

ОБЩАЯ
БИОЛОГИЯ

УДК 593.92

УЛЬТРАСТРУКТУРНЫЕ ДОКАЗАТЕЛЬСТВА ВЫДЕЛИТЕЛЬНОЙ
ФУНКЦИИ ОСЕВОГО ОРГАНА МОРСКИХ ЗВЕЗД (*Asteroidea*, *Echinodermata*)© 2016 г. О. В. Ежова^{1,2}, Е. А. Егорова¹,
член-корреспондент РАН В. В. Малахов^{1,2}

Поступило 22.01.2016 г.

Нами исследована ультраструктура осевого органа *Asterias amurens*, который представляет собой совокупность каналов осевого целома, разделенных гемоцельными пространствами. Выстилка осевого целома представлена моноцелиарными клетками двух типов — подоцитами и эпителиально-мышечными клетками. Подоциты формируют многочисленные базальные отростки, прилегающие к базальной пластинке со стороны целома. Эпителиально-мышечные клетки образуют мышечные отростки, идущие вдоль базальной пластинки. Пучки мышечных отростков, окруженные базальной пластинкой, могут пересекать гемоцельные пространства между соседними целомическими каналами. Нами высказано предположение, что в осевом органе имеет место ультрафильтрация жидкости из гемоцельных пространств в полость осевого целома, откуда моча эвакуируется через madreporную пластинку во внешнюю среду.

DOI: 10.7868/S0869565216160271

Функции осевого органа иглокожих до сих пор являются объектом дискуссии. Общепринято, что этот орган играет основную роль в обеспечении циркуляции крови [7, 9]. Ряд авторов предполагал, что осевой орган осуществляет выделительную функцию [2, 6, 10, 11]. Тонкое строение осевого органа исследовано недостаточно. Некоторые авторы обнаружили в осевом органе подоциты, которые обычно связаны с осуществлением выделительной функции [3–5, 8, 10, 11].

Задача настоящей работы — изучить тонкое строение осевого органа морских звезд для понимания его функции на примере *Asterias amurens* Lutken, 1871.

Материал собран в Японском море на глубине 5–10 метров (г. Владивосток, Институт биологии моря им. А.В. Жирмунского). Осевой комплекс собранных животных препарировали и фиксировали в 2.5%-м растворе глutarового альдегида на 0.1 М натрий-какодилатном буфере (pH 7.35) и на 0.1 М хлориде натрия с добавлением хлорида магния. Выделенный комплекс фиксировали в 1%-м растворе оксида осмия в 0.1 М натрий-какодилатном буфере (pH 7.36) и 0.1 М хлориде натрия. Декальцинацию осуществляли 5%-м раствором ди-

натриевой соли ЭДТА по стандартной методике. Ультратонкие срезы контрастировали уранилацетатом аммония и цитратом свинца. Срезы анализировали с помощью трансмиссионных электронных микроскопов JEM-100S (“Jeol”, Япония) и Zeiss Libra 120 (“Carl Zeiss”, Германия).

Осевой орган морских звезд расположен в перикардальном и осевом целомах, причем в осевом целома залегает наибольшая его часть — аксиальная [1, 2]. Анатомически осевой орган представляет собой сеть кровеносных (гемоцельных) пространств в основном веществе между базальными пластинками, ограничивающими каналы осевого целома.

В результате проведенных исследований мы установили, что гемоцель осевого органа содержит хлопьевидный материал, волокна коллагена и амебоциты. Целомические пространства выглядят на срезах абсолютно прозрачными (рис. 1). Базальная пластинка представляет собой слой гранулярного материала толщиной около 50 нм. Выстилка осевого целома образована моноцелиарными клетками двух типов — подоцитами и эпителиально-мышечными клетками (рис. 1А и рис. 2).

Каждый подоцит в апикальной части несет единственный жгутик, основание которого окружено воротничком из 8–10 коротких микроворсинок — стереоциллей (рис. 1А). В базальной части каждый подоцит формирует множество тонких, ветвящихся цитоплазматических отростков диаметром от 100 до 350 нм. Как правило, тела подо-

¹Московский государственный университет
им. М.В. Ломоносова

E-mail: olga.ejova@gmail.com; olga_ejova@mail.ru

²Дальневосточный федеральный университет,
Владивосток

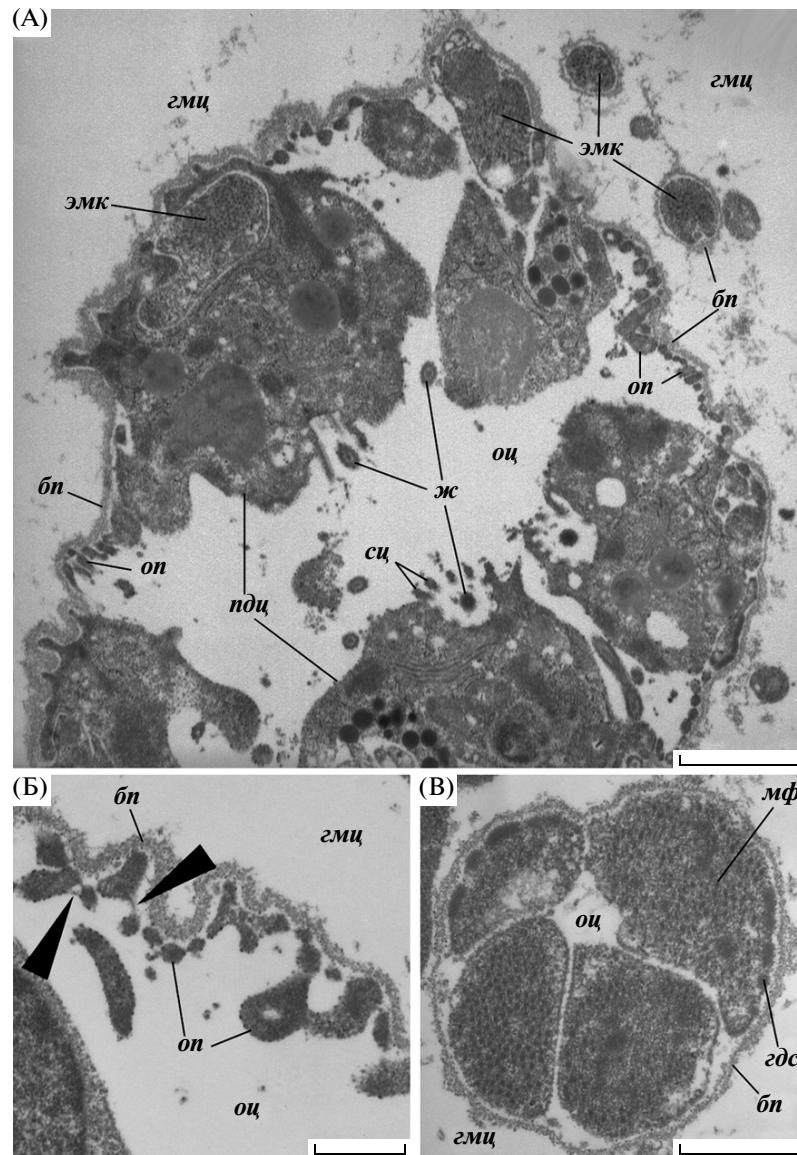


Рис. 1. Срез через аксиальную часть осевого органа *Asterias amurensis*. А — подоциты и эпителиально-мышечные клетки в составе осевого целома. Б — участок базальной пластинки, покрытый отростками подоцитов (сайт ультрафильтрации), стрелками указаны пластинки экстраклеточного матрикса, соединяющие отростки подоцитов. В — перерезанные эпителиально-мышечные клетки, содержащие мышечные волокна. бп — базальная пластинка; гдс — гемидесмосомы; гмиц — гемоцель; жс — жгут; мф — мышечные филаменты; оп — отростки подоцитов; оц — осевой целом; пдц — подоциты; си — стереоцилии; эмк — срезы эпителиально-мышечных клеток. Масштаб: А — 1.5 мкм, Б — 0.5 мкм, В — 1 мкм.

цитов располагаются на значительных расстояниях друг от друга (на срезах ширина участков между телами подоцитов составляет 8–10 мкм). В участках между телами подоцитов гемоцель и целом разделены только базальной пластинкой, к которой со стороны целома примыкают отростки подоцитов (рис. 1А, 1Б и рис. 2). Промежутки между соседними отростками составляют 10–50 нм. В некоторых местах соседние отростки подоцитов соединены диафрагмами из экстраклеточного матрикса (рис. 1Б). Отростки подоцитов прикрепляются к базальной пластинке гемидесмосомами.

Эпителиально-мышечные клетки содержат в базальной части мышечное волокно, состоящее из толстых (приблизительно 25 нм) и тонких (приблизительно 10 нм) филаментов (рис. 1В). Мышечное волокно продолжается в длинный отросток, который идет вдоль базальной пластинки. В некоторых участках отростки проходят под подоцитами. Подоциты приподнимаются в виде арки, пропуская отростки мышечных клеток (рис. 2). Отростки мышечных клеток и подоцитов связаны между собой десмосомами. Гемидесмо-

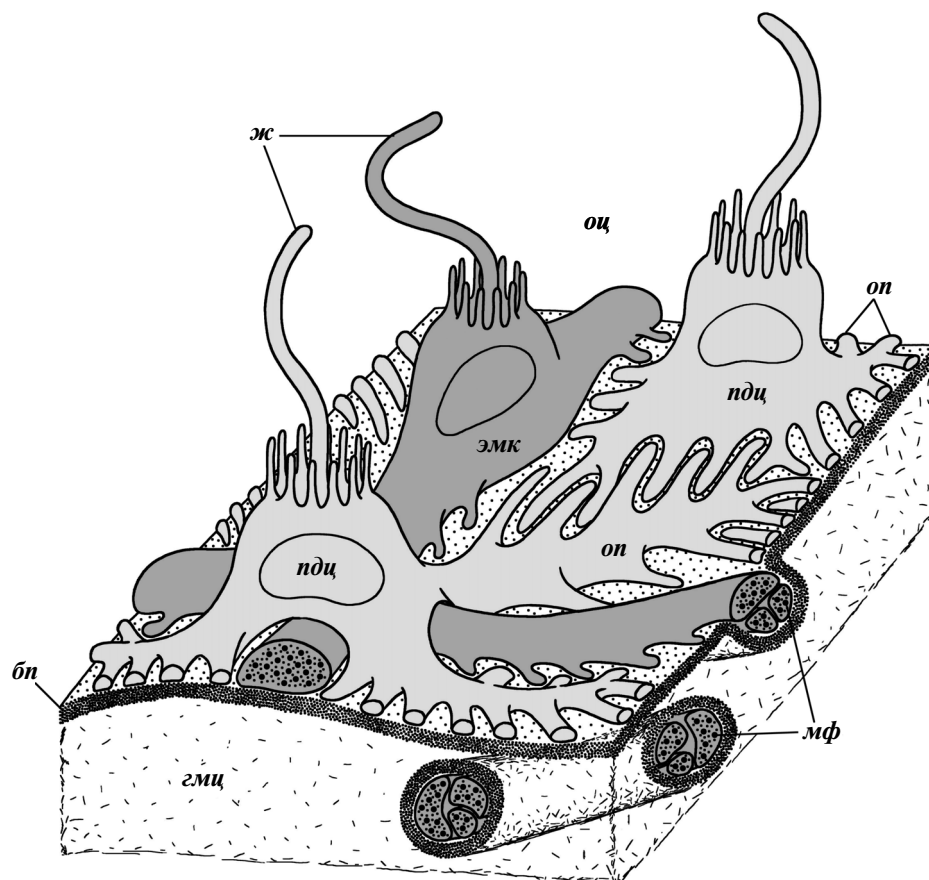


Рис. 2. Схема строения сайта ультрафильтрации в осевом органе морских звезд. бп — базальная пластинка; гмц — гемоцель; жс — жгутик; мф — мышечные филаменты; оп — отростки подоцитов; оц — осевой целом; пдц — подоциты; эмк — эпителиально-мышечные клетки.

сомы прикрепляют отростки мышечных клеток к базальной пластинке.

Одиночные отростки и пучки из нескольких отростков мышечных клеток могут пересекать гемоцель, соединяя соседние целомические каналы. Отростки мышечных клеток отделены от гемоцели базальной пластинкой (рис. 1А, 1В).

Подоциты в осевом органе были ранее обнаружены у морской звезды *Asterias rubens* [5]. Затем строение подоцитов было описано для морского ежа *Eucidaris* sp. и отмечено наличие “диафрагм” (“slit membranes”) между отростками подоцитов [10]. Детальное описание ультраструктуры осевого органа было сделано на примере морской лилии *Comactinia meridionalis* [4]. В цитируемой работе авторы описывают слой отростков подоцитов на поверхности базальной пластинки, разделяющей гемоцель и целом. При этом в некоторых местах отростки подоцитов связаны между собой пластинками экстраклеточного матрикса (“диафрагмами”) подобно тому, как это описано нами для *A. amurensis*.

Наши данные и наблюдения цитируемых авторов позволяют предположить, что обширные про-

межутки между телами подоцитов представляют собой сайты ультрафильтрации. Сокращение базальных отростков эпителиально-мышечных клеток в стенке целомических каналов, а также сокращение мышечных пучков, пересекающих гемоцель, создает давление, необходимое для ультрафильтрации жидкости из гемоцельных пространств осевого органа в осевой целом. Жидкость из гемоцели фильтруется через базальную пластинку, в результате чего формируется первичная моча. Отростки подоцитов, соединенные пластинками экстраклеточного матрикса, могут рассматриваться как дополнительный фильтр, пройдя через который первичная моча превращается во вторичную мочу.

Как известно, осевой целом связан с внешней средой через madreporit [6, 7, 9]. В работе Cuénot [6] в осевой целом морских звезд вводили витальный краситель и наблюдали выведение красителя через madreporit. Вероятно, и в нашем случае таким же образом вторичная моча из осевого целома выводится через madreporit во внешнюю среду. Все это подтверждает предположение о том, что осевой орган иглокожих выполняет выделитель-

тельную функцию, а мадрепорит иглокожих представляет собой экскреторное отверстие.

Сбор и фиксация материала выполнены при финансовой поддержке гранта РФФИ № 14–04–00366-а. Ультраструктурные исследования были проведены в ЦКП “Дальневосточный центр электронной микроскопии” при финансовой поддержке гранта РНФ 14–50–00034.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Ежова О.В., Лаврова Е.А., Малахов В.В. // Зоол. журн. 2013. Т. 92. № 2. С. 131–142.
2. Ежова О.В., Лаврова Е.А., Малахов В.В. // Биология моря. 2014. Т. 40. № 3. С. 165–177.
3. Bachmann S., Goldschmid A. // Cell Tiss. Res. 1978. № 193. P. 107–123.
4. Balser E.J., Ruppert E.E. // Acta Zool. (Stockholm). 1993. V. 74. № 2. P. 87–101.
5. Bargmann W., von Hehn G. // Z. Zellforsch. Mikrosk. Anat. Histochem. 1968. V. 88. P. 262–277.
6. Cuénot L. Anatomie, éthologie et systématique des Échinodermes, Traité de zoologie. P.: Masson et Cie Éditeurs, 1948. V. 11. P. 3–272.
7. Goldschmid A. Echinodermata. In: Spezielle Zoologie. Teil 1. Einzeller und Wirbellose Tiere. Stuttgart; Jena; N.Y.: Gustav Fischer Verlag, 1996. P. 778–834.
8. Holland N.D. // Tissue & Cell. 1970. V. 2. № 4. P. 625–636.
9. Ruppert E.E., Fox R.S., Barnes R.D. // Invertebrate Zool. 2004. V. 28. P. 872–929.
10. Welsch U., Rehkämper G. // J. Zool. (London). 1987. V. 213. P. 45–50.
11. Ziegler A., Faber C., Bartolomaeus T. // Front. Zool. 2009. V. 6. № 10. P. 1–31.