

УДК 592

СТРОЕНИЕ ПОКРОВОВ ТЕЛА KAMPTOZOA НА ПРИМЕРЕ ВИДА *BARENTSIA DISCRETA* BUSK, 1886

А.О. Борисанова, В.В. Малахов

(кафедра зоологии беспозвоночных; e-mail: borisanovaa@mail.ru)

Исследовано строение покровов тела колониального вида *Barentsia discreta*. Покровы на большем своем протяжении представлены однослойным нересничным эпителием, одетым слоем микровиллярной кутикулы. Дно атриальной полости и фронтальная поверхность щупалец выстланы ресничным эпидермисом, покрытым протокутикулой. В эпидермисе присутствуют чувствительные и секреторные клетки.

Ключевые слова: *Kamptozoa*, *Lophotrochozoa*, кутикула, эпидермис, покровы тела.

Систематическое положение Kamptozoa в пределах животного царства до сих пор остается не до конца определенным. Исследователи разных лет сближали представителей данного таксона с многими группами, в том числе с мшанками [1], аннелидами [2], моллюсками [3], циклиофорами [4]. В последние годы все большую популярность приобретает высказанная в конце XX в. экдизозойно-лофотрохозойная теория, в соответствии с которой Kamptozoa относятся к группе Lophotrochozoa — животных, имеющих личинку трохофорного типа. Строение кутикулы — одно из главных отличий между Lophotrochozoa и Ecdysozoa. Подробное изучение строения покровов тела Kamptozoa дает возможность подтвердить принадлежность этой группы к Lophotrochozoa и предположить возможные родственные связи Kamptozoa с другими таксонами Lophotrochozoa.

Материалы и методы

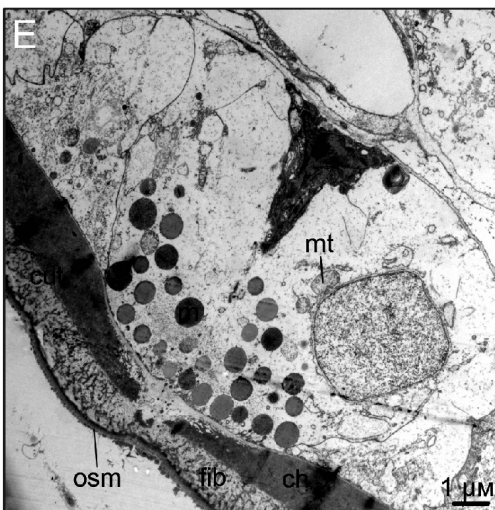
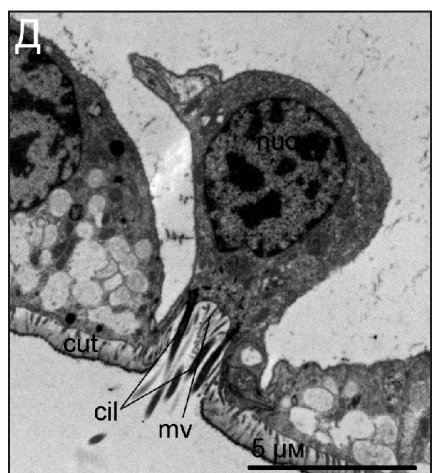
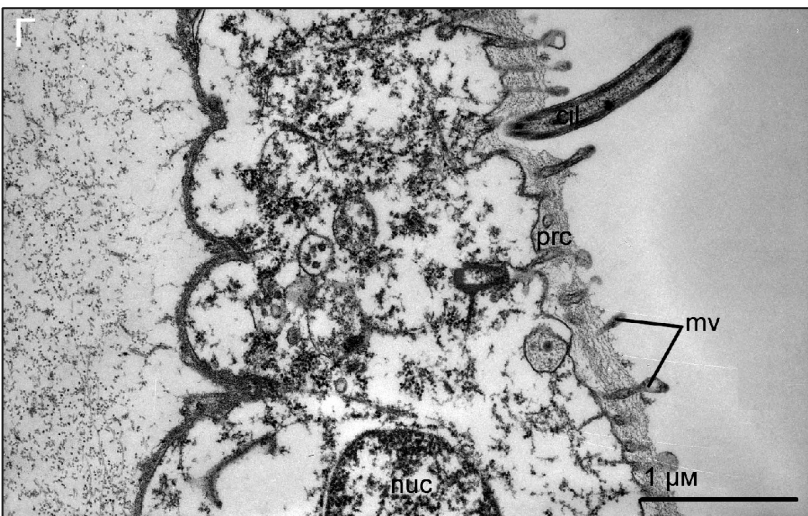
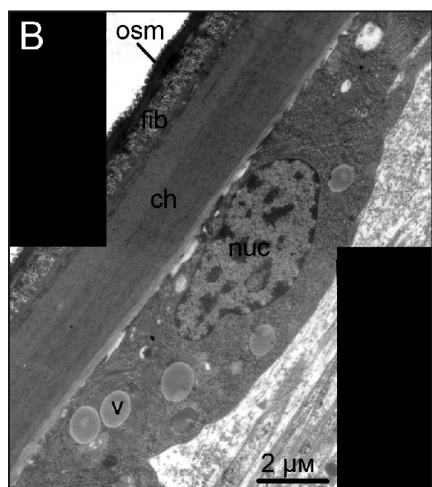
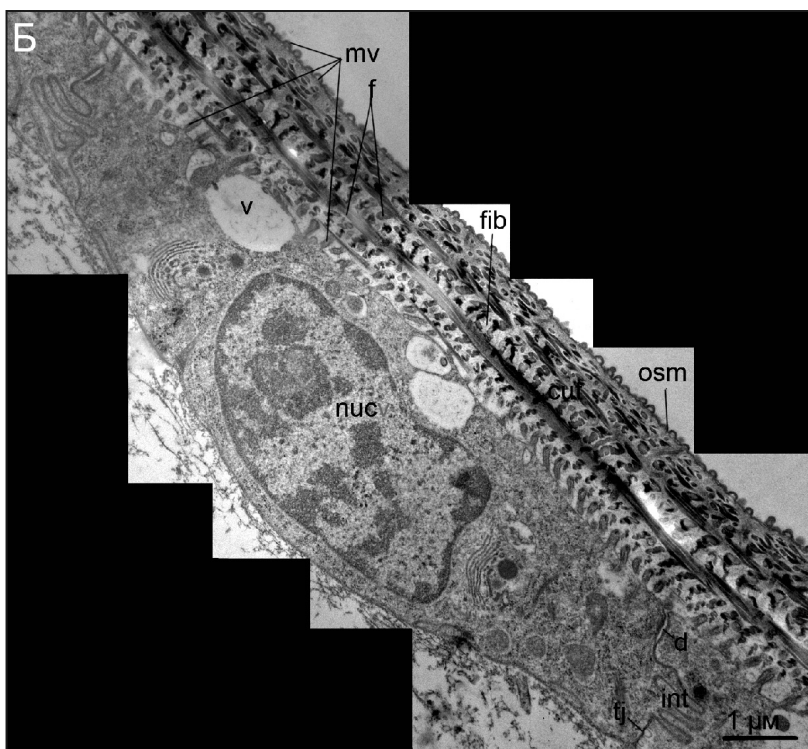
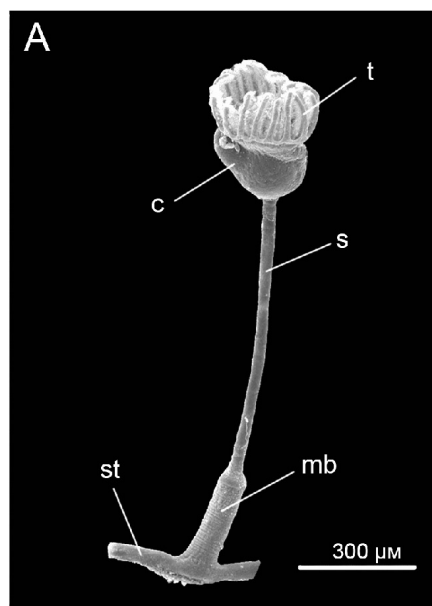
Работа проводилась на колониальном виде *Barentsia discreta* (Busk, 1886). Материал собран в заливе Восток Японского моря (Находкинский р-н Приморского края) с раковин моллюска *Modiolus difficilis*, на глубинах 3–10 м и зафиксирован в 2,5%-м растворе глутаральдегида на какодилатном буфере для исследования ультраструктур.

Результаты и обсуждение

Тело особи *B. discreta* разделено на чашечку, несущую по краю венчик ресничных щупалец, и ножку, состоящую из тонкого жесткого несократимого стебелька и расширенного мышечного основания, от которого отходит стелющийся столон (рисунк, А).

Покровы *B. discreta* на большем своем протяжении представлены уплощенным или кубическим нересничным эпидермисом, покрытым слоем микровиллярной кутикулы (рисунк, Б). В базальной час-

ти клеток лежат ядра овальной формы, цитоплазма темная, с хорошо развитым эндоплазматическим ретикулумом, заметными митохондриями и сосредоточенными в апикальной зоне вакуолями с прозрачным содержимым. Соседние клетки соединяются друг с другом при помощи интердигитаций, плотных контактов и десмосом. Апикальная поверхность клеток несет многочисленные микроворсинки, которые пронизывают всю толщину кутикулы и выступают над ее поверхностью в виде вздутий. Кутикула чашечки и мышечного основания двухслойная. Толща кутикулы образована рыхло-волокнистым слоем, в котором можно выделить несколько ярусов поперечно срезанных толстых волокон. Организация толстых волокон в рыхловолокнистом слое кутикулы *B. discreta* совпадает с организацией коллагеновых волокон кутикулы кольчатых червей [5, 6], что позволяет предположить коллагеновую природу толстых волокон *B. discreta*. Выше рыхловолокнистого слоя лежит тонкий (около 30 нм) осмиофильный слой. Микровиллярная кутикула сходного строения характерна для таких таксонов, как Mollusca и Annelida, относящихся к Lophotrochozoa [7]. В кутикуле стебелька и столона кутикула трехслойная: в ней присутствует дополнительный внутренний слой толщиной 2–2,5 мкм, представленный плотным гомогенным веществом хитиноидной природы (рисунк, В). Кутикула одиночных представителей Kamptozoa, описанная в работе Нильсена и Джесперсена [8], по строению совпадает с кутикулой, характерной для афронтальной стороны щупалец и верхней части чашечки *B. discreta*, где толстые волокна отсутствуют или образуют всего 1–2 яруса. Утолщенная многослойная кутикула *B. discreta*, возможно, является адаптацией к неподвижному образу жизни в колонии в условиях, когда чашечка относительно высоко поднята над поверхностью и подвергается большому числу воздействий, чем чашечка одиночных Loxosomatidae, и, следовательно, нуждается в лучшей защите и опоре.



- А: внешняя морфология особи *B. discreta*, SCAN: с — чашечка, mb — мышечное основание, s — стебелек, st — столон, t — щупалец.
- Б: уплощенная эпидермальная клетка на продольном срезе чашечки *B. discreta*, ТЕМ: cut — кутикула, d — десмосома, f — толстые волокна, fib — рыхловолокнистый слой кутикулы, int — интердигитации, mv — микроворсинки, nuc — ядро, osm — осмиофильный слой кутикулы, tj — плотный контакт, v — вакуоль.
- В: уплощенная эпидермальная клетка на продольном срезе стебелька *B. discreta*, ТЕМ: ch — внутренний хитиноидный слой кутикулы, fib — рыхловолокнистый слой кутикулы, nuc — ядро, osm — осмиофильный слой кутикулы, v — вакуоль.
- Г: ресничная эпидермальная клетка дна атриальной полости *B. discreta*, продольный срез чашечки, ТЕМ: cil — ресничка, mv — микроворсинки, nuc — ядро, prc — протокутикула.
- Д: чувствительная клетка аборальной стороны щупальца *B. discreta*, поперечный срез, ТЕМ: cil — ресничка, cut — кутикула, mv — микроворсинки, nuc — ядро.
- Е: секреторная клетка на поперечном срезе стебелька *B. discreta*, ТЕМ: ch — внутренний хитиноидный слой кутикулы, cut — кутикула, fib — рыхловолокнистый слой кутикулы, mt — секреторная гранула, osm — осмиофильный слой кутикулы

Покровы фронтальной стороны щупалец и дна атриальной полости, лежащей между щупальцами, отличаются от строения покровов других частей тела *B. discreta* и представлены ресничным эпителием, покрытым слоем протокутикулы — прилегающим к клеточной мембране рыхловолокнистым слоем толщиной 0,2 мкм, сквозь который проходят микроворсинки клеток (рисунок, Г). Наличие ресничных клеток, покрытых тонким слоем экстраклеточного вещества — протокутикулой, характерно в первую очередь для личиночных форм Lophotrochozoa и для половозрелых особей таких таксонов, как, например, Cyclophora или Rotifera, которые считаются неотеническими группами. Присутствие ресничного эпидермиса у взрослых особей Kamptozoa является признаком сохранения ими личиночной организации и одним из доказательств возможного неотенического происхождения этой группы.

К видоизмененным клеткам эпидермиса относятся чувствительные и секреторные клетки. Бокаловидные чувствительные клетки лежат на афронтальной стороне щупалец (рисунок, Д). Поверхность клетки не покрыта кутикулой. В клетке лежит ядро диаметром 3—4 мкм, цитоплазма плотная, с большим количеством митохондрий и развитой эндоплазматической сетью. Апикальная поверхность несет микроворсинки и пучок ресничек. В стебельке

присутствуют крупные эпидермальные клетки овальной формы, заполненные секреторными гранулами, сосредоточенными около апикальной поверхности клетки (рисунок, Е). Цитоплазма клеток светлая, с отдельными митохондриями и цистернами эндоплазматической сети. До настоящего времени считалось, что секреторные клетки нехарактерны для колониальных Kamptozoa и являются отличительной особенностью Loxosomatidae как более примитивной группы [8].

Выводы

На основании полученных результатов и проведенного сравнительного анализа можно сделать вывод, что Kamptozoa — неотеническая группа беспозвоночных животных, строение покровов представителей которой подтверждает принадлежность данного таксона к Lophotrochozoa, в пределах которого можно предположить их родство с Annelida и Mollusca.

* * *

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 12-04-31778мол_а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Nielsen C. The relationships of Entoprocta, Ectoprocta and Phoronida // Amer. Zool. 1977. Vol. 17. N 1. P. 149—150.
2. Emschermann P. Les Kamptozoaires. État actuel de nos connaissances sur leur anatomie leur développement, leur biologie et leur position phylogénétique // Soc. Zool. Fr. 1982. Vol. 107. N 2. P. 317—344.
3. Haszprunar G., Wanninger A. On the fine structure of the creeping larva of Loxosomella murmanica: additional evidence for a clade of Kamptozoa (Entoprocta) and Mollusca // Acta Zoologica. 2008. Vol. 89. P. 137—148.
4. Funch P., Kristensen R.M. Cyclophora is a new phylum with affinities to Entoprocta and Ectoprocta // Nature. 1995. Vol. 378. P. 711—714.
5. Gustavsson L.M., Erseus Ch. Cuticular ultrastructure in some marine oligochaetes (Tubificidae) // Invertebrate Biology. 2000. Vol. 119. N 2. P. 152—166.
6. Hausen H. Comparative structure of the epidermis in polychaetes (Annelida) // Hydrobiologia. 2005. Vol. 535—536. P. 25—35.
7. Руннепэ Э.Э., Фокс Р.С., Барнс Р.Д. Зоология беспозвоночных: функциональные и эволюционные аспекты. М.: Академия, 2008. 448 с.
8. Nielsen C., Jespersen E. Entoprocta // Microscopic anatomy of invertebrates. N.Y.: Chichester etc., 1997. P. 13—43.

Поступила в редакцию
17.05.11

INTEGUMENT OF KAMPTOZOAN *BARENTSIA DISCRETA* BUSK, 1886*A.O. Borisanova, V.V. Malakhov*

The integument of colonial kamptozoan *Barentsia discreta* is investigated in present work. Epidermis consists of monolayered unciliated epithelium which is covered by a microvillous cuticle composed of several layers. The floor of the atrial cavity and the frontal surface of tentacles are covered by a ciliated epithelium with a protocuticle. Sensory and secretory cells are present at the epidermis.

Key words: *Kamptozoa, Lophotrochozoa, cuticle, epidermis, integument.*

Сведения об авторах

Борисанова Анастасия Олеговна — аспирантка кафедры зоологии беспозвоночных биологического факультета МГУ. Тел.: 8-925-051-91-08; e-mail: borisanovaao@mail.ru

Малахов Владимир Васильевич — проф., чл.-корр. РАН, зав. кафедрой зоологии беспозвоночных биологического факультета МГУ. Тел.: 8-495-939-36-56; e-mail: vmalakhov@inbox.ru