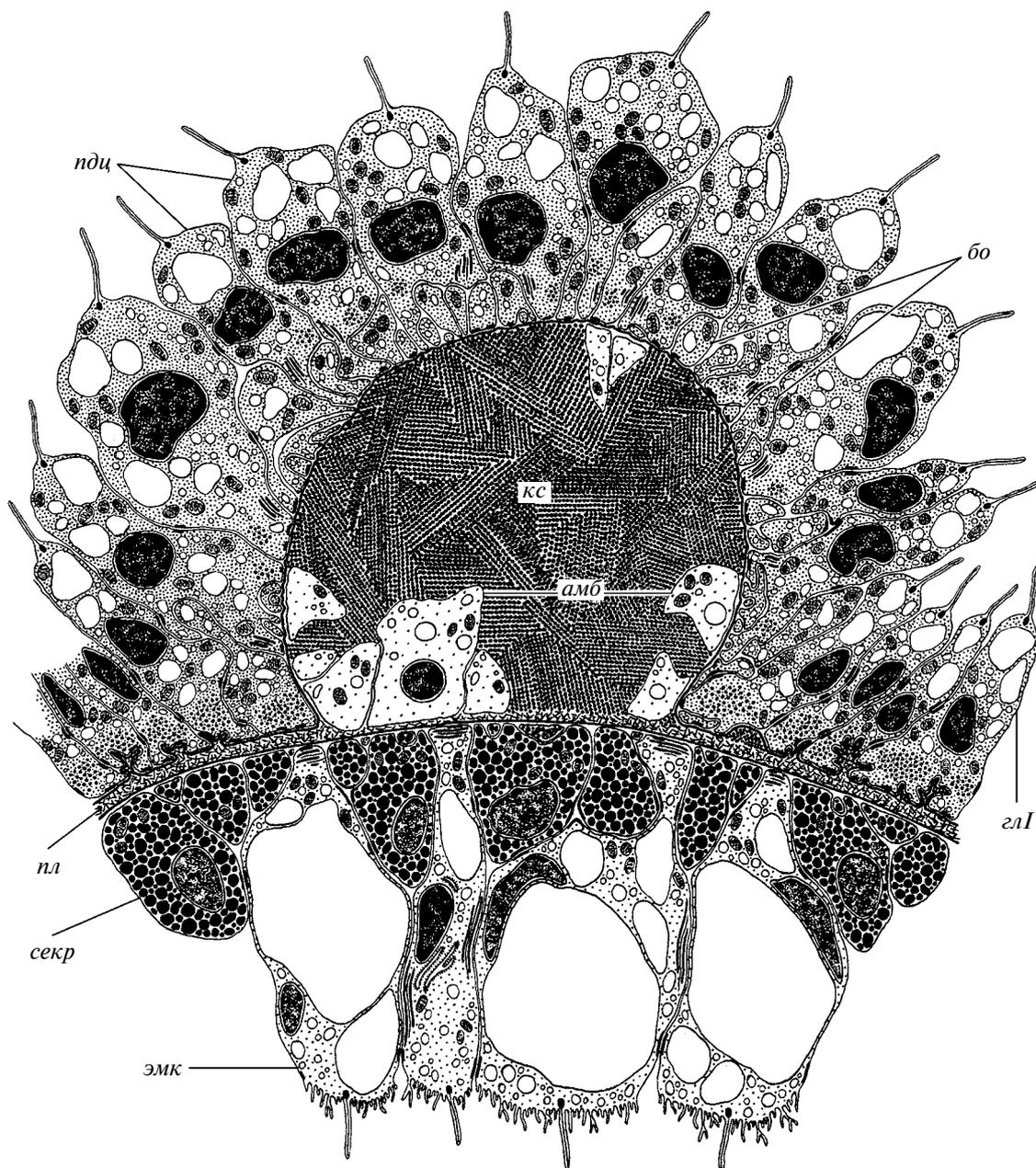


Рис. 9. Схема тонкого строения кровеносных сосудов гломерулы *S. mereschkowskii*, проходящих в слое основного вещества между энтодермальным эпителием буккального дивертикула и целотелием перикардиального целома.

минающие гемидесмосомы (см. Ежова, Малахов, 2010б). Амебоциты и их скопления могут встречаться в крупных и мелких сосудах.

На срезах в отдельных участках между базальными частями клеток хоботкового целома встречаются скопления шестиугольных частиц, сходных с молекулами гемоглобина (рис. 12). По форме и размерам (1–3 мкм в диаметре) они соответствуют сосудам кровеносной сети, но располагаются не в толще основного вещества, а между отростками клеток. Тщательное исследование показывает, что они не окружены базальной пластинкой. В то

же время соседние клетки эпителия на границе с этими интраэпителиальными “лакунами” связаны между собой десмосомами, как бы запирающими эти скопления гемоглобина в определенных участках (рис. 12). Последнее обстоятельство может свидетельствовать о том, что обнаруженные “лакуны” – не артефакт фиксации. Происхождение и функции описанных интраэпителиальных “лакун” остаются неясными.

Хоботковый целом, как сказано выше, снаружи граничит с эктодермальным эпителием хоботка, а изнутри – с энтодермальным эпителием ростру-

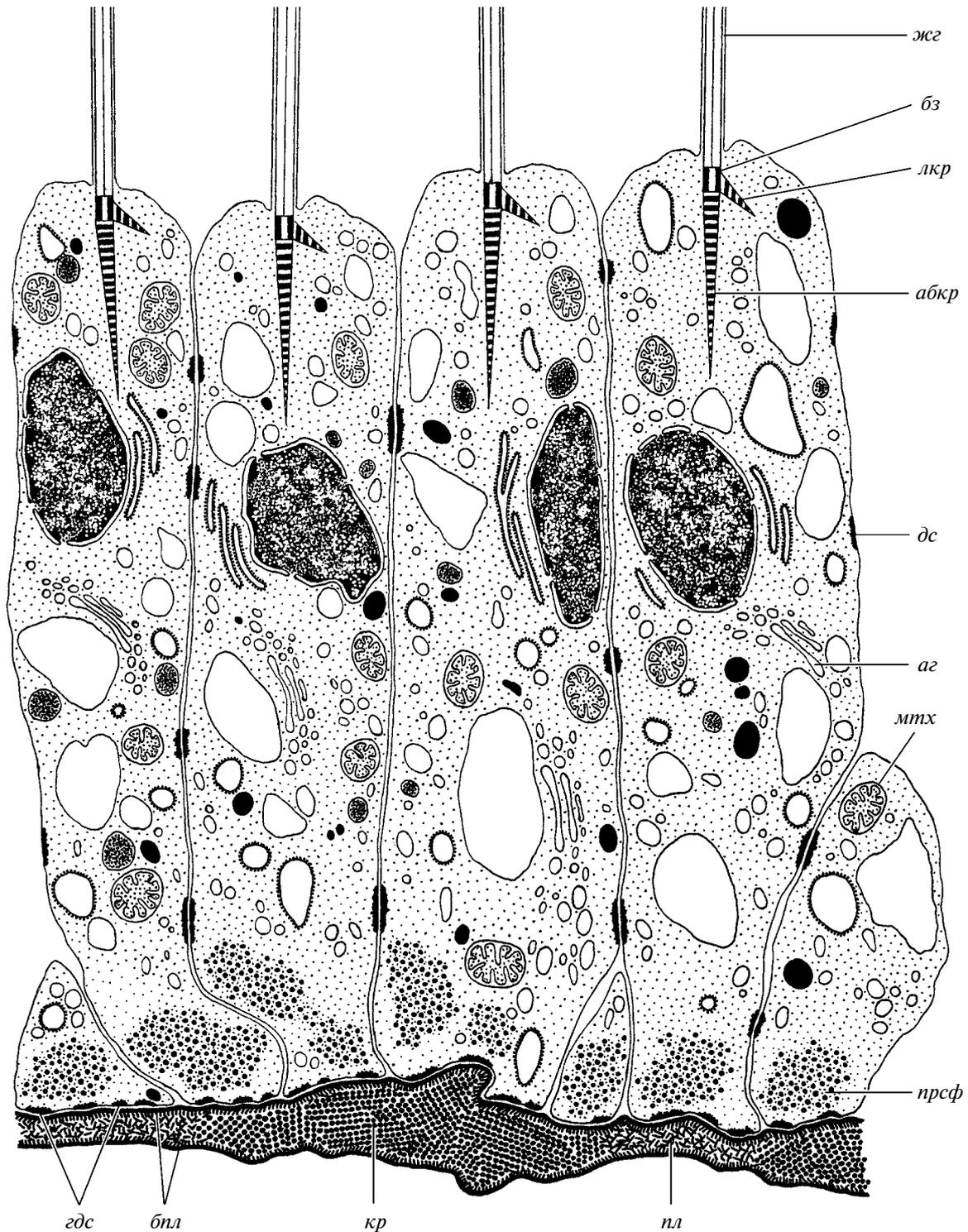


Рис. 10. Схема тонкого строения клеток третьего типа в гломеруле *S. mereschkowskii*.

ма буккального дивертикула и мезодермальным эпителием перикардиального целома. Клетки мезотелия, выстилающего внутреннюю стенку хоботкового целома, описаны выше (клетки третьего типа в гломеруле). Обратимся к клеткам,

выстилающим наружную стенку хоботкового целома и образующим мощную мускулатуру хоботка.

Это необычайно вытянутые клетки (рис. 13), внутри которых проходит мощное мышечное волокно с типичной для гладкой мускулатуры ульт-

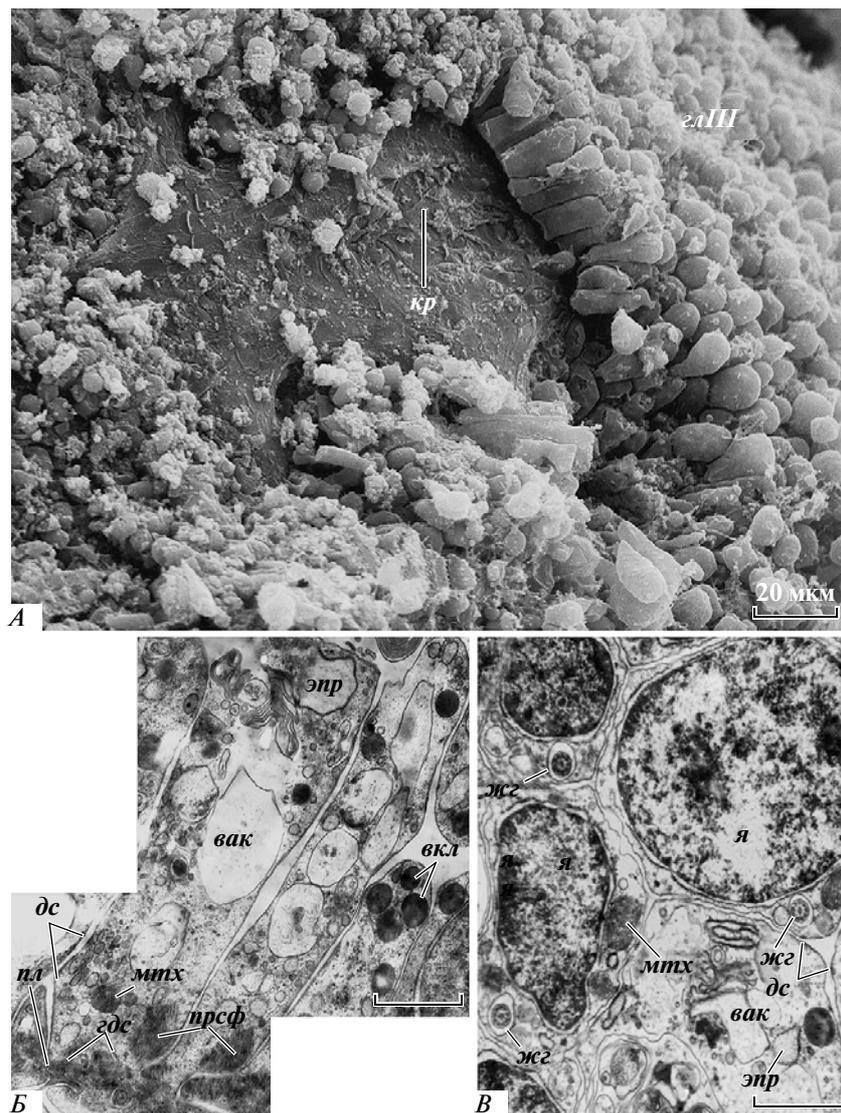


Рис. 11. Внешний вид (А) и ультраструктура (Б, В) клеток третьего типа в гломеруле *S. Mereschkowskii*: А – SEM; Б, В – TEM (Б – JEM-100В, В – JEOM-1011); Б – поперечный срез; В – тангенциальный срез. Масштаб (мкм): А – 20, Б – 1.5, В – 1.

траструктурой (рис. 14). Ядра сильно вытянутые по оси клетки. Во многих клетках имеются крупные, 5 мкм и более вакуоли (рис. 14). Контакт между клетками осуществляется при помощи десмосом, расположенных на разных уровнях (рис. 14). В местах контактов клетки образуют небольшие, короткие выросты, которые входят в соответствующие углубления между такими же выростами соседних клеток, усиливая таким образом сцепление клеток наподобие замка (рис. 13А; 14Б, 14В). К базальной пластинке клетки прикрепляются при помощи гемидесмосом. Единственный жгутик поднимается со дна глубокой ямки и на срезах нередко окружен кольцевым ободком цитоплазмы. Учитывая, что эпителиально-мышечные клетки входят в состав различных

концентрических слоев продольной мускулатуры, не удивительно, что жгутики обнаруживаются не только внутри центральной полости хоботка, но и в пространствах между клетками в толще мускулатуры (рис. 14).

Хоботковый целомодукт выстлан одним слоем эпителиально-мышечных ресничных (т.е. мультицилиарных) клеток (рис. 15А). Высота эпителия хоботкового целомодукта составляет около 20 мкм. Апикальные части клеток несут многочисленные, нередко разветвленные микроворсинки, диаметром 70 нм и высотой более 1 мкм (рис. 16). Длинные апикально-базальные корешки ресничек образуют пучки в цитоплазме клеток (рис. 16). Ядра клеток занимают преимущественно базальное положение (рис. 15Б). Многочис-

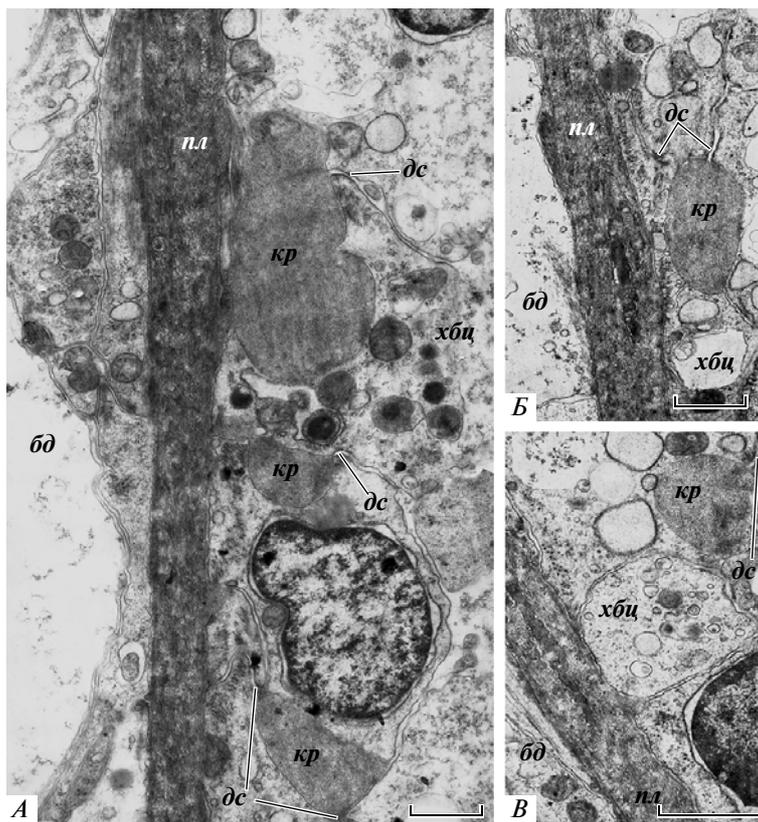


Рис. 12. Кровеносные “лакуны” между клетками хоботкового целома *S. mereschkowskii*. Поперечные срезы. ТЕМ (JEM-100В). Масштаб (мкм): А – 1; Б, Б' – 1.5.

ленные митохондрии, с матриксом средней электронной плотности, концентрируются в базальной части клетки. В цитоплазме находятся цистерны гладкого и шероховатого ЭПР, липидные капли, электронно-плотные включения, похожие на такие же включения в цитоплазме подоцитов, и многочисленные фагосомы (рис. 15, 16). В базальной части клеток имеются сократимые филаменты, ориентированные преимущественно в апикально-базальном направлении и в кольцевом направлении (рис. 15Б). Между собой клетки связаны посредством десмосом, находящихся в апикальной части (рис. 15Б, 16). Контакт с базальной пластинкой осуществляется при помощи гемидесмосом (рис. 15Б). Толщина базальной пластинки 30 нм. Под ней располагается слой коллагеновых фибрилл, ориентированных преимущественно в продольном направлении (рис. 15Б). Толщина коллагенового слоя достигает 550 нм.

Гломерулюс

Поскольку перикардиальный целом Enteropneusta не имеет собственного выводного отверстия, дренирование его полости может осуществляться посредством фильтрации через его много-

численные выросты, которые интердигитируют с выростами хоботкового целома в стенке гломерулюса. Впервые гипотезу о выделительной функции гломерулюса высказал Бэтсон (Bateson, 1885).

У всех Enteropneusta гломерулюс так или иначе располагается на роstrуме *pars anterior diverticuli buccalae*, однако форма гломерулюса может быть различной, причем, как нам представляется, сложность морфологической организации гломерулюса связана с размерами животного. Гломерулюс маленького *Protoglossus koehleri* (размеры этого вида составляют 2–3 см) очень небольшой и представлен несколькими продольными уплощенными латеральными выростами перикарда, вдающимися в полость хоботкового целома (Caullery, Mesnil, 1904). Гломерулюсы крупных видов, размеры тела которых составляют десятки сантиметров, таких как *Balanoglossus australiensis* (см. Hill, 1895), *B. misakiensis* (см. Van der Horst, 1930) и *Glossobalanus elongatus* (см. Spengel, 1893), представлены широкими и протяженными латеральными валиками и не имеют дорсальной и вентральной частей. У *Schizocardium brasiliense* гломерулюс залегает вдоль бифуркаций перикардиального целома (“Herzohren”) (Spengel, 1893), как и у всех представителей семейства Spengelidae (Human, 1959).

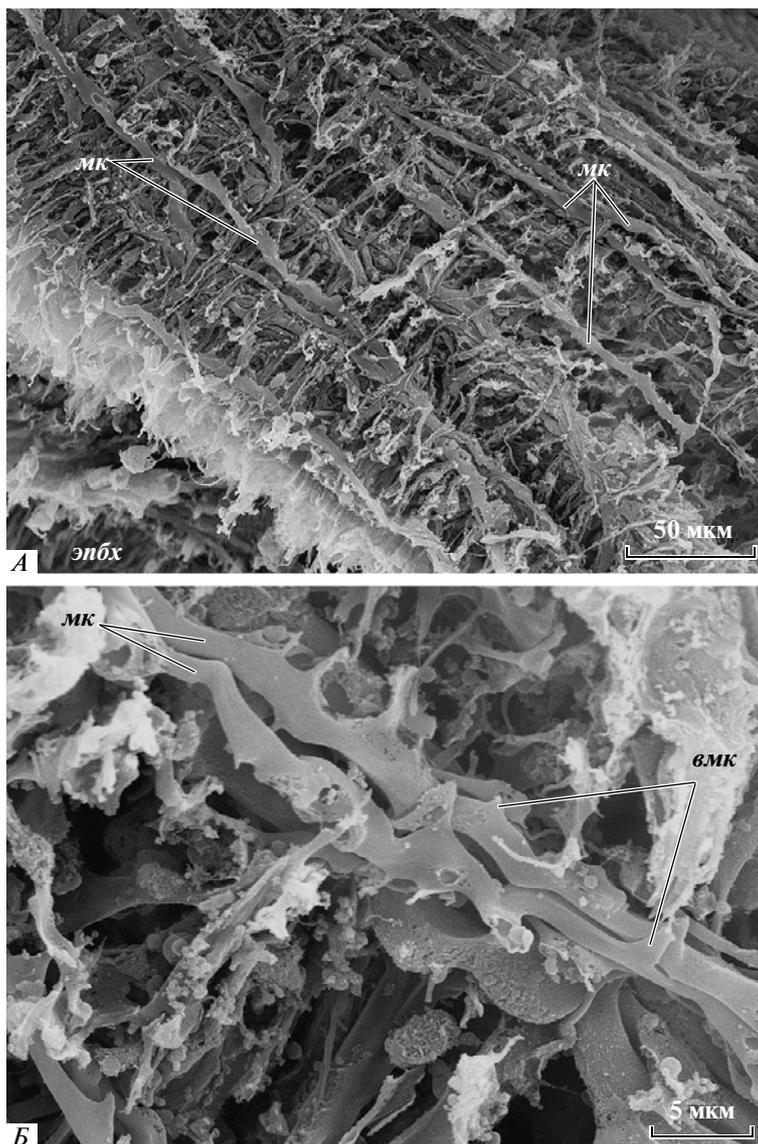


Рис. 13. Клетки мускулатуры хоботка *S. mereschkowskii*: *A* – внешний вид мускулатуры, *B* – внешний вид мышечных клеток. SEM. Масштаб (мкм): *A* – 50, *B* – 5.

Сложно устроен гломерулюс и у других относительно крупных видов – *Glandiceps talaboti* (см. Van der Horst, 1939) и *Glandiceps qingdaoensis* (см. Jianmey, Xinzheng, 2005), где имеются крупные левый и правый валики гломерулюса по бокам роостра буккального дивертикула, а также есть небольшой медианный гломерулюс, лежащий на дорсальной стороне роостра. Правый и левый валики тянутся вдоль *pars anterior diverticuli biscalae*, соединяясь друг с другом на конце роостра буккального дивертикула (и не сообщаясь между собой в других участках, поскольку на дорсальной и вентральной сторонах буккального дивертикула гломерулюс у этих видов не развит). Таким образом, гломерулюс в данном случае принимает U-образную форму. *Glandiceps malayanus* (см.

Jianmey, Xinzheng, 2005) не имеет медианного гломерулюса, как и *Glandiceps hacksi* (см. Marion, 1885), хотя на рисунке Шпенгеля (Spengel, 1893) для *Glandiceps hacksi* изображена медианная структура, обозначенная как гломерулюс. *Harritania planktophilus* также характеризуется U-образным гломерулюсом, латеральные валики которого (веточки “U”) тянутся слева и справа от перикардиального целома и сливаются над кончиком роостра буккального дивертикула (Sameron, 2002).

Гломерулюс небольшого по размерам *S. mereschkowskii* менее дифференцирован, чем у крупных видов, описанных выше. Он представляет собой колпачок, как бы “надетый” спереди на роострум буккального дивертикула, и охватывает

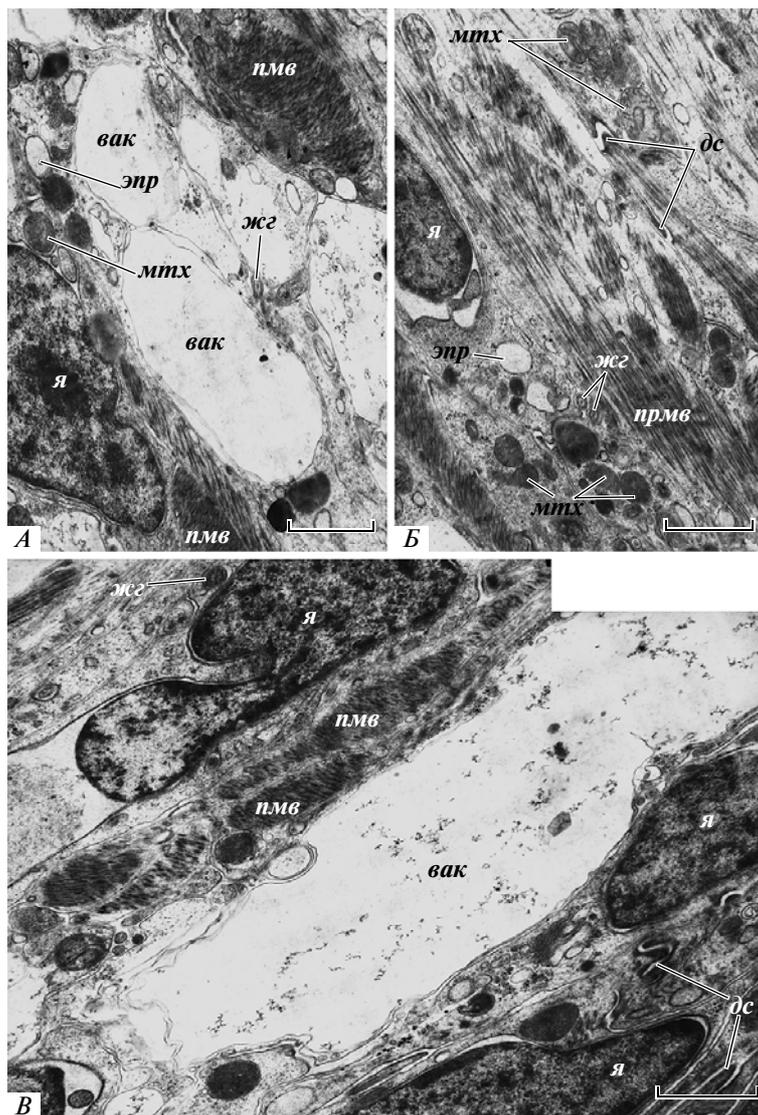


Рис. 14. Ультраструктура эпителиально-мышечных клеток хоботковой мускулатуры *S. mereschkowskii*. Поперечные срезы. ТЕМ (JEM-100В). Масштаб 1.5 мкм.

буккальный дивертикул со всех сторон. Тем не менее, и у *S. mereschkowskii* боковые участки гломерулоуса расширены, что является своего рода прообразом “Herzohren” крупных видов.

У крыложаберных гломерулоус редуцирован до так называемого гломерулярного сосуда, расположенного на вентральной стороне буккального дивертикула (Benito, Pardos, 1997).

Клетки гломерулоуса кишечнодышащих, представляющие собой по происхождению клетки целомической выстилки перикардиального, с одной стороны, и хоботкового, с другой стороны, целомов, по своему строению могут быть отнесены к так называемым “подоцитам”. Впервые подоциты в гломерулоусе обнаружила Вильке (Wilke, 1972), которая исследовала целомическую стенку *Glossobalanus minutus*. Бальсер и Рупперт (Balsger, Ruppert, 1990) подтвердили наличие подоцитов в

гломерулоусе ультраструктурными исследованиями *S. kowalevskii*. Подоциты были найдены в гломерулярном сосуде крыложаберного *Cephalodiscus* (Dilly et al., 1986). Наличие подоцитарной выстилки является очевидным признаком процесса ультрафильтрации (Balsger, Ruppert, 1990).

Кровяное давление, необходимое для осуществления в гломерулоусе ультрафильтрации, вероятно, достигается за счет сокращений мышечных стенок дорсального кровеносного сосуда (эпителиально-мышечные клетки перигемальных целомов) и сердца (эпителиально-мышечные клетки вентральной стенки перикардиального целома) (Balsger, Ruppert, 1990). Благодаря высокому кровяному давлению, жидкость из кровеносной сети гломерулоуса продавливается через

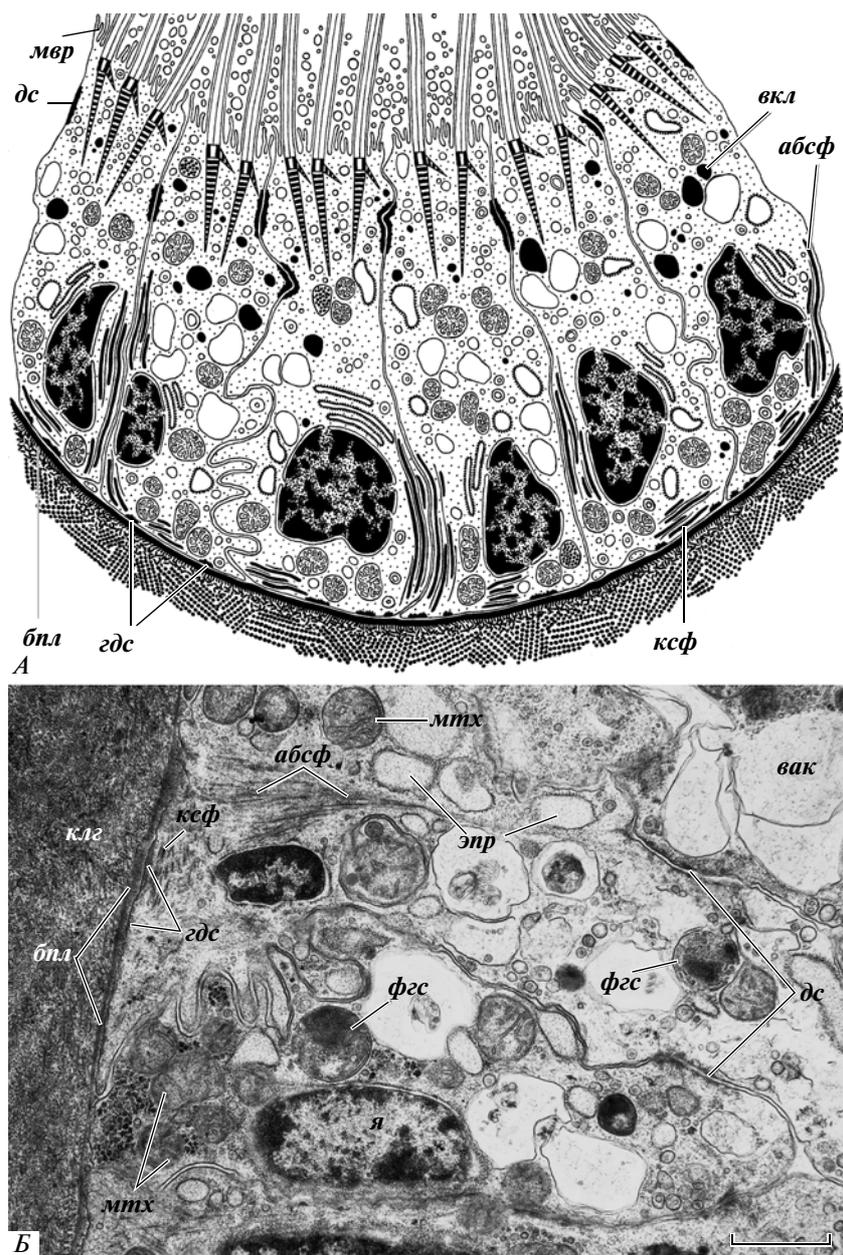


Рис. 15. Схема тонкого строения клеток дистального участка хоботкового целомодука (А) и ультраструктура базальных участков клеток хоботкового целомодука (Б) *S. mereschkowskii*. Поперечный срез. ТЕМ (JEM-100В). Масштаб 1 мкм.

базальную пластинку стенок гломерулюса, и ультрафильтрат попадает в протоцель. Базальная пластинка стенки гломерулюса полухордовых в той или иной степени модифицирована, в частности обычно она заметно тоньше, чем в других тканях. Толщина базальной пластинки стенок гломерулюса у *Glossobalanus minutus* составляет 20 нм (Benito, Pardos, 1997), а у изученного нами *S. mereschkowskii* базальная пластинка в этом участке имеет толщину 30 нм, т.е. она более чем в два раза тоньше базальных пластинок в других тканях животного. Однако у *Cephalodiscus* базаль-

ная пластинка гломерулярного сосуда может достигать в толщину 120 нм (Dilly et al., 1986).

Пододциты гломерулюса у всех изученных на ультраструктурном уровне видов кишечноресничных (Benito, Pardos, 1997) (в том числе, у *S. mereschkowskii*) – это моноцилиарные, эпителиально-мышечные клетки, базальные участки которых образуют многочисленные характерные тонкие отростки (“pedicels”), интердигитирующие между собой и контактирующие с базальной пластинкой. Расстояние между соседними отростками составляет у исследованного нами *S. mereschk-*

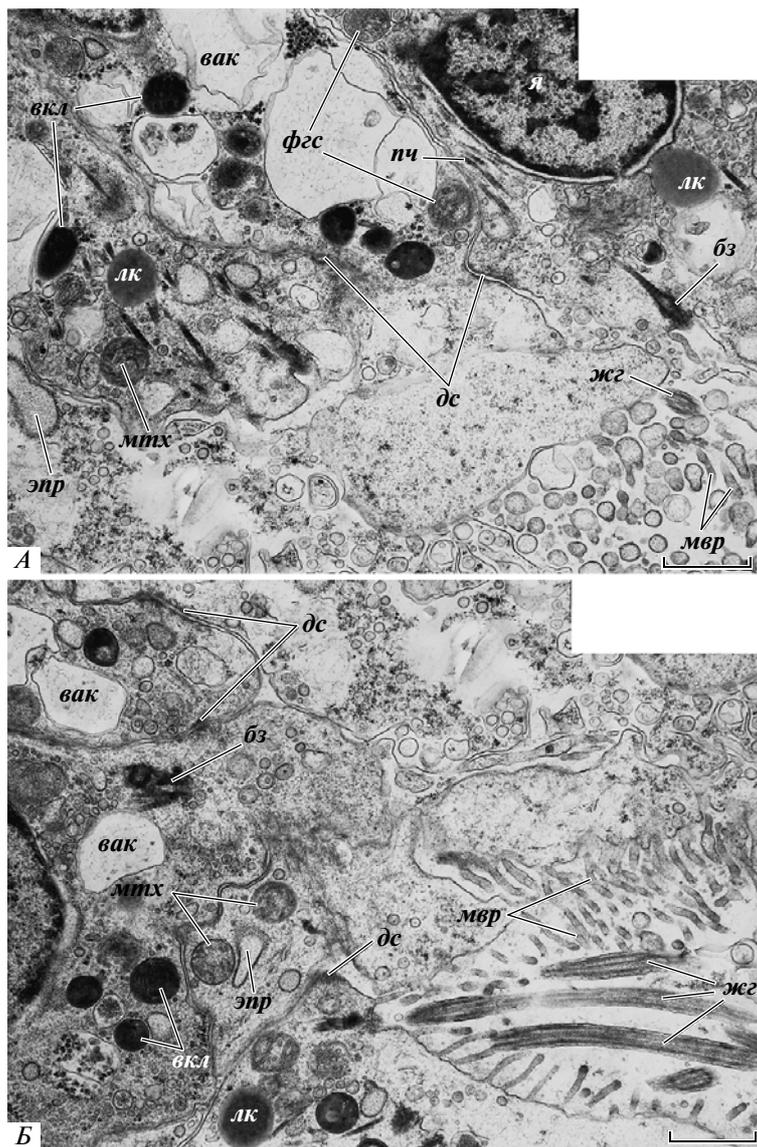


Рис. 16. Ультраструктура апикальных участков клеток хоботкового целомодукта *S. mereschkowskii*. Поперечные срезы. ТЕМ (JEM-100B). Масштаб 1 мкм.

ovskii 20–40 нм, у *S. kowalevskii* 15–20 нм (Balser, Ruppert, 1990), а у крыложаберного *Cephalodiscus* – 40 нм (Dilly et al., 1986). У *S. kowalevskii* (см. Balser, Ruppert, 1990) и *S. mereschkowskii* в базальных частях подоцитов найдены миофиламенты. Для цитоплазмы подоцитов характерно обилие митохондрий, имеются эндоцитозные пузырьки и вакуоли с различным содержанием. Кроме того, в цитоплазме подоцитов отмечено присутствие электронно-плотных включений. Все эти черты характерны и для подоцитов *S. mereschkowskii*. Особенности ультраструктуры подоцитов говорят об участии подоцитов в реабсорбции и накоплении веществ в процессе осуществления выделительной функции (Balser, Ruppert, 1990). Предполагается, что гломерулюс является тем местом,

где питательные вещества могут проникать из крови в протоцель, обеспечивая тем самым питание клеток хоботковой мускулатуры (Balser, Ruppert, 1990).

Многочисленные выросты гломерулюса обеспечивают большую поверхность фильтрации из кровеносных сосудов в полость хоботкового целома. Оттуда жидкость удаляется через хоботковый целомодукт (или парные хоботковые целомодукты). Пройдя зону ультрафильтрации в гломерулюсе, кровь, очищенная от продуктов обмена, но еще не обогащенная кислородом, собирается в две латеральные эфферентные артерии, идущие по бокам *pars anterior diverticuli buccalae*, и течет назад.

Отметим, что гломерулюс, — вероятно, не единственное место, в котором осуществляется ультрафильтрация. Так, у *Glossobalanus minutus* обнаружены подоциты, представляющие собой видоизмененные эпителиально-мышечные клетки целотелия туловищного целома на стенках жаберных мешков (Wilke, 1972; Benito, Pardos, 1997). Возможно, в стенке жаберных мешков кишечнодышащих может осуществляться не только газообмен, но и выделение продуктов обмена.

Хоботковый целом и хоботковый целомодукт

Хоботковый целом кишечнодышащих нередко трактуется как непарный, однако в действительности ситуация сложнее. Так, у *S. mereschkowskii* хоботковый целом — непарный, но в самой проксимальной его части присутствует вентральный мезентерий. У представителя того же семейства *H. planktophilus* вентрально, под буккальным дивертикулом (в задней его трети) лежит пластинка соединительной ткани. Она соединяется с буккальным дивертикулом, но не достигает эпидермиса. Пластинка как бы “заклинена” между двумя радиальными мышечными пластами, и ее высота составляет приблизительно половину радиуса хоботка. В задней части хоботка эта соединительнотканная пластинка соединяется со скелетным элементом (Cameron, 2000, 2002).

У представителей семейства Spengelidae (объединяющего преимущественно крупные формы) парная природа хоботкового целома выражена отчетливее, и дорсо-вентральный мезентерий хоботкового целома развит, в целом, лучше, чем у более мелких Harrimaniidae. У представителей рода *Schizocardium* вентральный мезентерий (“септа”) тянется вдоль всего буккального дивертикула и его червеобразного отростка (Spengel, 1893; Willey, 1897). У большинства представителей родов *Spengelia* и *Glandiceps* этот мезентерий также имеется, однако червеобразный отросток тянется вперед дальше, чем мезентерий. У представителей рода *Glandiceps* вентральная септа хоботка короткая и оканчивается в основании червеобразного отростка буккального дивертикула (Willey, 1897). Исключение составляет *Glandiceps qingdaoensis*. Длина его червеобразного отростка составляет одну треть от длины хоботка, и в точке отхождения червеобразного отростка от pars anterior diverticuli buccalae начинается хорошо развитая дорсо-вентральная мускулистая септа. Эта септа тянется впереди от рено-перикардального комплекса до самого кончика хоботка. Она разделяет целомическую полость хоботка (а не мышечный слой) на левую и правую части (Jianmey, Xinzhen, 2005). У *Glandiceps eximius* (см. Spengel, 1907) полость хоботка также содержит медианную дорсо-вентральную септу, которая делит полость на две от-

дельные части, однако, септа не достигает конца хоботкового целома (Jianmey, Xinzhen, 2005).

Исходя из вышеизложенного, хоботковый целом кишечнодышащих правильнее представлять себе как подковообразную структуру, две половины которой с большей или меньшей полнотой разделены в задней части и переходят одна в другую — спереди. Строение хоботкового целома *Glandiceps qingdaoensis* не противоречит неполному его разделению правой и левой половин, несмотря на то что мышечная септа тянется до конца полости. Дело в том, что толстый мышечный слой тоже относится к целому и, таким образом, правая и левая половины хоботкового целома как бы переходят друг в друга впереди мышечной септы.

Микрофотографии в работе Бенито и Пардоса (Benito, Pardos, 1997) демонстрируют, что клетки хоботкового целома *Glossobalanus minutus* по строению очень похожи на клетки той же ткани у исследуемого нами *S. mereschkowskii*. Бенито и Пардос (Benito, Pardos, 1997) описывают в некоторых участках выстилки хоботкового целома, граничащей с перикардом, сильно удлиненные клетки, лишь одним концом прикрепленные к базальной пластинке. Ядро и большая часть цитоплазмы этих клеток обращены в протоцель. Эта ситуация очень напоминает процесс отшнуровывания мезотелиальных клеток от базальной пластинки и их превращения в свободные целомоциты. В пользу этого предположения говорит и сходство на ультраструктурном уровне клеток целотелия хоботкового целома и свободных целомоцитов (Benito, Pardos, 1997). У *S. mereschkowskii* целомоциты не обнаружены.

Хоботковый целом у кишечнодышащих открывается во внешнюю среду на дорсальной стороне одной (в большинстве случаев) или двумя порами. Виды родов *Spengelia*, *Schizocardium* и *Glandiceps* (семейство Spengelidae) имеют непарную асимметричную (левую) хоботковую пору. Канал (“Eichelpforte”), ведущий к поре, расширяется в пузырек; мышечные фибриллы в нем создают видимость сфинктера (Willey, 1897). Парные целомодукты и парные поры хоботкового целома найдены у некоторых экземпляров *B. australiensis* (семейство Ptychoderidae), для большинства особей которого характерен непарный целомодукт (Hill, 1895). Представители родов *Harrimania* и *Stereobalanus* (семейство Harrimaniidae) в норме обладают парными симметричными хоботковыми целомодуктами и порами (Ritter, 1900; Reinhard, 1942; Cameron, 2000), однако у одного вида, а именно *H. planktophilus*, хоботковый целом открывается наружу через единственную хоботковую пору слева от дорсальной срединной линии (Cameron, 2002). Изученный нами *S. mereschkowskii*, также относящийся к семейству Harrimaniidae, обладает только левым целомодуктом, ко-

торый открывается наружу слева на дорсальной стороне стебелька.

В отличие от класса Enteropneusta, все представители класса Pterobranchia имеют два протоцельных целомодукта и две поры (Benito, Pardos, 1997). Выстилка целомодуктов состоит из клеток неправильной, практически амебоидной формы, с небольшим числом жгутиков.

Бальсер и Рупперт (Balsler, Ruppert, 1990) полагают, что целомодукты протоцеля полухордовых могут считаться истинными нефридиальными протоками. Для *S. kowalevskii* они описывают в хоботковом целомодукте два отдела: проксимальный — с клетками, гладкая мускулатура которых формирует сфинктер, и дистальный, мультицилиарные клетки которого имеют строение, сходное с подоцитами, снабжены многочисленными микроворсинками, заполнены эндоцитозными вакуолями и осуществляют выделительную функцию. Эти авторы также экспериментально подтвердили выведение жидкости из протоцеля через пору целомодукта.

У *S. mereschkowskii* выстилка хоботкового целомодукта также образована мультицилиарными эпителиально-мышечными клетками, цитоплазматическое содержимое которых похоже на такое в подоцитах, однако эти ресничные клетки не имеют базальных отростков, характерных для подоцитов. Сократимые филаменты в ресничных клетках хоботкового целомодукта *S. mereschkowskii* проходят в апикально-базальном и кольцевом направлениях, тогда как в подоцитах гломерулюса сократимые филаменты идут продольно или под углом к оси тела.

Хоботковый целомодукт *S. mereschkowskii* очень короткий, поэтому маловероятно, что весь процесс преобразования ультрафильтрата осуществляется при прохождении по этому органу. Скорее всего, имеется две зоны модификации ультрафильтрата: первая — в стенках гломерулюса, а вторая — в стенке хоботкового целомодукта. При этом первичная моча образуется при продавливания жидкости через утоньшенные базальные пластинки гломерулюса. Первичная моча (первичный ультрафильтрат), как можно предполагать, модифицируется при прохождении по узким промежуткам между отростками подоцитов (а иначе, трудно объяснить наличие весьма специализированной выстилки, состоящей из подоцитов). Модифицированная подоцитами моча заполняет хоботковый целом. Эта жидкость непосредственно омывает сократимые клетки толстой мышечной стенки хоботка, проникая в многочисленные межклеточные пространства в толще “многослойной” хоботковой мускулатуры. Бальсер и Рупперт (Balsler, Ruppert, 1990) предполагают, что мышечные клетки получают питание из целомической жидкости хоботкового целома (действительно, капиллярная кровеносная сеть в толще

мускулатуры хоботка отсутствует). Таким образом, модифицированная подоцитами моча в той или иной степени изменяется из-за того, что мощная мускулатура хоботка поглощает из нее питательные вещества и выделяет продукты обмена. Конечный этап модификации мочи происходит в процессе ее прохождения по целомодукту. Вероятно, у разных видов кишечнодышащих степень этой модификации различается в зависимости от сложности организации целомодукта. Так, у видов рода *Balanoglossus* целомодукт относительно длинный, тогда как у изученного нами *S. mereschkowskii* — это прямая, короткая трубка. Выстилка целомодукта *S. mereschkowskii*, как показано выше, образована мультицилиарными эпителиально-мышечными клетками. Эти клетки лишены базальных отростков, характерных для настоящих подоцитов, хотя в цитоплазме у них имеется множество гранул, похожих на те, что наполняют цитоплазму подоцитов. Таким образом, клетки ресничной выстилки целомодукта Enteropneusta, скорее всего, участвуют в модификации мочи, но, конечно, степень этого участия меньше, чем в тех группах животных, у которых целомодукт представляет собой длинный, извитой канал (как у аннелид, моллюсков, позвоночных, ракообразных, водных хелицерных и др.). Короткие целомодукты известны в животном царстве, например, у форонид, хотя все же у последних они представляют собой U-образно изогнутую трубку (Bartolomaeus, 1989; Темерева, Малахов, 2004).

Сравнивая рено-перикард полухордовых с выделительными органами представителей других групп животного царства, нельзя не отметить его уникальное, преоральное положение. Рено-перикард полухордовых — в полном смысле слова “головная почка”. Это положение рено-перикарда у взрослых полухордовых нельзя считать вторичным, ведь целомы, участвующие в формировании этого органа (перикард и хоботковый целом), у личинки закладываются впереди рта (Morgan, 1894; Stiasny, 1914; Dawydoff, 1948). Возможно ли найти гомологии рено-перикарда Hemichordata у представителей других типов животного царства?

Еще Федотов (1923; Fedotov, 1924) указал на возможность гомологизации между гломерулюсом кишечнодышащих и осевым органом иглокожих. Эта гомологизация основана на том, что в формировании обоих органов участвуют преоральные целомы: левый аксоцель (который у иглокожих дает ампулу осевого органа) и правый аксоцель (который у иглокожих дает мадрепоровый пузырек — пульсаторный орган кровеносной системы) (Gemmill, 1914). У полухордовых эти целомы дают соответственно целомическую полость хоботка и перикарда. Позже Федотов писал, что “перикард, сердце, гломерулюс, хоботковый целом и целомодукт кишечнодышащих и осевой

комплекс органов (левый и правый осевые синусы, осевой орган и пора каменистого канала) иглокожих — органы гомологичные, одного морфологического значения и в известной мере сходные по физиологии, но по-разному сформированные у взрослых животных” (Федотов, 1966, с. 279). Федотов (1923, 1966; Fedotov, 1924) отмечает, что кроме морфологической гомологии, между рено-перикардом полухордовых и осевым комплексом иглокожих есть очевидное физиологическое сходство: оба образования имеют функцию кровеносной, экскреторной и лимфоидной систем.

В новейшее время идею о гомологии рено-перикарда полухордовых и осевого органа иглокожих поддерживает Камерон (Cameron, 2000). Следует, однако, отметить, что осевой орган занимает в теле иглокожих другое положение в соответствии с теми сложнейшими преобразованиями плана строения, которые испытали иглокожие (Bather, 1915; Беклемишев, 1964; Федотов, 1966). В составе осевого органа иглокожих нет гомологов буккального дивертикула и скелетной пластинки. Последние два органа, вероятно, представляют собой синапоморфии Hemichordata, тогда как рено-перикард, образованный за счет правого и левого аксоцелей (протоцелей), — это синапоморфия клад Hemichordata + Echinodermata. Заметим, что филогенетическая близость полухордовых и иглокожих в последние годы усиленно подчеркивается специалистами по молекулярной филогенетике (Tagawa et al., 1998; Peterson, Cameron et al., 1999; Peterson, Harada et al., 1999; Shoguchi et al., 1999; Cameron, 2000; Janies, 2001).

Мускулатура хоботка

Хоботок кишечнодышащих всегда содержит непосредственно под эпидермисом и интраэпидермальным нервным плексусом слой кольцевой мускулатуры. Этот слой может иметь разную толщину в разных семействах Enteropneusta: наиболее тонкий он в семействе Ptychoderidae, но совсем слабо этот слой выражен у карликовых кишечнодышащих — представителей рода *Protoglossus* (семейство Harrimaniidae) (Hyman, 1959). У *Glandiceps qingdaoensis* (семейство Spengelidae) хоботок имеет заметную и хорошо развитую кольцевую мускулатуру, толщина которой приблизительно в десять раз превышает толщину нервного слоя и составляет одну пятнадцатую от общего диаметра хоботка (Jianmey, Xinzhen, 2005). У *H. planktophilus* слой кольцевых мышц имеет толщину, приблизительно одинаковую с толщиной лежащего снаружи от него нервного плексуса (Cameron, 2002). Слой кольцевых мышц у *S. mereschkowskii* развит преимущественно в основании хоботка, его толщина около 3 мкм, что в десятки раз меньше толщины нервного плексуса.

Наибольшую часть объема хоботка у всех кишечнодышащих занимает продольная мускулатура. Описания организации продольной мускулатуры хоботка в работах разных авторов не совпадают друг с другом. Обычно указывают, что продольные мышцы хоботка Enteropneusta могут располагаться однородной массой, могут быть организованными в радиальные ленты (семейство Ptychoderidae) или концентрические кольца (род *Saccoglossus*, Harrimaniidae) (Hyman, 1959; Woodwick, 1996). Для *Glossobalanus minutus* сообщается, что радиальные ленты продольных мышц разделены соединительной тканью (Spengel, 1893). Гайман (Hyman, 1959) считает, что соединительной тканью в большей или меньшей степени заполнен и центр хоботка кишечнодышащих. В хоботке *Glandiceps qingdaoensis* (семейство Spengelidae) продольная мускулатура представлена двумя слоями (периферическим плотным и центральным рыхлым), имеющими приблизительно одинаковую толщину (Jianmey, Xinzhen, 2005). У *H. planktophilus* (семейство Harrimaniidae) продольные мышечные фибриллы организованы в радиальные пластины с пространством между ними, сходящиеся к центру, где полость хоботкового целома маленькая или полностью отсутствует (Cameron, 2002). Невозможно понять, связаны ли несовпадения в описаниях, данных разными авторами, с реальными различиями в организации мышечного слоя у разных видов или это результат различной трактовки структур, организованных по общему плану.

Мышечные волокна хоботка прикрепляются к базальной пластинке эпидермиса (Hyman, 1959). Методами электронной микроскопии установлено, что у *Glossobalanus minutus* и *S. kowalewskii* мышечные клетки гладкой хоботковой мускулатуры прикрепляются к базальной пластинке эпидермиса при помощи гемидесмосом (Benito, Pardos, 1997). Между собой клетки связываются десмосомами; помимо этого Бенито (Benito et al., 1993) описывает коротенькие и регулярно расположенные выросты по бокам мышечных клеток, которые интердигитируют друг с другом, скрепляя клетки наподобие застежки-“молнии” (“zipper-like junction”). Такие выросты в области десмосом отмечены нами и для мышечных клеток хоботка *S. mereschkowskii* (рис. 13Б; 14Б, 14В). Наконец, цитоплазма мышечных клеток образует тонкие крыловидные продольные выросты, которые как бы обертывают соседнюю клетку и обеспечивают стабильность всего мышечного пучка.

Наши исследования показывают, что клетки хоботковой мускулатуры *S. mereschkowskii* — это очень длинные эпителиально-мышечные клетки, имеющие единственный жгутик. Как это ни удивительно, жгутики в мышечных клетках не были описаны ни в одном ультраструктурном исследовании хоботковой мускулатуры кишечнодыша-

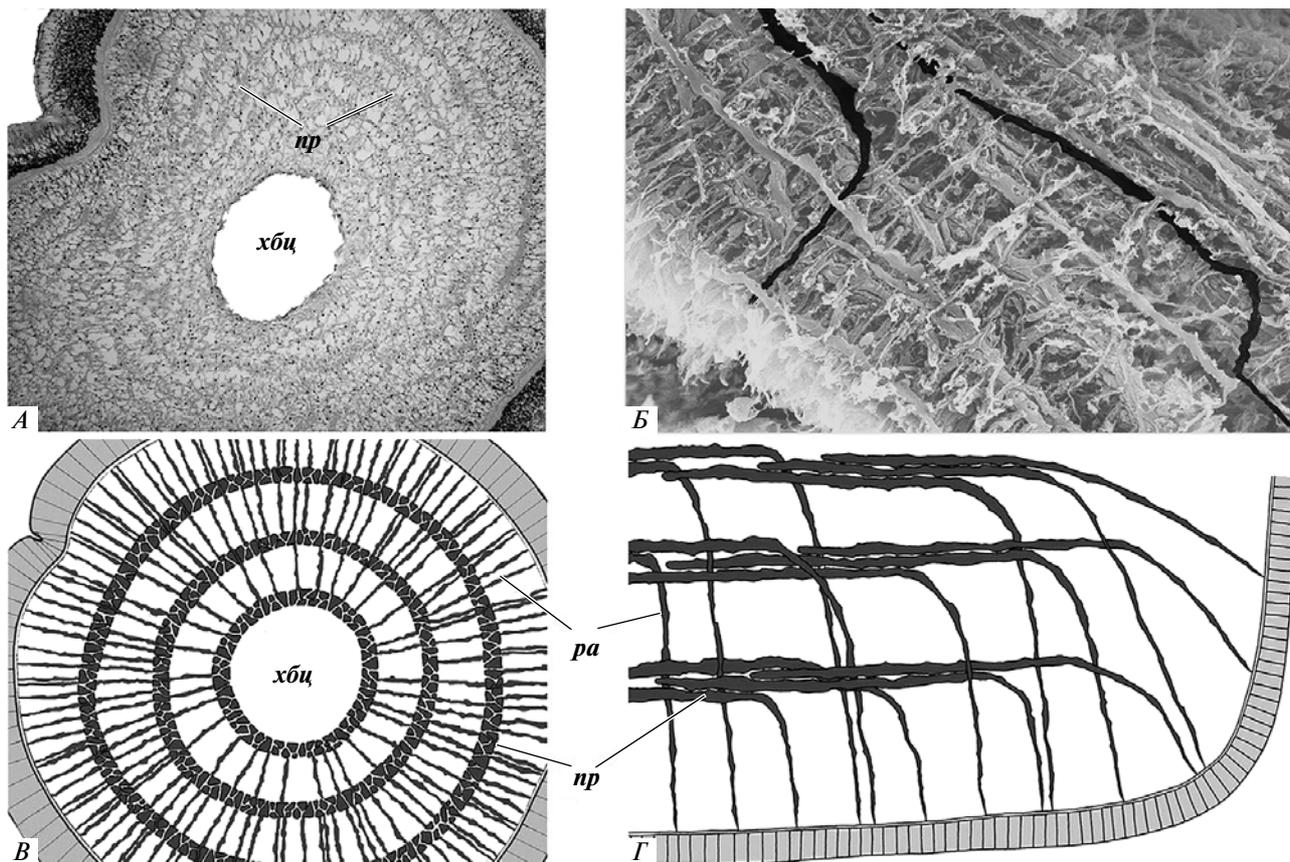


Рис. 17. Схема строения хоботковой мускулатуры *S. mereschkowskii*: *A* – поперечный срез через хоботок дистальное скелетно-рено-перикардиального комплекса, *Б* – внешний вид отдельных клеток хоботковой мускулатуры (рис. 13*A* с изменениями), *В* – схема поперечного среза через мускулатуру хоботка, *Г* – схема продольного среза через мускулатуру хоботка. Черным цветом (*Б*) выделены отдельные эпителиально-мышечные клетки.

щих (см. Castellani, Saita, 1974; Hrauda, 1988; Balsler, Ruppert, 1990; Benito, Pardos, 1997).

Как показали наши исследования, у *S. mereschkowskii* нет специализированной радиальной мускулатуры в хоботке (так же, как нет концентрических слоев кольцевой мускулатуры). Радиальные тяжи образованы участками тех же мышечных клеток, которые в своем продолжении образуют продольные мышцы (рис. 17). Что касается самих мышечных клеток, то в них сократимое волокно тянется в апикально-базальном направлении. Это не характерно ни для кольцевой, ни для продольной мускулатуры, но именно такое расположение сократимого волокна позволяет одной мышечной клетке входить и в состав радиальных, и в состав продольных мышц.

Организация мышечного слоя, отмеченная нами для *S. mereschkowskii*, представляет собой весьма необычный пример, когда одна и та же клетка участвует в формировании разноориентированных мышц. Возможно, что такая организация типична для всех кишечнодышащих. Разумеется, это предположение нуждается в специальной проверке. В любом случае, ясно, что мышечный ме-

шок хоботка кишечнодышащих очень отличается от мышечного мешка сипункулид, эхиурид, приапулид, форонид и других роющих животных, локомоция которых осуществляется за счет взаимодействия продольных и кольцевых мышц, опирающихся на жидкий целомический скелет (Зенкевич, 1944).

Тем не менее, и у кишечнодышащих опорой для мускулатуры хоботка является целомическая полость хоботкового целома. Мы не можем согласиться с мнением Баллока (Bullock, 1940), который считал, что хоботковые мышцы прикрепляются к буккальному дивертикулу (“нотохорду”) и именно в этом состоит главная функция буккального дивертикула и секретируемого им скелетного элемента. Изучение строения *S. mereschkowskii* ясно показывает, что мускулатура хоботка не прикрепляется к буккальному дивертикулу или к скелетному элементу, и это справедливо для других кишечнодышащих.

Разумеется, опорная функция скелетного элемента и буккального дивертикула не подлежит сомнению. Однако они служат опорой не для хоботковой мускулатуры. Скелетный элемент зале-

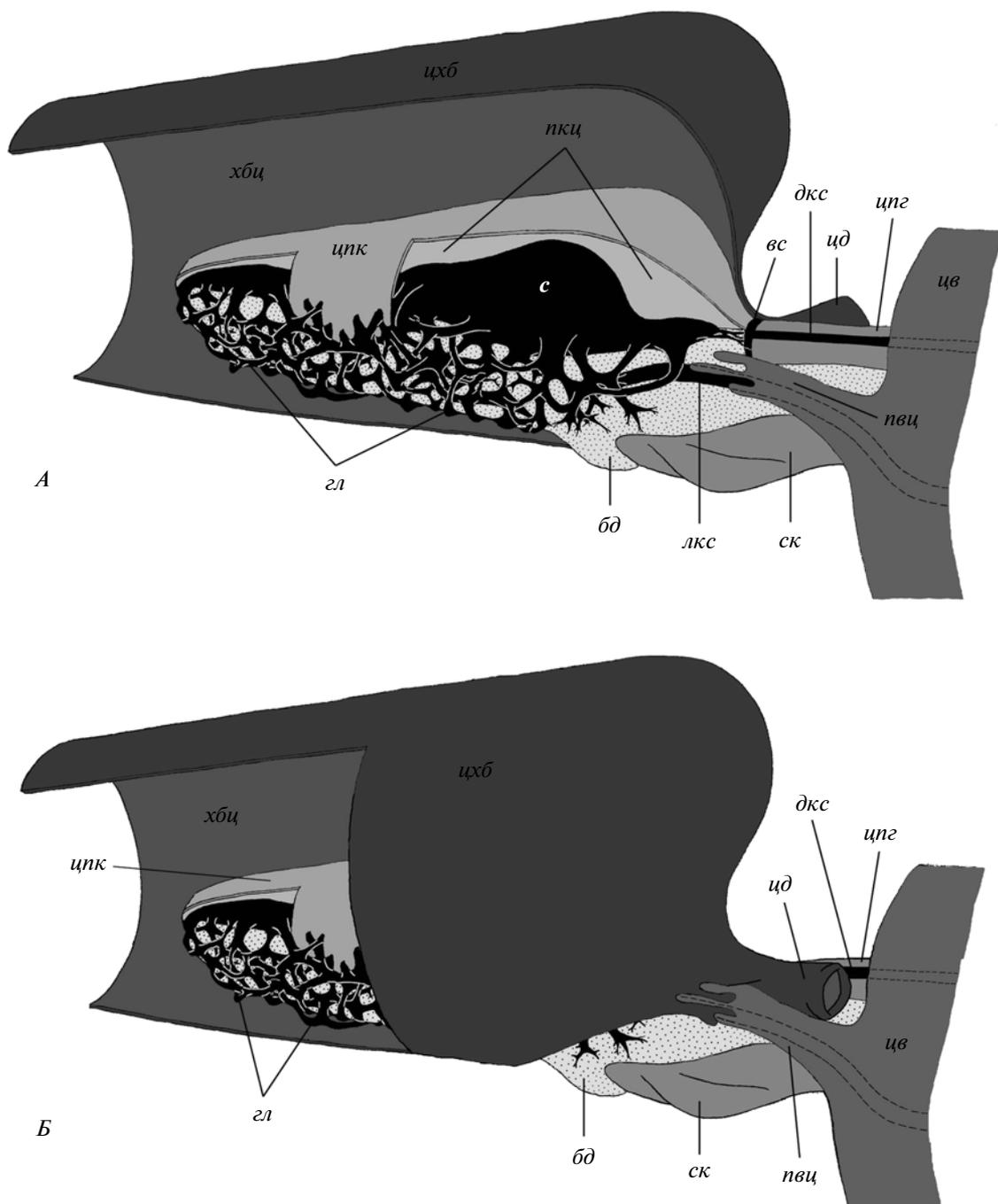


Рис. 18. Трехмерная реконструкция скелетно-рено-перикардального комплекса органов *S. mereschkowskii*: *A* – вид справа, *B* – вид слева.

гает в тонкой перемычке, соединяющей хоботок с воротником, и в значительной степени обеспечивает ее механическую прочность. Передняя часть скелетного элемента служит опорой для буккального дивертикула, на котором, в свою очередь, покоятся сердце, перикард и выросты гломерулы (рис. 18). Как показано в нашей работе, морфология передней части скелетного элемента тесно связана со строением буккального дивертику-

ла (см. Ежова, Малахов, 2010а), а буккальный дивертикул, в свою очередь, – это скелетная структура для сердца, перикарда и гломерулы. Функционирование рено-перикарда кишечно-дышащих без такой опоры внутри хоботка (являющегося главным локомоторным органом) представляется невозможным. Даже у иглокожих, где осевой комплекс выполняет те же функции (и является гомологом рено-перикарда), имеется

опорная структура в виде каменистого канала (который ни в коем случае не гомологичен буккальному дивертикулу, а гомологичен целомодукту с обызвествленными стенками). Скелетный элемент, буккальный дивертикул, сердце, перикард и гломерулюс составляют единый орган, части которого (разные по происхождению и функциям) образуют морфологическое и функциональное единство. Вот почему мы считаем возможным называть этот орган скелетно-рено-перикардиальным комплексом — структурой, характерной только для полухордовых и за пределами этого типа не встречающейся.

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, *абсф* — апикально-базальные сократимые филаменты, *аг* — аппарат Гольджи, *амб* — амебocyты в кровеносном сосуде, *бд* — буккальный дивертикул, *бз* — базальное тельце жгутика, *бо* — базальные отростки подоцитов, *бпл* — базальная пластинка, *бпл** — складки базальной пластинки, *ва* — вентральные артерии гломерулюса, *вак* — вакуоль, *вкл* — электронно-плотные включения, *вмк* — выросты мышечных клеток в местах клеточных контактов, *вс* — венозный синус, *вц* — передний вырост воротникового целома, *вя* — внутренний ярус гломерулюса, *гдс* — гемидесмосомы, *г* — глотка, *гл* — гломерулюс (сеть кровеносных сосудов), *глI* — клетки первого типа гломерулюса, *глIII* — клетки третьего типа гломерулюса, *дкс* — дорсальный кровеносный сосуд, *дс* — десмосомы, *жг* — жгутики, *к* — концентрические круги продольной мускулатуры хоботка, *кпг* — коллагеновые фибриллы ретикулярного слоя основного вещества, *кр* — кровеносный капилляр или “лакуна”, *кс* — сосуды кровеносной сети гломерулюса, *ксф* — кольцевые сократимые филаменты, *лк* — липидные капли, *лкр* — латеральный (короткий) корешок жгутика, *лкс* — латеральный кровеносный сосуд (эфферентная артерия) гломерулюса, *мв* — продольное мышечное волокно, *мвр* — микроворсинки, *мез* — вентральный мезентерий хоботкового целома, *мк* — мышечные клетки, *мтх* — митохондрии, *нп* — интраэпидермальный нервный плексус хоботка, *ня* — наружный ярус гломерулюса, *пвц* — передний вырост воротникового целома, *пдц* — подоциты, *пкц* — перикардиальный целом, *пл* — пластинка основного вещества (ретикулярный слой), *пмв* — мышечное волокно, срезанное поперечно, *пр* — продольные отрезки эпителиально-мышечных клеток, образующие кон-

центрические слои, *прмв* — мышечное волокно, срезанное продольно, *прсф* — продольные сократимые филаменты, *пч* — пучок, образованный корешками жгутиков, *ра* — радиальные отрезки эпителиально-мышечных клеток, *с* — сердце, *секр* — секреторные клетки буккального дивертикула, *ск* — непарная пластинка скелетного элемента, *сфу* — сократимые филаменты, расположенные под углом, *фгс* — фагосомы, *хбм* — хоботковая мускулатура, *хбц* — хоботковый целом (протоцель), *цв* — целотелий воротникового целома, *цд* — хоботковый целомодукт, *цд** — переднее отверстие хоботкового целомодукта, *цд*** — заднее отверстие хоботкового целомодукта (пора целомодукта), *цпг* — целотелий перигемального целома, *цпк* — целотелий перикардиального целома, *цхб* — целотелий хоботкового целома, *эмк* — эпителиально-мышечные клетки буккального дивертикула, *эпр* — цистерны шероховатого ЭПР, *элхб* — эпидермис хоботка, *я* — ядро;

pdg — paries dorsalis glomeruli, *pvg* — paries ventralis glomeruli, *sc* — scutuli laterals glomeruli.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беклемишев В.Н.*, 1964. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. М.: Наука. Т. 1. Проморфология. 432 с. Т. 2. Органология. 446 с.
- Ежова О.В., Малахов В.В.*, 2010. Микроскопическая анатомия и ультраструктура скелетно-рено-перикардиального комплекса *Saccoglossus mereschkowskii* Wagner, 1885 (Hemichordata, Enteropneusta). Сообщение 1. Скелетный элемент // Зоологический журнал. Т. 89. № 3. С. 259–271. — 2010а. Микроскопическая анатомия и ультраструктура скелетно-рено-перикардиального комплекса *Saccoglossus mereschkowskii* Wagner, 1885 (Hemichordata, Enteropneusta). Сообщение 2. Буккальный дивертикул // Зоологический журнал. Т. 89. № 6. С. 643–662. — 2010б. Микроскопическая анатомия и ультраструктура скелетно-рено-перикардиального комплекса *Saccoglossus mereschkowskii* Wagner, 1885 (Hemichordata, Enteropneusta). Сообщение 3. Сердце и кровеносные сосуды // Зоологический журнал. Т. 89. № 7. С. 771–785.
- Зенкевич Л.А.*, 1944. Очерки по эволюции двигательного аппарата животных // Журн. общей биологии. Т. 5. № 3. С. 129–171.
- Темерева Е.Н., Малахов В.В.*, 2004. Особенности микроскопической анатомии и ультраструктуры метанефридиев форониды *Phoronopsis harmeri* Pixell, 1912 (Phoronida, Lophophorata) // Зоология беспозвоночных. Т. 1. № 1. С. 93–103.
- Федотов Д.М.*, 1923. К вопросу о гомологии целома иглокожих, кишечножаберных и хордовых // Известия Биол. н.-и. ин-та Пермск. ун-та. Т. 2. № 1. С. 1–11. — 1966. Эволюция и филогения беспозвоночных животных. М.: Наука. 404 с.
- Balser E.J., Ruppert E.E.*, 1990. Structure, ultrastructure, and function of the preoral heart-kidney in *Saccoglossus kowalevskii* (Hemichordata, Enteropneusta) in-

- cluding new data on the stomochord // *Acta Zoologica* (Stockholm). № 71. P. 235–249.
- Bartolomaeus T.*, 1989. Ultrastructure and relationship between protonephridia and metanephridia in *Phoronis muelleri* (Phoronida) // *Zoomorphology*. № 109. P. 113–122.
- Bather F.A.*, 1915. Studies in Edriosteroidea // *Geological Magazine*. № 1–9. P. 1–403.
- Bateson W.*, 1885. Later stages in the development of *Balanoglossus* // *Quarterly J. of Microscopical Science*. № 25 (suppl.). P. 81–122.
- Benito J., Fernández I., Pardos F.*, 1993. Fine structure of the hepatic sacculations of *Glossobalanus minutus* (Enteropneusta, Hemichordata) // *Acta Zoologica* (Stockholm). № 74. P. 77–86.
- Benito J., Pardos F.*, 1997. Hemichordata. New-York: Wiley-Liss. V. 15. P. 15–101.
- Bullock T.H.*, 1940. The functional organization of the nervous system of Enteropneusta // *Biological Bul.* № 79. P. 91–113.
- Cameron C.B.*, 2000. The phylogeny of the Hemichordata and ecology of two new enteropneust species from Barkley Sound. Diss. Dr of Philosophy. Edmonton: Alberta Fall. 178 p. – 2002. The anatomy, life habits, and later development of a new species of enteropneust, *Harrimania planktophilus* (Hemichordata: Harrimaniidae) from Barkley Sound // *Biological Bul.* № 202. P. 182–191.
- Castellani L.C., Saita A.*, 1974. Ultrastructural analysis of muscle fibres in *Glossobalanus minutus* (Kowalewski, 1986) (Enteropneusta) // *Monitore Zool. Ital.* № 8. P. 117–132.
- Caullery M., Mesnil F.*, 1904. Contribution à l'étude des Entéropneustes, *Protobalanus (n.g.) koehleri* Protobalanus // *Zoologische Jahrbücher (Anatomie)*. № 20. P. 227.
- Dawydoff C.*, 1948. Embranchement des Stomocordés // *Traité de Zool.* № 11. P. 367–532.
- 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.
- Fedotov D.M.*, 1924. Zur Morphologie des axialen Organkomplexes der Echinodermen // *Z. wiss. Zool.* № 123. P. 209–304.
- Gemmell J.F.*, 1914. The development and certain points in the adult structure of the starfish *Asterias rubens* // *Philosophical Transactions of the Royal Society (London)*. № 205. P. 213–294.
- Hill J.P.*, 1895. New enteropneust from New South Wales // *Proc. Linnaean Soc. New South Wales*. V. 2. № 10. P. 1–42.
- Hrauda G.*, 1988. Ultrastrukturelle Untersuchungen an Muskulatur und Bindegewebe von *Saccoglossus kowalevskii* und *Saccoglossus mereschkowskii* (Harrimaniidae, Enteropneusta, Hemichordata) // *Zoologische Jahrbücher (Anatomie)*. № 117. P. 441–448.
- Hyman L.H.*, 1959. The Invertebrates: Smaller Coelomate Groups. N. Y.: McGraw-Hill Book Company. V. 5. P. 72–154.
- 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.
- Marion A.F.*, 1885. Sur deux espèces de *Balanoglossus* // *Comptes Rendus des Séances Hebdomadaires de l'Académie des Sciences (Paris)*. № 101. P. 1289–1291.
- Morgan T.H.*, 1894. Development of *Balanoglossus* // *J. of Morphology*. № 6. P. 1–86.
- 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.
- Reinhard E.G.*, 1942. *Stereobalanus canadiensis*, a little known Enteropneusta from the coast of Maine // *Journal of the Washington Academy of Sciences*. № 32. P. 309–311.
- Ritter W.E.*, 1900. Papers from the Harriman Alaska Expedition. II. *Harrimania maculosa*, a new genus and species of Enteropneusta from Alaska, with special regard to the character of its notochord // *Proceedings of the Washington Academy of Science*. № 2. P. 111–132.
- 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.
- Spengel J.W.*, 1907. *Glandiceps malayanus* n. sp. und verwandte Arten der Gattung *Glandiceps* // *Studien über die Enteropneusten der Siboga-Expedition*. № 33. P. 98–122.
- Stiasny G.*, 1914. Studien über die Entwicklung von *Balanoglossus clavigerus*. I. Die Entwicklung der Tornaria // *Z. wiss. Zool.* № 110. P. 36–74.
- Tagawa K., Humphreys T., Satoh N.*, 1998. Novel pattern of Brachyury gene expression in hemichordate embryos // *Mechanisms of Development*. V. 75. № 1–2. P. 5–151.
- Van der Horst C.J.*, 1930. Observations on some Enteropneusta // *Vidensk. Meddel. Dansk Naturhist. Foren.* № 87. P. 135–200.
- Van der Horst C.J.*, 1939. Hemichordata. Bronns H.G. Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Leipzig: Leipzig. Akademische Verlagsgesellschaft M. B. H. 726 p.
- Wilke U.*, 1972. Der Eicheldarm der Enteropneusten als Stützorgan für Glomerulus und Perikardialvesikel // *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft*. № 66. P. 93–96.
- Willey A.*, 1897. *Spengelia*, a new genus of Enteropneusta // *Quarterly J. of Microscopical Science*. V. 40. № 4. P. 623–631.
- Woodwick K.H.*, 1996. Hemichordata: Enteropneusta. Taxonomic atlas of the benthic fauna of the Santa Maria basin and the western Santa Barbara channel. Santa Barbara: Santa Barbara Museum of Natural History. V. 14. P. 251–259.

MICROSCOPIC ANATOMY AND FINE STRUCTURE OF THE SKELETON-HEART-KIDNEY COMPLEX IN *SACCOGLOSSUS MERESCHKOWSKII* (HEMICHORDATA, ENTEROPNEUSTA). 4. GLOMERULUS, PROBOSCIS COELOM, AND PROBOSCIS COELOMODUCT

O. V. Ezhova, V. V. Malakhov

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

e-mail: olga_ejova@mail.ru

It is the fourth report from a series about the microscopic anatomy and fine structure of the skeleton-heart-kidney complex in the acorn worm, *Saccoglossus mereschkowskii* Wagner 1885. The blood network of the glomerulus is divided into two tiers: the inner tier of the vessels directed to the pericardial coelom, and the outer one formed by the vessels directed to the proboscis coelom. There are three types of epithelial-muscular cells of the glomerulus: cells bordered upon the buccal diverticulum, podocytes, and cells covered the glomerulus from outside. The muscle lining of the proboscis coelom consists of epithelial-muscular ciliated cells. These cells are elongated apical-basally; the same cell belongs both to the radial and longitudinal musculature of the proboscis. The authors share the opinion of Fedotov (1923) and Cameron (2000) that Enteropneusta glomerulus appears to be a homologue of axial organ in Echinodermata. At the same time, the axial organ of Echinodermata lacks homologues of the buccal diverticulum and unpaired skeleton plate. The last organs are probably synapomorphies of Hemichordata, and the heart-kidney formed by the right and left protoceols is synapomorphy of the clade Hemichordata + Echinodermata.