

© Г.Р.Газизова, Я.И.Заботин, А.И.Голубев, 2015  
УДК 611.018:593.1

Г.Р.Газизова, Я.И.Заботин, А.И.Голубев

## УЛЬТРАСТРУКТУРА ПАРЕНХИМЫ, УЧАСТВУЮЩЕЙ В БЕСКИШЕЧНОМ ПИЩЕВАРЕНИИ У ТУРБЕЛЛЯРИИ *Convoluta convoluta* (Acoela)

Кафедра зоологии беспозвоночных и функциональной гистологии (зав. — канд. биол. наук Р.М.Сабиров), Казанский (Приволжский) федеральный университет

В работе приведены данные по ультраструктуре паренхимы, участвующей в бескишечном пищеварении у турбеллярии *Convoluta convoluta* (n=15). Впервые обнаружены необычные связи между ядерной оболочкой, эндоплазматической сетью и плазмолеммой клеток паренхимы, которые могут свидетельствовать о происхождении этих клеточных структур. Выявлена двойная трофическая роль зооксантелл в организме конволюты.

**Ключевые слова:** бескишечные турбеллярии, *Acoela*, паренхима, ультраструктура, зооксантеллы

Одной из наиболее характерных гистологических особенностей бескишечных турбеллярий (*Acoela*) является уникальная организация их пищеварительного аппарата, в котором ведущая роль принадлежит центральной паренхиме, организованной в виде синцития [1, 3, 16]. Периферическая паренхима выполняет в основном опорную функцию. Необычной особенностью паренхимы многих *Acoela* является присутствие в ней одноклеточных эндосимбионтов — зеленых водорослей, играющих заметную роль в трофике хозяев [13].

*Convoluta convoluta* давно стала модельным объектом для изучения их необычной организации, в том числе и паренхимы [5–7, 15]. Цель настоящей работы — дополнить имеющиеся сведения о морфофизиологических особенностях клеток паренхимы *C. convoluta* и их трофических связях с зооксантеллами.

Материал и методы. Исследование проведено на представителях *C. convoluta* (n>15), которые были собраны на литорали островов Керетского архипелага (губа Чупа) Белого моря в июне 2008 и 2009 г. Их фиксировали в 1% глутаральдегиде на 0,1 М фосфатном буфере и затем в 1% растворе OsO<sub>4</sub> на том же буфере. Материал подвергали обезвоживанию в этаноле восходящей концентрации и ацетоне и заливали в эпон. Ультратонкие срезы были получены с помощью ультратома Reichert-Jung (Ultracut, Австрия). Срезы помещали на металлические сеточки, после чего контрастировали уранилацетатом (50 мин при 60 °С) и цитратом свинца. Далее ультратонкие срезы просматривали и фотографировали с помощью трансмиссионного электронного микроскопа JEM-100 CX II (Jeol, Япония).

Результаты исследования. Периферическая паренхима *C. convoluta* состоит из пяти типов клеток; центральная — образована лишь одним типом клеток в двух физиологических состояниях — клеточном и синцитиальном. Между клетками периферической и центральной паренхимы разбросаны многочисленные одноклеточные симбиотические водоросли (рис. 1). Зооксантеллы имеют круглую или овальную форму. Снаружи они покрыты тонкой электронно-плотной оболочкой. В центре клетки расположено крупное ядро с хорошо заметным ядрышком. Гетерохроматин равномерно распределен по электронно-прозрачной нуклеоплазме, иногда образуя небольшие сгущения. Гиалоплазма — электронно-прозрачная. Основной объем зооксантеллы занимают круглые и овальные хлоропласты с длинными и тонкими гранами. Изредка встречаются митохондрии, а также крупные вакуоли.

В центральной паренхиме клетки эндосимбионтов имеют совершенно иной внешний вид. В центральном синцитии оболочки клеток в результате фагоцитарных процессов разрушаются, и их органеллы оказываются в составе относительно гомогенной синцитиальной массы (см. рис. 1, б, в). Наиболее заметными клеточными дериватами зооксантелл в этом случае остаются отдельные хлоропласты или обрывки их гран.

В клетках паренхимы конволюты обращают на себя внимание необычные производные мембранных структур, которые условно можно разделить на 3 типа.

### Сведения об авторах:

Газизова Гузель Рашитовна (e-mail: cyanea@mail.ru), Заботин Ярослав Игоревич (e-mail: yaroslav\_zabotin@rambler.ru), Голубев Анатолий Иванович (e-mail: Anatolii.Golubev@ksu.ru), кафедра зоологии беспозвоночных и функциональной гистологии, Казанский (Приволжский) федеральный университет, 420008, г. Казань, ул. Кремлевская, 18

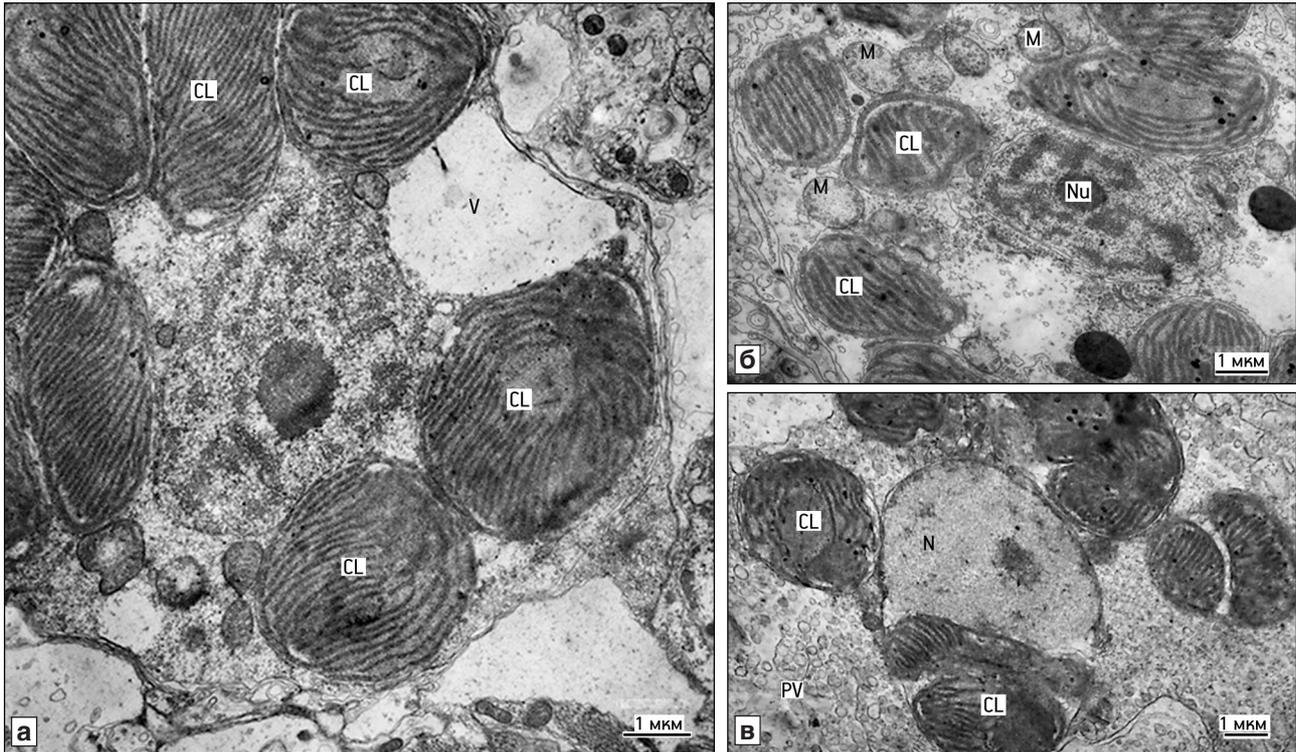


Рис. 1. Зооксантеллы в периферической (а) и центральной (б, в) паренхиме *Convoluta convoluta*.

CL — хлоропласт; М — митохондрия; N — ядро; Nu — ядрышко; PV — пищеварительные вакуоли; V — вакуоль

В 1-м случае — это направленные в сторону цитоплазмы длинные пальцевидные выросты ядерной оболочки, обычно заполненные мелкими электронно-прозрачными вакуолями (рис. 2, а). Такие образования отмечены в мелких клетках периферической и реже центральной паренхимы, бедных органеллами и имеющих вытянутую форму.

Во 2-м случае — это необычно широкое перинуклеарное пространство, а также способность наружной ядерной мембраны посылать в цитоплазму длинные выпячивания (см. рис. 2, б). Отрываясь от ядерной оболочки, они превращаются в вакуоли, занимающие значительный объем перикариона. Их мембрана остается густо усаженной многочисленными мелкими рибосомами. Клетки паренхимы, характеризующиеся такими признаками, обычно сконцентрированы ближе к центральному синцитию.

Наконец, особое внимание привлекают своеобразные связи между ядерной оболочкой, эндоплазматической сетью (ЭПС) и плазмолеммой, встречающиеся в отдельных клетках периферической паренхимы (см. рис. 2, в, г). Необычность строения мембран этих клеток заключается в том, что отдельные каналы ЭПС, берущие начало от ядерной оболочки, проходят через всю цитоплазму и соединяются с плазмолеммой.

**Обсуждение полученных данных.** Паренхима бескишечных турбеллярий вызывает интерес в силу активного участия в процессах пищеварения. Паренхима бескишечных турбеллярий обладает специализированными чертами, которые проявляются формированием синцития и, соответственно, альтернативных способов пищеварения (в том числе за счет эндосимбионтов). Эти синапоморфии сформировались в пределах таксона Acoela, о чем свидетельствует отсутствие синцитиальных структур у одного из наиболее примитивных его представителей — *Paratomella rubra* [17]. Дальнейшая эволюция пищеварительной системы Acoela, по нашему мнению, идет по пути формирования постоянного центрального синцития как адаптации к макрофагии при отсутствии кишечника. У отдельных представителей бескишечных турбеллярий появляются и другие варианты организации пищеварительного аппарата [2, 8].

Обнаруженные в паренхиме *C. convoluta* зооксантеллы ранее были определены как диатомовые водоросли *Licmophora communis* и *L. hyalina* (Bacillariales) [9, 10]. Выявленные нами в синцитиальной массе фрагменты и органеллы зооксантелл свидетельствуют об их переваривании в центральном синцитии. Ранее этот факт был отмечен на светооптическом уровне Ю.В.Мамкаевым [5]. Направляется вывод, что симбиотические водо-

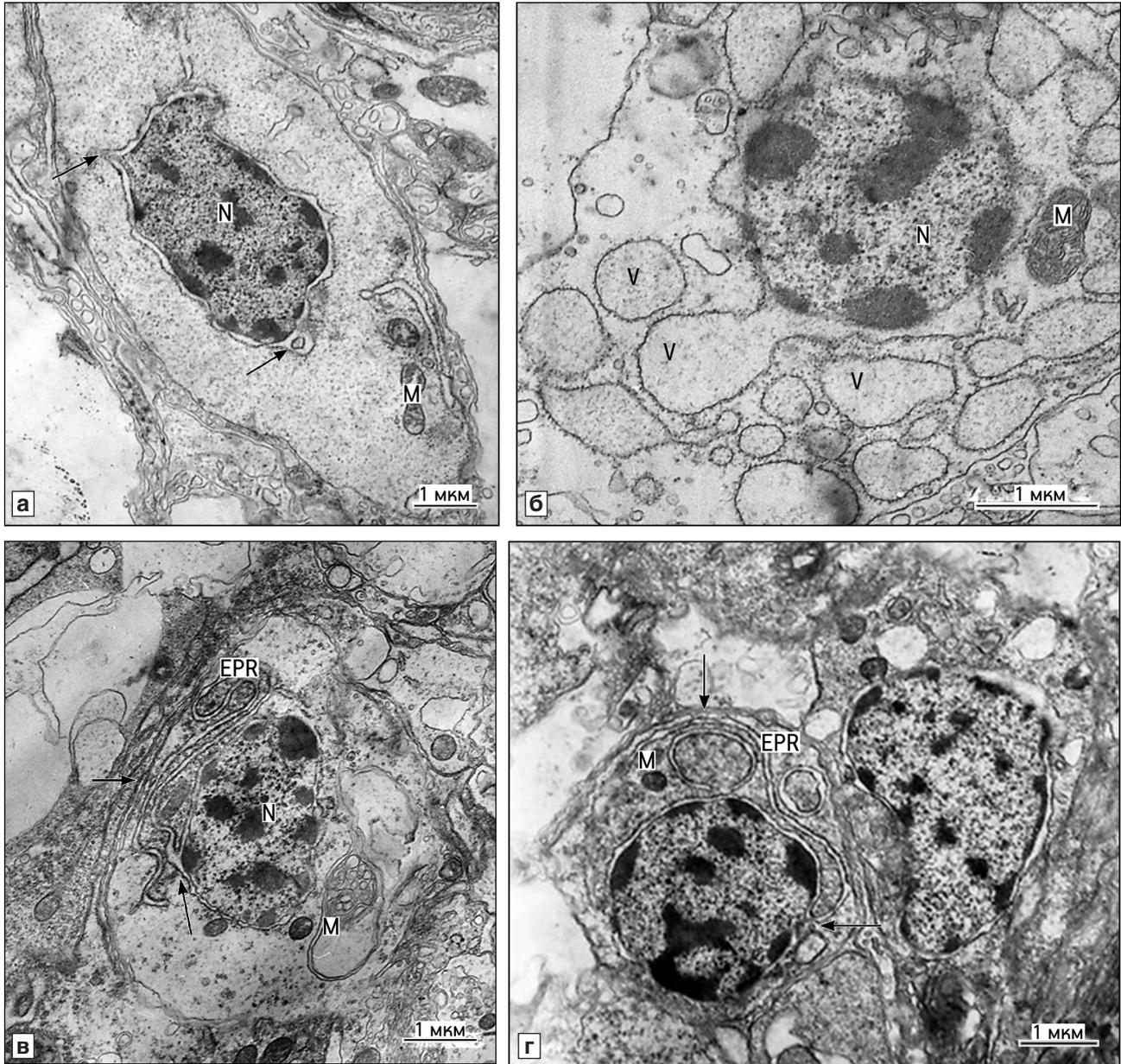


Рис. 2. Производные мембранных структур в клетках паренхимы *C. convoluta*.

а — длинные пальцевидные выросты ядерной оболочки, направленные в сторону цитоплазмы (стрелки); б — вакуоли (V), отделяющиеся от ядерной оболочки; в, г — связи между ядерной оболочкой, эндоплазматической сетью и плазмолеммой (стрелки); EPR — эндоплазматическая сеть. Остальные обозначения те же, что на рис. 1

росли выполняют двоякую функцию: поставляют питательные вещества, полученные путем автотрофного питания, а при необходимости становятся и пищей для хозяина. Не исключено, что конволюта не только предоставляет зооксантеллам местообитание, но и снабжает их продуктами обмена веществ — низкомолекулярными соединениями, образующимися в результате разрушения клеток паренхимы. Такие сложные трофические отношения могут представлять собой яркий пример взаимных адаптаций хозяина и симбионта.

Клетки паренхимы, обладающие пальцевидными выростами ядерной оболочки, своими неболь-

шими размерами и бедным набором органелл напоминают клетки, известные из литературы как необласты. Однако они отличаются от необластов *C. convoluta*, впервые описанных К. J. Pedersen [15], меньшим ядерно-цитоплазматическим отношением, средней электронной плотностью цитоплазмы и больше сходны с «мелкими малодифференцированными клетками» *Oxyposthia praedator* [6]. При этом пальцевидные или пузыревидные выросты ядерной оболочки не были отмечены у этих видов. Наличие мелких вакуолей в перинуклеарном пространстве, вероятно, свидетельствует об активном транспорте веществ через ядерную

оболочку и о высоком уровне метаболизма, который вполне ожидаем у необластов как у пролиферативных клеток.

Обнаруженные связи между плазмолеммой, ЭПС и ядерной оболочкой клеток паренхимы невольно вызывают ассоциации с процессом формирования внутриклеточных мембранных структур в эукариотической клетке. Согласно эндосимбиотической теории, обобщенной в ряде фундаментальных работ [4, 11, 12, 14], мембраны ЭПС и ядерной оболочки у предшественника эукариотической клетки возникли путем инвагинации плазмолеммы внутрь цитоплазмы, которая вначале окружила ядерный материал, а затем разделилась на части, образовав каналы ЭПС. В целом, создается впечатление, что подобные внутриклеточные взаимоотношения между этими мембранными структурами в паренхиме *C. convoluta* косвенно подтверждают возможность такого процесса и могут использоваться в качестве модели при описании эндосимбиотической теории. С другой стороны — не исключена вероятность того, что эти необычные особенности клеточных мембран могут являться результатом трансформации клеток паренхимы при переходе в синцитиальное состояние, вызванной автофагическими процессами.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Газизова Г.Р., Заботин Я.И., Малютина Л.В., Голубев А.И. Строение паренхимы турбеллярий: ультраструктурный и филогенетический аспект // Учен. записки Казанск. ун-та. Сер. Естеств. науки. 2013. Т. 155, кн.3. С. 99–115.
- Заботин Я.И., Голубев А.И. Сравнительная морфология бескишечных турбеллярий из семейств Isodiametridae и Sagittiferidae // Актуальные вопросы современной науки: сб. науч. трудов. Новосибирск: ЦРНС, 2009. Вып.9, кн.1. С. 6–12.
- Иванов А.В., Мамкаев Ю.В. Ресничные черви (Turbellaria), их происхождение и эволюция. Л.: Наука, 1973.
- Малахов В.В. Великий симбиоз: происхождение эукариотной клетки // В мире науки. 2004. № 2. С. 70–79.
- Мамкаев Ю.В. Очерки по морфологии бескишечных турбеллярий // Труды Зоол. ин-та АН СССР. 1967. Т. 44. С. 26–108.
- Мамкаев Ю.В., Маркосова Т.Г. Электронно-микроскопическое исследование паренхимы бескишечных турбеллярий // Труды Зоол. ин-та АН СССР. 1979. Т. 84. С. 7–12.
- Мамкаев Ю.В., Серавин Л.Н. Питание бескишечной турбеллярии *Convoluta convoluta* (Abildgaard) // Зоол. журн. 1963. Т. 42, вып.2. С. 197–205.
- Райкова О.И. Ультраструктурная организация пищеварительной системы бескишечной турбеллярии *Actinoposthia beklemischevi* Mamkaev // Труды Зоол. ин-та АН СССР. 1987. Т. 167. С. 72–78.
- Apelt G. Die Symbiose zwischen dem acoelen Turbellaria *Convoluta convoluta* und Diatomeen der Gattung *Licmophora* // Marine Biology. 1969. Vol. 3. P. 165–187.
- Ax P., Apelt G. Die «Zooxanthellen» von *Convoluta convoluta* (Turbellaria, Acoela) entstehen aus Diatomeen. Erster Nachweis einer Endosymbiose zwischen Tieren und Kieselalgen // Naturwissenschaften. 1965. Bd. 2. S. 444–446.
- Cavalier-Smith T. The phagotrophic origin of eukaryotes and phylogenetic classification of Protozoa // Int. J. System. Evol. Microbiol. 2002. Vol. 52. P. 297–354.
- Margulis L. Origin of Eukaryotic Cells. New Haven, CT: Yale University Press, 1970.
- McCoy A.M., Balzer I. Algal symbiosis in flatworms. Symbiosis: Mechanisms and Model Systems. New York, Boston, Dordrecht, London, Moscow: Kluwer Academic Publishers, 2004. P. 561–574.
- Mironov A.A., Banin V.V., Sesorova I.S. et al. Evolution of the endoplasmic reticulum and the golgi complex / Eukaryotic Membranes and Cytoskeleton: Origins and Evolution. Landes. Bioscience and Springer Science, 2007. P. 61–72.
- Pedersen K.J. The cellular organization of *Convoluta convoluta*, an acoel turbellarian: a cytological, histochemical and fine structural study // Z. Zellforsch. 1964. Bd. 64. S. 655–687.
- Smith J.P.S. Fine-structural observations on the central parenchyma in *Convoluta* sp // Hydrobiologia. 1981. Vol. 84. P. 259–265.
- Smith J.P.S., Tyler S. The acoel turbellarians: kingpins of metazoan evolution or a specialized offshoot? Origins and relationships of lower invertebrates. Oxford: Oxford University Press, 1985. P. 123–142.

Поступила в редакцию 20.06.2014

#### ULTRASTRUCTURE OF PARENCHYMA IN THE SYNCYTIAL DIGESTIVE SYSTEM IN TURBELLARIA *Convoluta convoluta* (Acoela)

*G.R. Gazizova, Ya.I. Zabotin, A.I. Golubev*

The paper presents data on the ultrastructure of parenchyma that is involved in the digestion in turbellaria *Convoluta convoluta* (n=15). Unusual connections between the nuclear envelope, endoplasmic reticulum and plasma membrane of parenchymal cells were found for the first time, which may indicate the origin of these cell structures. The double trophic role of zooxanthellae in the organism of *Convoluta* is described.

**Key words:** acoel turbellarians, Acoela, parenchyma, ultrastructure, zooxanthellae

Department of Invertebrate Zoology and Functional Histology, Kazan' (Volga Region) Federal University