

На правах рукописи



Ежова Ольга Владимировна

**Микроскопическая анатомия и ультраструктура
скелетно-рено-перикардального комплекса
Saccoglossus mereschkowskii Wagner, 1885
(Hemichordata, Enteropneusta)**

03.00.08 – зоология

Автореферат

**диссертации на соискание учёной степени
кандидата биологических наук**

Москва, 2008

Работа выполнена на кафедре зоологии беспозвоночных Биологического факультета Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова.

Научный
руководитель: доктор биологических наук,
профессор, член-корреспондент РАН
Малахов Владимир Васильевич

Официальные
оппоненты: доктор биологических наук
Алёшин Владимир Вениаминович,
НИИ физ.-хим. биологии
имени А.Н. Белозерского МГУ

доктор биологических наук,
член-корреспондент РАН
Юшин Владимир Владимирович,
Институт биологии моря
имени А.В. Жирмунского ДВО РАН

Ведущая организация: Казанский государственный университет

Защита состоится «8» декабря 2008 г. в 15 ч. 30 мин.
на заседании диссертационного совета Д 501.001.20 в
Московском государственном университете имени М.В. Ломоносова
по адресу:

119991, Москва, Ленинские горы, МГУ имени М.В. Ломоносова,
Биологический факультет.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке
Биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова.

Автореферат разослан «6» ноября 2008 г.

Учёный секретарь
диссертационного совета
кандидат биологических наук



Барсова Лариса Ивановна

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы. Кишечнодышащие (Enteropneusta) – относительно небольшая группа морских беспозвоночных, насчитывающая около 70 видов. Представители этой группы обитают во всех климатических зонах и в широком диапазоне глубин. Значение Enteropneusta в экологии морских сообществ довольно велико, так как кишечнодышащие – типичные представители инфауны мягких грунтов, а их личинки – торнарии – характерный и многочисленный компонент меропланктона многих районов Мирового океана.

Значение этой группы определяется отнюдь не только той ролью, которую кишечнодышащие играют в морских сообществах. Enteropneusta – это один из двух классов типа Hemichordata, единственного типа беспозвоночных, который близок к хордовым животным. Всесторонние исследования полухордовых важны именно с точки зрения понимания проблемы происхождения хордовых и становления их морфологической организации. Громадный интерес к полухордовым проявляют современная молекулярная филогенетика и биология развития, пытаясь выявить у Hemichordata генетические элементы, ответственные за формирование базисных структур организации хордовых. Тем не менее, наши знания по строению и ультраструктуре Enteropneusta базируются в основном на классических работах, выполненных в конце XIX и начале XX веков. На фоне большого числа работ по молекулярной биологии полухордовых и экспрессии гомеобоксных генов в развитии Hemichordata, их морфологическая организация остаётся изученной крайне недостаточно. Вот почему исследование микроскопической анатомии и ультраструктуры полухордовых и кишечнодышащих остаётся актуальной задачей зоологии.

Настоящая работа призвана внести некоторый вклад в изучение *Saccoglossus mereschkowskii* (Wagner, 1885) – единственного достоверно известного вида кишечнодышащих в фауне морей России.

Цели и задачи исследования. Цель настоящей работы – реконструкция микроскопической анатомии и ультраструктуры скелетно-рено-перикардального комплекса *S. mereschkowskii*. Были поставлены следующие задачи:

- изучить микроскопическую анатомию и ультраструктуру скелетного элемента, микроскопическую анатомию и ультраструктуру буккального дивертикула, тонкое строение дорсального сосуда, сердца и перикарда;
- реконструировать микроскопическую анатомию и ультраструктуру гломерулюса и хоботкового целомодукта;
- реконструировать организацию мышечного слоя хоботка.

Научная новизна:

- впервые дана детальная реконструкция организации скелетного элемента и буккального дивертикула, выявлено большое число новых морфологических деталей в обоих органах, разработана номенклатура морфологических признаков обеих структур;
- описано тонкое строение стенок дорсального кровеносного сосуда, сердца, перикарда и гломерулюса, а также хоботкового целомодукта;
- предложена схема модификации ультрафильтрата при его прохождении через стенки гломерулюса в хоботковый целом и целомодукт;

- на основе оригинальных исследований реконструирована организация мышечной выстилки хоботкового целома и показано, что одна и та же эпителиально-мышечная клетка входит в состав как радиальной, так и продольной мускулатуры хоботка;
- выдвинуто новое представление о скелетно-рено-перикардальном комплексе кишечнодышащих.

На защиту выносятся следующие положения: новые данные о морфологической и ультраструктурной организации скелетного элемента, буккального дивертикула, сердца, перикарда, гломерулюса, хоботкового целоמודукта и организации мышечного слоя хоботка, новые представления о скелетно-рено-перикардальном комплексе кишечнодышащих.

Апробация работы и публикации. Результаты работы доложены на Первом международном конгрессе по морфологии беспозвоночных (The First International Congress on Invertebrate Morphology) в Копенгагене в августе 2008 года, а также на заседаниях кафедры зоологии беспозвоночных Биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова. По материалам работы опубликовано две статьи в рецензируемых журналах и одни тезисы.

Структура работы. Диссертация представляет собой рукопись, состоящую из введения, трёх разделов (первый раздел – «Материал и методы», второй раздел – «Результаты», состоящий из 4 глав, третий раздел – «Обсуждение», состоящий из 7 глав), выводов и списка литературы. Объём диссертации 207 страниц, включая 80 рисунков. Список литературы содержит 89 названий, в том числе 75 на иностранных языках.

Благодарности. Автор выражает безграничную признательность научному руководителю глубокоуважаемому Владимиру Васильевичу Малахову. Также автор благодарит глубокоуважаемую Наталью Михайловну Бисерову за неоценимую помощь в подготовке научного материала и ценные советы. Особую благодарность автор выражает глубокоуважаемым Георгию Натановичу Давидовичу, Анатолию Георгиевичу Богданову и всем сотрудникам межкафедральной лаборатории электронной микроскопии МГУ имени М.В. Ломоносова. Автор глубоко признателен сотрудникам кафедры зоологии беспозвоночных Биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова, сотрудникам Беломорской биологической станции им. Н.А. Перцова, коллегам и друзьям за содействие и создание благоприятной обстановки для работы.

ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

В разделе рассмотрены основные этапы изучения кишечнодышащих, история описания и изучения *S. mereschkowskii*. Особое внимание уделено органам, входящим в скелетно-рено-перикардальный комплекс исследуемого вида.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для работы послужили взрослые особи *S. mereschkowskii*, собранные в окрестностях Беломорской биологической станции в Кандалакшском заливе Белого моря летом 2006 года. Для гистологического исследования взято 4 экземпляра *S. mereschkowskii* и изготовлена 1 серия поперечных, 2 серии сагиттальных и 1 серия фронтальных срезов. Реконструкцию скелетного элемента, буккального дивертикула и всего скелетно-рено-перикардального комплекса органов осуществляли по сериям срезов путём изготовления пластилиновых моделей.

Тонкое строение скелетно-рено-перикардального комплекса *S. mereschkowskii* исследовалось методами сканирующей (изучено 2 экземпляра *S. mereschkowskii*) и трансмиссионной (изучено 4 экземпляра *S. mereschkowskii*) электронной микроскопии.

РЕЗУЛЬТАТЫ

1. ОБЩАЯ МОРФОЛОГИЯ КИШЕЧНОДЫШАЩИХ

В главе приводится краткое описание морфологии кишечнодышащих.

2. СКЕЛЕТНЫЕ СТРУКТУРЫ

2.1. Микроскопическая анатомия

Непарный скелетный элемент (*skeleton*) – это Y-образный орган, залегающий в стебельке. В составе скелетного элемента можно выделить переднюю непарную пластинку (*lamina imparis skeletale*), направленную вдоль стебелька в хоботок, и парные задние рожки (*corni*), идущие в воротник (рис. 1).

Передняя часть *lamina imparis* представляет собой конический рострум (*rostrum*), по бокам от которого находятся симметричные подставки (*subiculi*). С одной стороны *subiculi* подстилают парные боковые впячивания эпителия хоботка, а с другой опираются на ямки буккального дивертикула. С вентральной стороны *lamina imparis* имеется центральная ямка (*fossa centralis*), ограниченная с боков окаймляющим гребнем (*crista circumflexa fossae centralis*). По бокам *lamina imparis* проходят латеральные крылья (*alae laterales*). От заднего края *fossa centralis* по средней линии вентральной поверхности скелетного элемента проходит вентральный киль (*carina ventralis*). Рожки скелетного элемента – это изогнутые симметричные отростки, сужающиеся от основания к заднему концу (рис. 1).

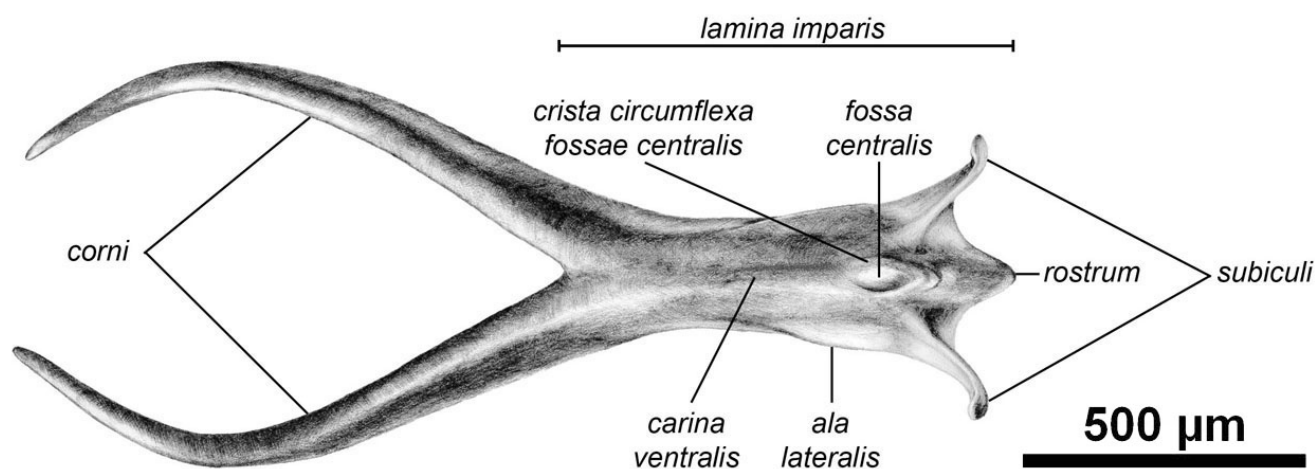


Рис. 1. Непарный скелетный элемент *S. mereschkowskii*. Вид с вентральной стороны

Буккальный дивертикул (*diverticulum buccalae*) представляет собой полый вырост пищеварительной трубки, направленный вперёд, в хоботок. В своей задней половине дивертикул лежит непосредственно на непарном скелетном элементе. Буккальный дивертикул состоит из трёх основных частей: уплощённого основания, перешейка и колпачковидной передней части (рис. 2).

Основание (*basis diverticuli buccalae*) – это область, где дорсальная стенка кишечника переходит в дорсальную и вентральную стенки буккального дивертикула. Вакуолизированный гастродермис дорсальной стенки кишечника без какой-либо отчётливой границы переходит в дорсальную стенку буккального дивертикула (*paries dorsalis diverticuli buccalae*). По дорсальной стенке проходит жёлоб, вмещающий

нервную трубку и перигемальные целомы (*canalis dorsalis diverticuli buccalae*). По бокам от дорсальной стенки лежат складки гастродермиса, окружающие рожки скелетного элемента, – латеральные крылья буккального дивертикула (*alae laterales diverticuli buccalae*). Рожки лежат в специальных желобках (*canales cornuum*). Между рожками буккальный дивертикул образует вентральный разделительный гребень (*crista divisoria mediana ventralis*).

Перешеек (*isthmus diverticuli buccalae*) состоит из осевой части (*pars axialis isthmi*) и боковых крыльев (*alae laterales isthmi*). Выпячивание вентральной стенки буккального дивертикула образует влагалище непарной пластинки скелетного элемента (*vagina laminae imparis skeletale*).

Передняя часть буккального дивертикула (*pars anterior diverticuli buccalae*) имеет колпачковидную форму. В основании хобота она расширяется, охватывая переднюю часть скелетного элемента. Рострум скелетного элемента входит в коническую полость – влагалище рострума (*vagina rostri*). Просвет дивертикула здесь разделяется на три кармана: вентральный (*saccus ventralis*) и два латеральных (*sacci laterales*). Парные *subiculi* скелетного элемента помещаются в симметричные латеро-вентральные выемки – ямки подставок (*fossae subiculi*), которые находятся на латеральных выпячиваниях *sacci laterales*. Кпереди передняя часть сужается, образуя рострум буккального дивертикула (*rostrum diverticuli buccalae*) (рис. 2).

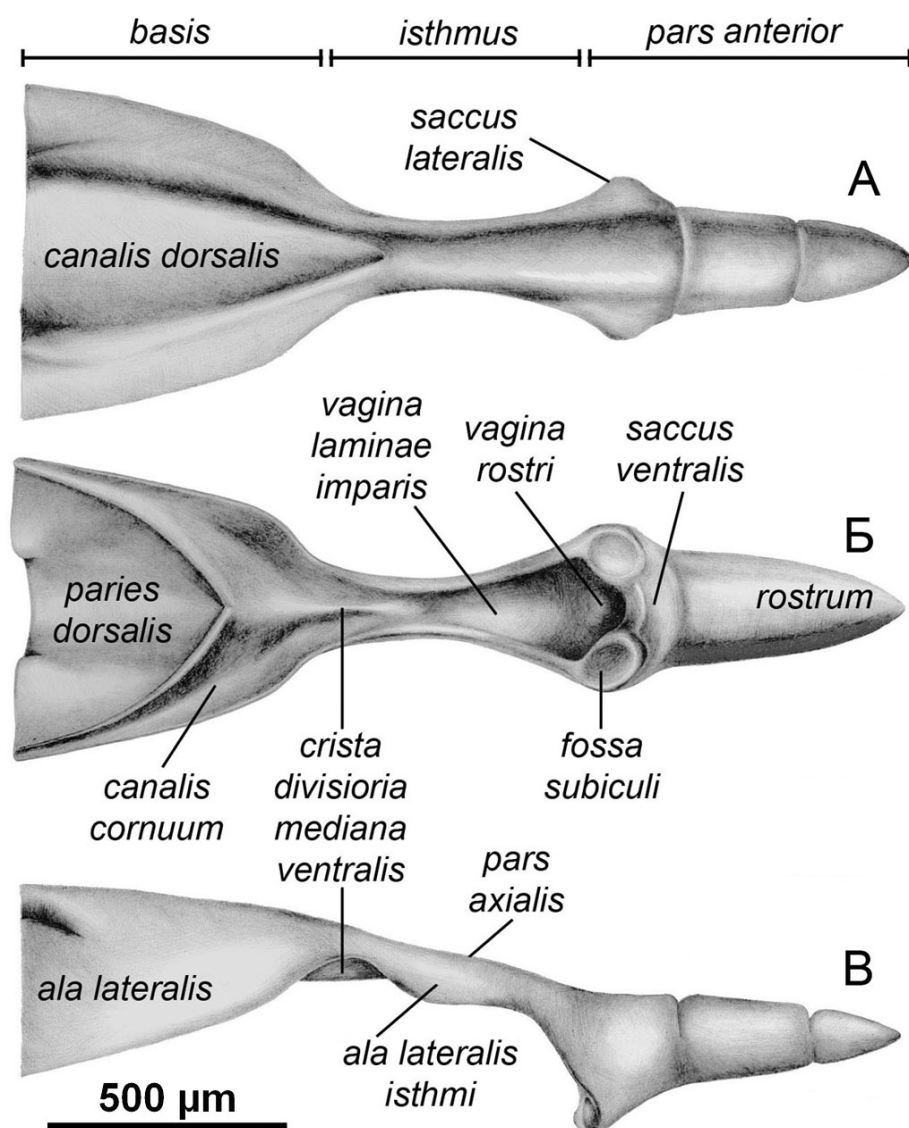


Рис. 2. Буккальный дивертикул *S. mereschkowskii*. А – вид с дорсальной стороны; Б – вид с вентральной стороны; В – вид сбоку

2.2. Ультраструктура

Непарный скелетный элемент *S. mereschkowskii* является результатом разрастания пластинки основного вещества, разделяющего два эпителия: в области рожек – энтодермальные эпителии буккального дивертикула и кишечника, а в области непарной пластинки – энтодермальный эпителий хоботка и эпидермис. На ультраструктурном уровне прослойка основного вещества, разделяющего эпителии, состоит из трёх главных слоёв: двух базальных пластинок и ретикулярного матрикса между ними, образованного коллагеновыми волокнами. Толщина базальных пластинок составляет приблизительно 70 нм. В толще ретикулярного матрикса нередко обнаруживается кровь и отростки соединительнотканых клеток.

В разросшемся слое ретикулярного матрикса, образующем скелетный элемент, коллагеновые фибриллы имеют преимущественно продольное направление. Для ретикулярного матрикса скелетного элемента характерно наличие многочисленных пустот, также ориентированных в продольном направлении. В ряде случаев в этих пустотах проходят отростки клеток. Не исключено, что эти пустоты, на самом деле, представляют собой каналы, в которых некогда помещались клеточные отростки, выделяющие вещество скелетного элемента.

Буккальный дивертикул *S. mereschkowskii* образован секреторными и эпителиально-мышечными клетками, связанными между собой с помощью апикальных опоясывающих десмосом (рис. 3).

В составе *basis diverticuli buccalae* секреторные клетки имеют многочисленные микроворсинки на апикальной поверхности и цитоплазму, почти целиком заполненную округлыми гранулами с электронно-плотным содержимым. Эпителиально-мышечные клетки *basis diverticuli buccalae* тоже несут на апикальной поверхности многочисленные, иногда ветвящиеся микроворсинки, а также каждая клетка имеет около 80 ресничек.

В эпителиально-мышечных клетках обнаружены две системы сократимых филаментов. Первая система филаментов расположена в апикальных участках цитоплазмы (рис. 4А, Б). Пучки филаментов здесь ориентированы параллельно апикальной поверхности клеток и располагаются преимущественно по периметру клетки. В составе пучков удаётся различить толстые (около 25 нм в диаметре, предположительно – миозин) и тонкие (около 7-8 нм, предположительно – актин) филаменты. Филаменты связаны с опоясывающими десмосомами. Благодаря этому сократимые филаменты одной клетки механически взаимодействуют с такими же филаментами в соседних клетках, благодаря чему апикальная поверхность кишечного эпителия образует единую сократимую систему (рис. 4Б). Вторая система таких же филаментов имеется в базальных участках эпителиально-мышечных клеток *basis diverticuli buccalae*. Эти сократимые филаменты располагаются отдельными пучками, а не сплошным слоем. Здесь встречаются пучки, проходящие как в поперечном, так и в продольном (относительно оси тела) направлениях.

Эпителий *isthmus diverticuli buccalae* и *pars anterior diverticuli buccalae* образован эпителиально-мышечными (вакуолизированными и невакуолизированными) и секреторными клетками.

Секреторные клетки располагаются в участках, не контактирующих со скелетным элементом. Цитоплазма этих клеток заполнена округлыми включениями с электронно-плотным содержимым (рис. 3, 4Г). Базальные участки секреторных клеток образуют многочисленные выпячивания, тонкие отростки, которые проходят внутри соответствующих инвагинаций тех же секреторных клеток. Эта система отростков сильно увеличивает площадь базальной поверхности секреторных клеток.

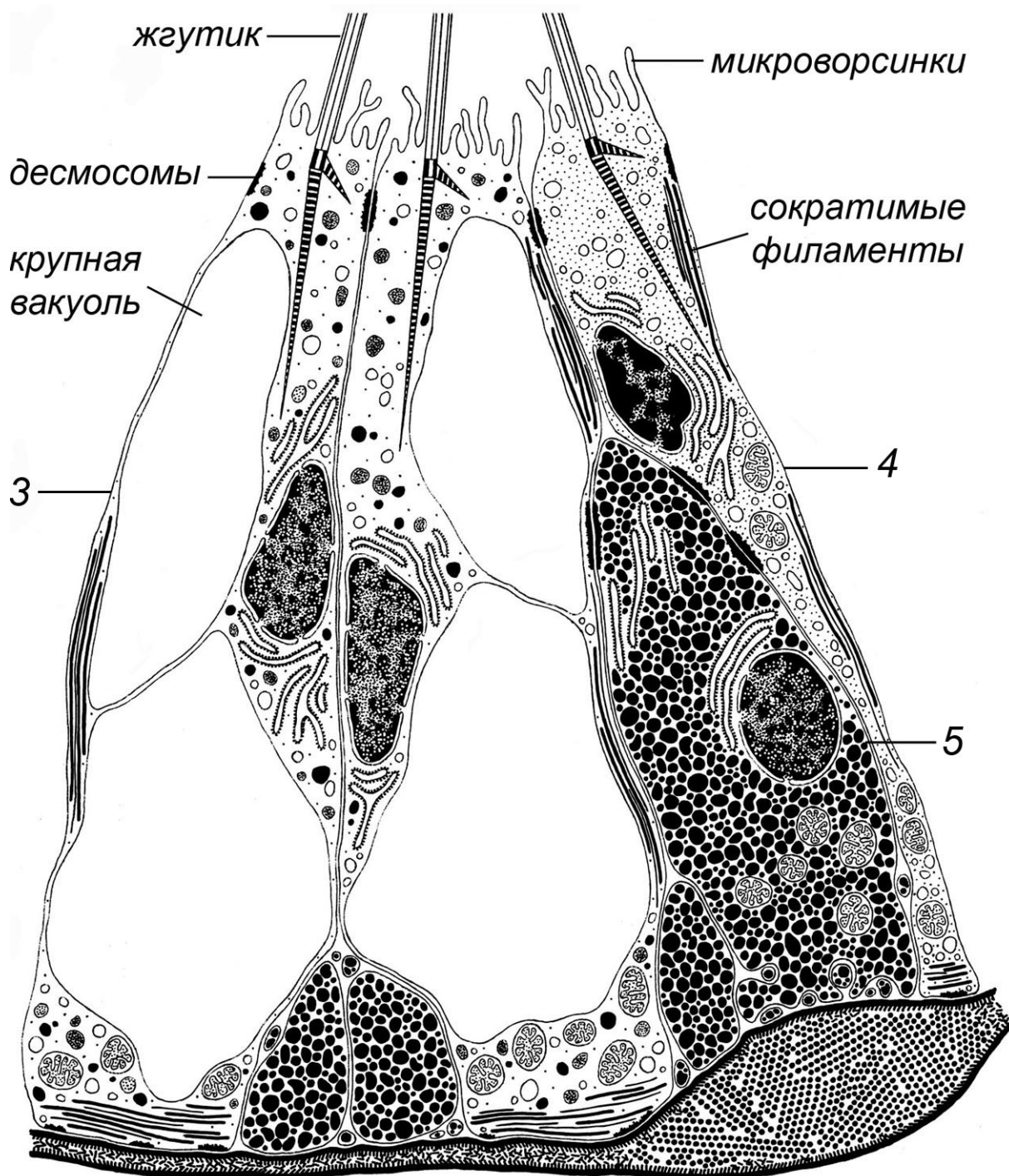


Рис. 3. Схема тонкого строения клеток *pars anterior diverticuli buccalae* у *S. mereschkowskii*. Цифровые обозначения см. на рис. 4

Вакуолизированные эпителиально-мышечные клетки *pars anterior diverticuli buccalae* содержат крупные, электронно-светлые вакуоли, которые на поперечных срезах могут занимать до 90% площади клетки (рис. 3, 4В). Ядра вакуолизированных клеток деформированы крупными вакуолями и часто имеют необычную – сплюснутую или полумесяцеобразную – форму.

Невакуолизированные эпителиально-мышечные клетки *pars anterior diverticuli buccalae* гораздо уже вакуолизированных и характеризуются более плотной цитоплазмой (рис. 3, 4В, Г). Ядра этих клеток несколько вытянуты в апикально-базальном направлении.

В базальных участках всех эпителиально-мышечных клеток *pars anterior diverticuli buccalae* обнаруживаются мышечные филаменты (тонкие, предположительно актиновые, и толстые, предположительно миозиновые) (рис. 4В, Г). В клетках, не контактирующих со скелетным элементом, эти филаменты ориентированы и в кольцевом, и в апикально-базальном направлениях. В клетках, примыкающих к скелетному элементу, пучки филаментов проходят только в апикально-базальном направлении. Апикальные участки эпителиально-мышечных клеток несут микроворсинки, нередко ветвящиеся, высотой около 2 μm , то есть более высокие, чем в *basis diverticuli buccalae*. Каждая клетка снабжена единственным жгутиком.

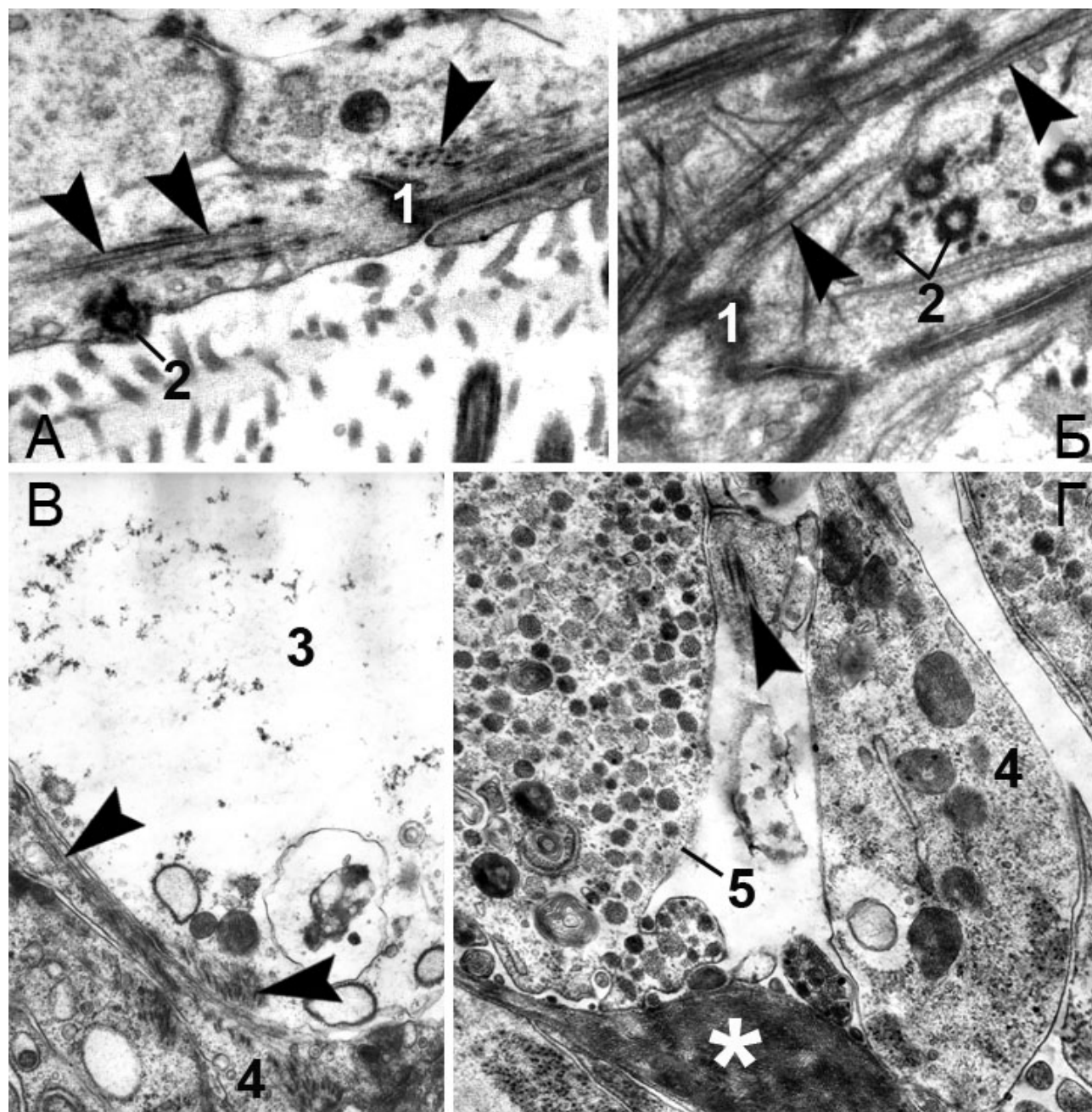


Рис. 4. Ультраструктура клеток *basis diverticuli buccalae* (А, Б) и *pars anterior diverticuli buccalae* (В, Г) *S. mereschkowskii*. ТЕМ. А, Б – $\times 30\,000$; В, Г – $\times 10\,000$

1 – десмосомы; 2 – базальные тельца ресничек; 3 – вакуолизирующая клетка; 4 – невакуолизирующая клетка; 5 – секреторная клетка. Стрелками указаны сократимые филаменты. Звёздочкой указан кровеносный капилляр

3. КРОВЕНОСНЫЕ СТРУКТУРЫ

3.1. Микроскопическая анатомия

Дорсальный кровеносный сосуд *S. mereschkowskii* (*vena dorsalis*) проходит в дорсальном мезентерии, между базальными пластинками целотелиев левого и правого перигемальных целомов. В стебельке мезентерий между перигемальными целомами исчезает, их полости объединяются вентральнее дорсального сосуда.

Центральный венозный синус (*sinus venosus centralis*) представляет собой резкое расширение дорсального сосуда в основании хоботка. Он имеет форму куба или параллелепипеда, поэтому и на продольных, и на поперечных срезах просвет центрального венозного синуса выглядит как прямоугольник (рис. 5). От центрального венозного синуса к сердцу кровь движется между базальной пластинкой дорсального эпителия буккального дивертикула и базальной пластинкой целотелия перикардиального целома.

Сердце (*cor*) имеет грушевидную форму (рис. 5). Вентрально сердце прилежит к дорсальной стороне *pars anterior diverticuli buccalae*. Дорсальная и боковые стенки сердца образованы базальными пластинками целотелия перикарда. Из сердца кровь растекается по многочисленным сосудам кровеносной сети гломерулюса.

Перикардиальный целом (*pericardium*) представляет собой замкнутую полость, которая залегает в проксимальной части хоботка (рис. 5), дорсально по отношению к *pars anterior diverticuli buccalae*. Кпереди перикардиальный целом уплощается и разделяется на многочисленные отростки между кровеносными сосудами гломерулюса.

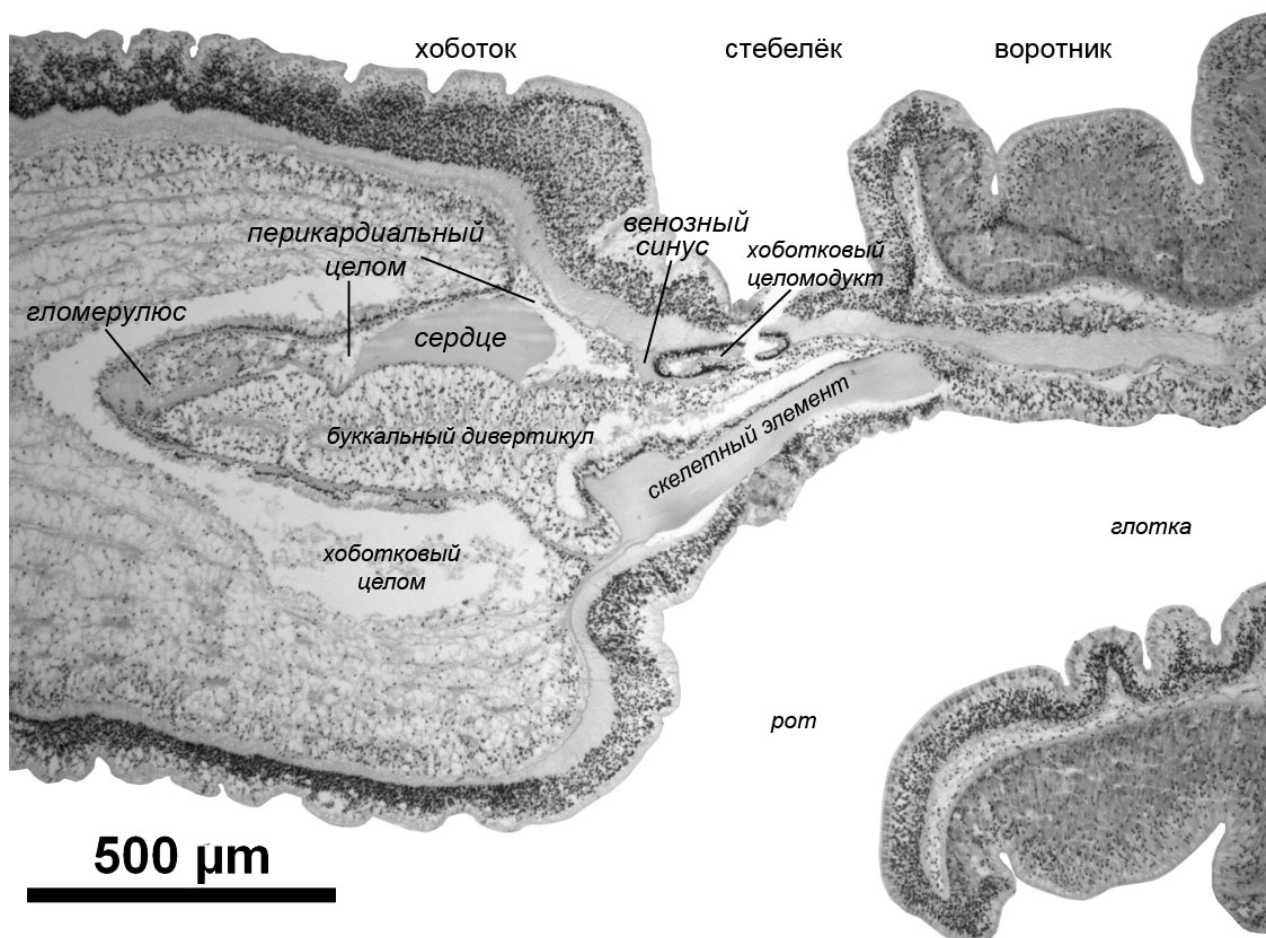


Рис. 5. Сagitтальный срез через проксимальную часть хоботка, стебельк и переднюю половину воротника *S. mereschkowskii*. (Окраска – гематоксилин Караччи)

Латеральные кровеносные сосуды (*arterii laterales glomeruli*) скелетно-рено-перикардального комплекса органов *S. mereschkowskii* представляют собой пару выносящих артерий, в которые кровь собирается из сосудов гломерулула. Латеральные сосуды несут артериальную кровь назад и вниз, с тем, чтобы впоследствии, соединившись, образовать вентральный кровеносный сосуд.

3.2. Ультраструктура

Как у многих беспозвоночных животных, кровеносная система *S. mereschkowskii* представляет собой систему лакунарных пространств в составе основного вещества, легко различимых благодаря наличию в крови растворённого гемоглобина. Крупные молекулы гемоглобина имеют шестиугольную форму, и их расположение напоминает пчелиные соты. Диаметр молекулы гемоглобина составляет около 25 нм.

Мелкие кровеносные сосуды могут лежать в самой толще ретикулярного слоя, так что общая толщина пластинки основного вещества практически не меняется. Кровеносные капилляры различного диаметра могут прилегать к ретикулярному слою только с одной стороны, залегая между базальной пластинкой эпителия и ретикулярным слоем. Более крупные сосуды вытесняют ретикулярный слой, и базальные пластинки эпителиев образуют выпячивания с двух сторон, так что диаметр наиболее крупных сосудов (дорсального, латеральных) может достигать 50 и более мкм.

В большинстве случаев гемоглобин отграничен от базальной пластинки тонким слоем волокнистого материала, но иногда (как, например, в сердце, в латеральных сосудах) он непосредственно контактирует с базальной пластинкой (рис. 6Б, В).

Внутри кровеносных сосудов встречаются соединительнотканые клетки – амёбоциты (рис. 6Б). Клеточные элементы кровеносной системы можно разделить на два типа. К первому типу относятся амёбоциты с тёмной цитоплазмой, содержащей митохондрии, цистерны ЭПР, включения с электронно-плотным содержимым или заполненные гранулами средней электронной плотности, миелиновые тельца и разные по диаметру пузырьки. Второй тип амёбоцитов представлен клетками с очень светлой цитоплазмой, почти не содержащей органелл. Интересно, что амёбоциты иногда образуют конгломераты, в состав которых на одном срезе попадают две-три клетки. В некоторых случаях между клетками в составе конгломерата имеются контакты, напоминающие десмосомы (рис. 6Б).

Дорсальный кровеносный сосуд нечётко отграничен от ретикулярного матрикса дорсального мезентерия и содержит многочисленные амёбоциты. В отдельных случаях между соседними амёбоцитами видны специализированные контакты, напоминающие десмосомы.

Наружную стенку дорсального сосуда образуют эпителиально-мышечные моноцилиарные клетки целотелия перигемальных целомов. Цитоплазма этих клеток дифференцирована на базальную сократимую и апикальную цитоплазматическую части. В цитоплазматической части находится ядро, митохондрии, элементы гладкого и шероховатого ЭПР. Сократимая часть занимает приблизительно 20-30 % от площади клетки на поперечном срезе и располагается в самом базальном участке клетки, непосредственно прилегающем к базальной пластинке. Здесь проходит единственное мышечное волокно, диаметром 1,6 мкм, образованное толстыми и тонкими филаментами. На поперечных срезах оно располагается под косым углом к оси тела. Отсутствие на срезах поперечных или косо ориентированных Z-полосок позволяет отнести мышечные волокна к гладкой мускулатуре. Десмосомы, связывающие между собой эпителиально-мышечные клетки, располагаются не апикально, а на уровне сократимых частей клеток.

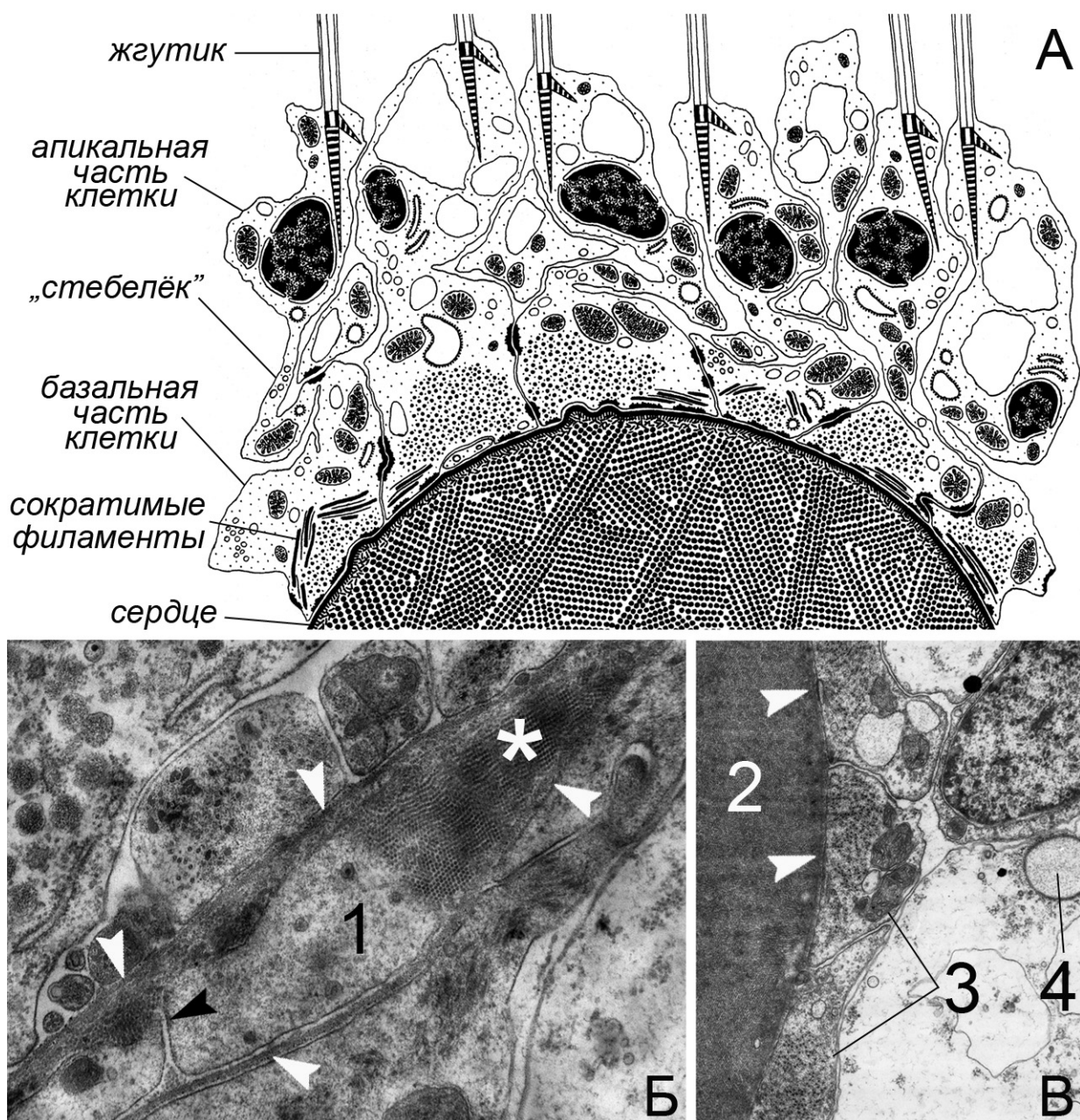


Рис. 6. Схема тонкого строения клеток сердца (А) и ультраструктура кровеносного сосуда (Б) и стенки сердца (В) *S. mereschkowskii*. Б, В – TEM; $\times 10\,000$

1 – амёбоцит в кровеносном капилляре; 2 – сердце; 3 – эпителиально-мышечные клетки целотелия перикарда, образующие стенку сердца; 4 – цистерна шероховатого ЭПР с рыхлым содержимым. Белыми стрелками указаны базальные пластинки. Чёрной стрелкой указан контакт между амёбоцитами. Звёздочкой указан кровеносный капилляр

Сердце окружено базальной пластинкой толщиной 200-250 нм. Базальная пластинка имеет слоистую структуру. В отличие от дорсального сосуда, к базальной пластинке сердца изнутри не примыкают амёбоциты (рис. 6В), и таким образом сердце лишено даже того подобия эндотелиальной выстилки, которое имеется в дорсальном и латеральных (см. ниже) сосудах. Вся полость сердца заполнена молекулами гемоглобина, среди которых очень редко попадаются тончайшие отростки амёбоцитов.

Перикардиальный целом имеет целотелий двух типов: тот, что составляет стенку сердца (рис. 6А, В), и тот, что выстилает стенку самого перикардиального целома.

На поперечных срезах моноцилиарные эпителиально-мышечные клетки стенки сердца вытянуты в апикально-базальном направлении и имеют гантелеобразную форму: расширенные базальная и апикальная части связаны между собой узким «стебельком» (рис. 6А). Волокна сократимых филаментов располагаются в базальной части клетки, в кольцевом и продольном направлении. Причём в одной и той же клетке имеются и кольцевые, и продольные волокна (рис. 6А, В). Мышечные волокна стенки сердца могут быть отнесены к гладкой мускулатуре. Десмосомы между соседними клетками располагаются на уровне сократимой части клетки. Цитоплазматическая часть клетки заполнена крупными вакуолями, а ядро, митохондрии и цистерны гладкого и шероховатого ЭПР располагаются между базальной сократимой и апикальной вакуолизированной частями клетки. Раздутые вакуолизированные апикальные участки целомических клеток занимают практически весь объём перикардиального целома.

Дорсальная и боковые стенки перикарда тоже образованы моноцилиарными эпителиально-мышечными клетками. Это уплощённые клетки, высота которых на поперечных срезах составляет 0,3-5 мкм. Кольцевые и продольные мышечные волокна никогда не встречаются в одной клетке. Ультраструктура этих клеток близка к таковой клеток стенки сердца, за исключением полного отсутствия больших прозрачных вакуолей.

Особенностью всех клеток целомической выстилки перикарда является наличие в них крупных цистерн шероховатого ЭПР с рыхлым содержимым (рис. 6В). Возможно, это содержимое выделяется в полость перикарда.

Латеральные кровеносные сосуды формируются за счёт расхождения базальных пластинок эпителиев буккального дивертикула и хоботкового целома. Слой основного вещества здесь просто расходится так, что соединительнотканная стенка сосуда состоит не только из собственно базальной пластинки толщиной 60-70 нм, но ещё из слоя ретикулярного вещества толщиной около 200 нм. Такое строение соединительнотканной стенки характерно только для «угловых» частей латерального сосуда. Боковая часть сосуда, обращённая к хоботковому целому, – тонкая и состоит только из базальной пластинки. В крови *arterii laterales* встречаются отростки клеток, расположенные преимущественно у стенок сосуда. Они характеризуются светлой цитоплазмой, содержащей большое количество мелких пузырьков, что говорит в пользу того, что в этих клетках свойственна экзо- или эндоцитозная активность.

Клетки хоботкового целома, образующие стенки *arterii laterales*, представляют собой эпителиально-мышечные моноцилиарные клетки, содержащие в уплощённых базальных частях клеток кольцевые или продольные мышечные волокна. Между собой клетки связаны в базальных участках при помощи десмосом.

4. РЕНАЛЬНЫЕ (ВЫДЕЛИТЕЛЬНЫЕ) СТРУКТУРЫ

4.1. Микроскопическая анатомия

Гломерулюс (*glomerulus*) – основной орган выделительной системы *S. mereschkowskii*, образованный взаимными интердигитациями хоботкового и перикардиального целома. В состав гломерулюса входят целотелий перикарда, целотелий хоботкового целома и кровеносные сосуды, залегающие в толще соединительнотканной пластинки, разделяющей два упомянутых эпителия. Кроме того, к гломерулюсу следует отнести и кровеносную сеть, залегающую на поверхности *rostrum diverticuli buccalae*.

Гломерулюс охватывает рострум буккального дивертикула со всех сторон. На боковых сторонах сеть гломерулюса образует латеральные валики (*scutuli laterales glomeruli*), высотой 200 мкм, отчётливо выраженные на поперечных срезах. На дорсальной и вентральной сторонах гломерулюс простирается только до середины рострума буккального дивертикула, образуя соответственно дорсальную (*paries dorsalis glomeruli*) и вентральную (*paries ventralis glomeruli*) стенки, толщина которых не превышает 65 мкм.

В области валиков гломерулюс можно разделить на два яруса: внутренний, образованный сосудами, вдающимися в перикардиальный целом, и наружный, образованный сосудами, вдающимися в полость хоботкового целома (рис. 7).

Большую часть кровеносной сети гломерулюса составляют капилляры, диаметр которых лишь незначительно превышает толщину слоя основного вещества между эпителиями. Однако встречаются и крупные сосуды, диаметром до 50 мкм, расположенные, как правило, в вентральной части гломерулюса – *arterii ventrales glomeruli*.

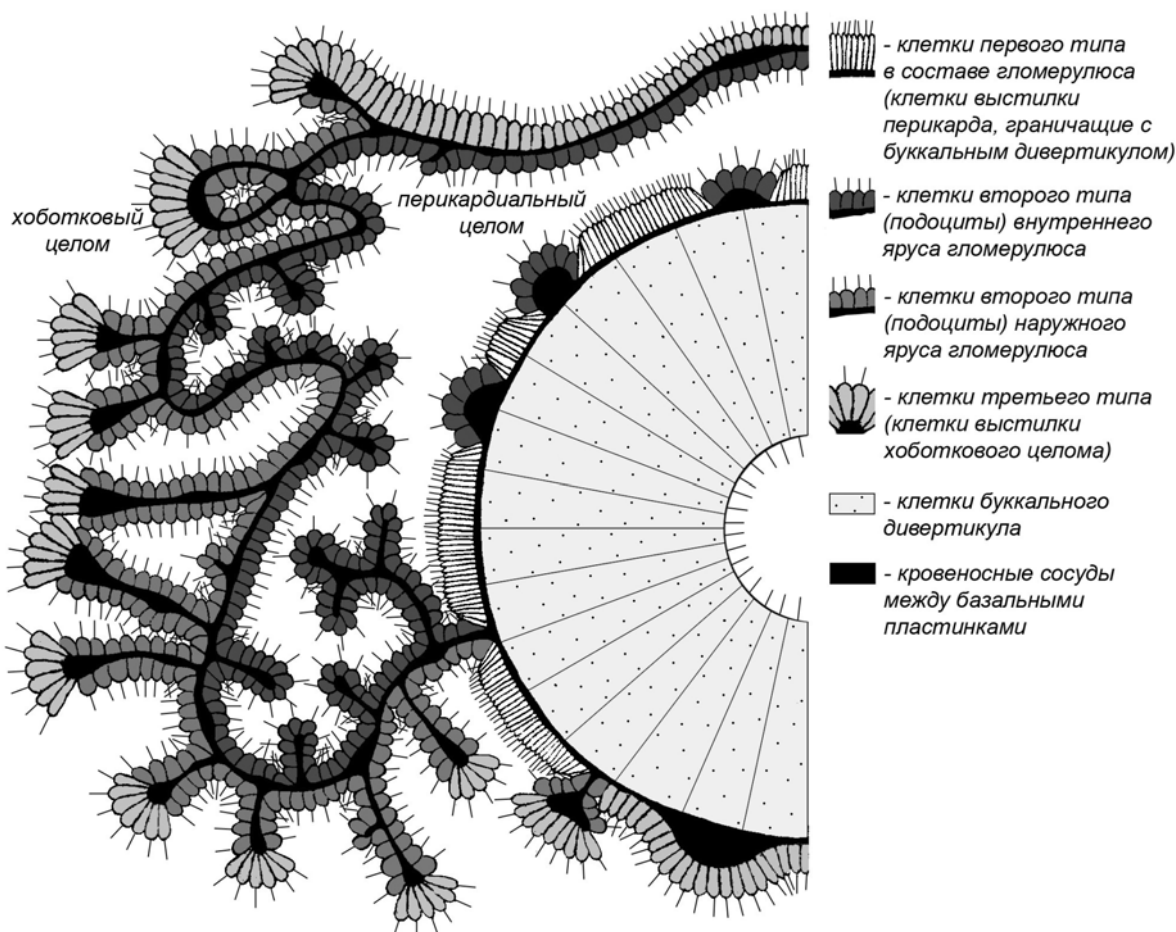


Рис. 7. Схема двухъярусного строения гломерулюса *S. mereschkowskii*

Хоботковый целом представляет собой полость, включающую всё внутреннее пространство хоботка *S. mereschkowskii*. В проксимальной части хоботковый целом разделён вентральным мезентерием. Дистальнее эта перегородка исчезает, и правый и левый хоботковые целома объединяются и с брюшной стороны.

Целомическая выстилка наружной стенки хоботкового целома образует мускулатуру (рис. 8). Центральная часть хоботкового целома свободна от мышц и образует полость, окружающую скелетно-рено-перикардиальный комплекс со всех сторон.

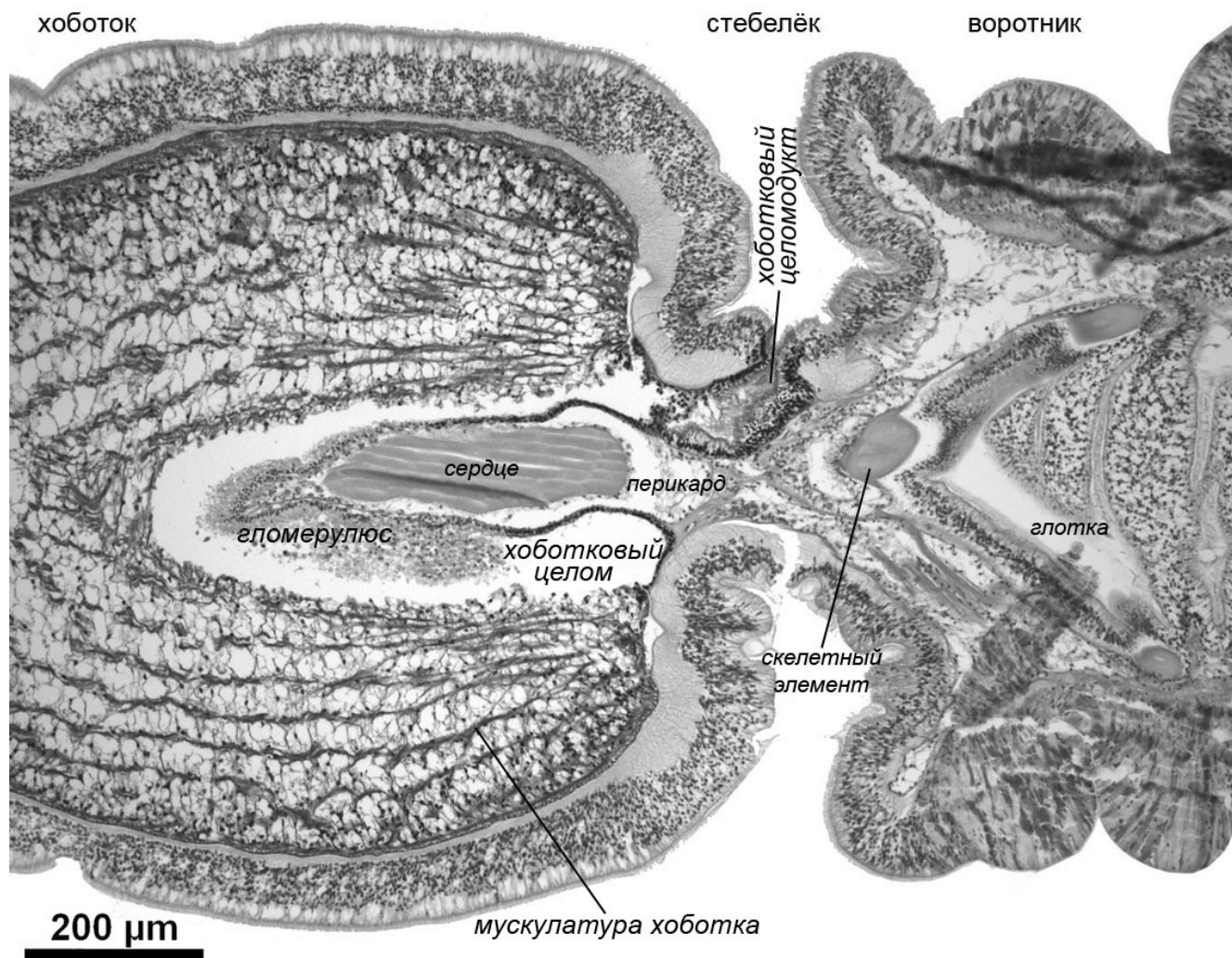


Рис. 8. Фронтальный срез через проксимальную часть хоботка, стебелёк и переднюю половину воротника *S. mereschkowskii*. (Окраска – гематоксилин Караччи)

В фиксированном состоянии толщина слоя хоботковой мускулатуры составляет от 250 μm (в проксимальной части хоботка) до 650 μm (в дистальной части хоботка). Диаметр полости хоботкового целома, наоборот, уменьшается от 300 до 150 μm .

На поперечных срезах мускулатура хоботка образует картину, сходную с годовичными кольцами на спиле дерева (рис. 9А, В). Мышечная ткань образует систему из 6-7 концентрических колец, между которыми идут радиальные тяжи. Тем не менее, было бы неправильно представлять себе мускулатуру хоботка как состоящую из кольцевых и радиальных мышц. В хоботке вообще нет концентрических слоёв кольцевой мускулатуры (если не считать тонкого субэпидермального слоя кольцевых мышц в основании хоботка). Мускулатура хоботка образована эпителиально-мышечными клетками целомической выстилки, в которых сократимое волокно тянется в апикально-базальном направлении. Эпителиально-мышечные клетки поднимаются от базальной пластинки и затем изгибаются так, что часть клетки ориентирована в радиальном направлении, а часть – в продольном. Продольные участки эпителиально-мышечных клеток образуют концентрические слои продольной (а не кольцевой!) мускулатуры. Радиальные участки клеток формируют сеть радиальных волокон. Таким образом, одна и та же клетка входит в состав как радиальной, так и продольной мускулатуры (рис. 9Б, Г).

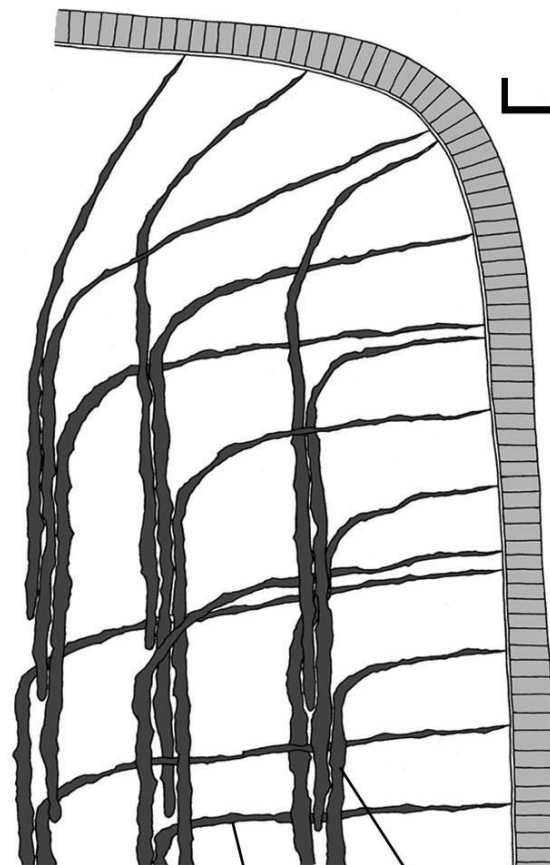
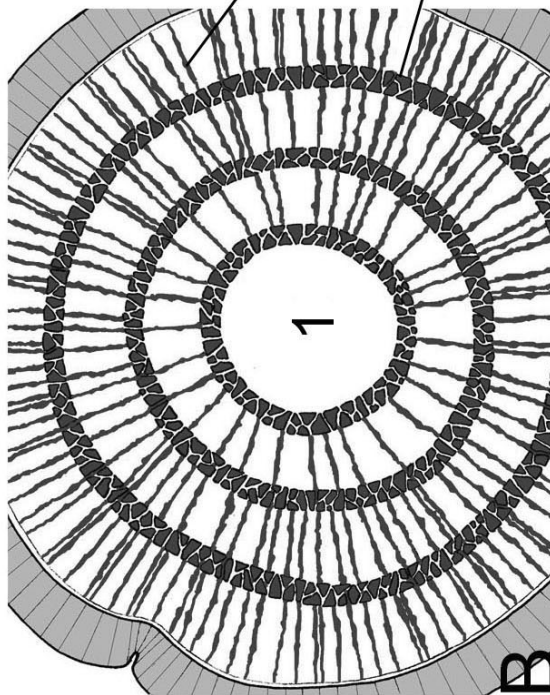
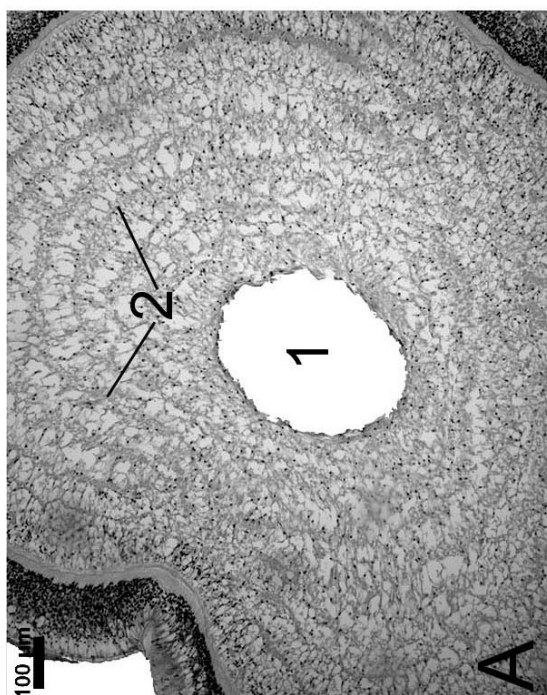


Рис. 9. Строение мускулатуры хоботка *S. tereschkowskii*. А – поперечный срез (Окраска – гематоксилин Караччи); Б – внешний вид клеток мускулатуры (SEM; $\times 430$); В – схема поперечного среза через мускулатуру хоботка; Г – схема продольного среза через мускулатуру хоботка
1 – центральная полость хоботкового целома; 2 – продольные отрезки эпителиально-мышечных клеток, образующие concentрические слои; 3 – радиальные отрезки эпителиально-мышечных клеток. Чёрным цветом выделены отдельные эпителиально-мышечные клетки

Хоботковый целомодукт – канал, с помощью которого хоботковый целом сообщается с внешней средой (рис. 8). У *S. mereschkowskii* имеется единственный – левый целомодукт. Он представляет собой короткую, незначительно изогнутую в боковом направлении и сплюсненную в дорсо-вентральном направлении трубочку. Переднее отверстие хоботкового целомодукта, диаметр которого составляет 50 мкм, открывается в самой проксимальной части хоботкового целома, слева от перикардиального целома, в «углу» между перикардом и эпидермисом хоботка. Заднее отверстие, диаметром от 15 до 50 мкм, ведущее во внешнюю среду, открывается слева на дорсальной стороне стебелька. Диаметр протока целомодукта может сильно изменяться и в среднем составляет 70 мкм.

4.2. Ультраструктура

Гломерулюс образован двумя слоями специализированного целомического эпителия, клетки которого могут быть разделены на три типа.

К первому типу относятся клетки перикардиального и хоботкового целома, граничащие с энтодермальным эпителием буккального дивертикула (рис. 7, 10В). Это моноцилиарные эпителиально-мышечные клетки столбчатой формы. Цитоплазма клеток чётко подразделяется на базальную сократимую часть и апикальную часть, содержащую ядро и органеллы. В сократимой части клетки лежит единственное мышечное волокно, диаметр которого в среднем составляет 1 мкм. Мышечное волокно располагается продольно относительно оси тела животного. Ядро и большая часть органелл расположены в апикальной области цитоплазмы. Ядра сильно вытянутые в апикально-базальном направлении, что объясняется формой клеток. Поскольку базальная пластинка, подстилающая описываемые клетки, сильно складчатая, то и цитоплазматическая мембрана клеток в базальной области складчатая. Между собой клетки связаны при помощи десмосом, располагающихся в два яруса: в базальной и в средней частях клетки.

Второй тип клеток гломерулюса составляют клетки-подоциты, которые входят в состав как целотелия перикарда, так и целомического эпителия хоботкового целома (рис. 7). По своему строению подоциты представляют собой специализированные эпителиально-мышечные моноцилиарные клетки.

Центральную часть клетки занимает крупное, округлое ядро, диаметром около 2,7 мкм. В базальной части клетки сосредоточены митохондрии. В краевых областях цитоплазмы, по всей высоте клетки, встречаются округлые включения с электронно-плотным содержимым, такого же диаметра, как митохондрии. В базальных частях подоцитов обнаруживаются филаменты, напоминающие мышечные, расположенные продольно или под углом относительно оси тела. Между собой подоциты связаны десмосомами, а с базальной пластинкой – гемидесмосомами. Базальная часть подоцита образует многочисленные ветвящиеся отростки, диаметром 50-350 нм и длиной до 2 мкм (рис. 10А, Б). Отростки образуют между собой интердигитации и переплетаются друг с другом. Расстояние между цитоплазматическими мембранами соседних отростков составляет всего 20-40 нм. Толщина базальной пластинки, подстилающей подоциты и отграничивающей их от крови, меньше, чем в других участках кровеносной системы и составляет 30 нм. Подоциты окружают не только капилляры гломерулюса, но и его крупные сосуды.

Третий тип клеток гломерулюса представляют клетки хоботкового целома, расположенные на вершине выростов гломерулюса, обращённых в сторону хоботкового целома (рис. 7, 10Г). Это моноцилиарные эпителиально-мышечные клетки. Единственный жгутик поднимается со дна глубокого углубления на поверхности клетки. Поэтому на срезах жгутик нередко располагается внутри кольцевой полости, со всех сторон

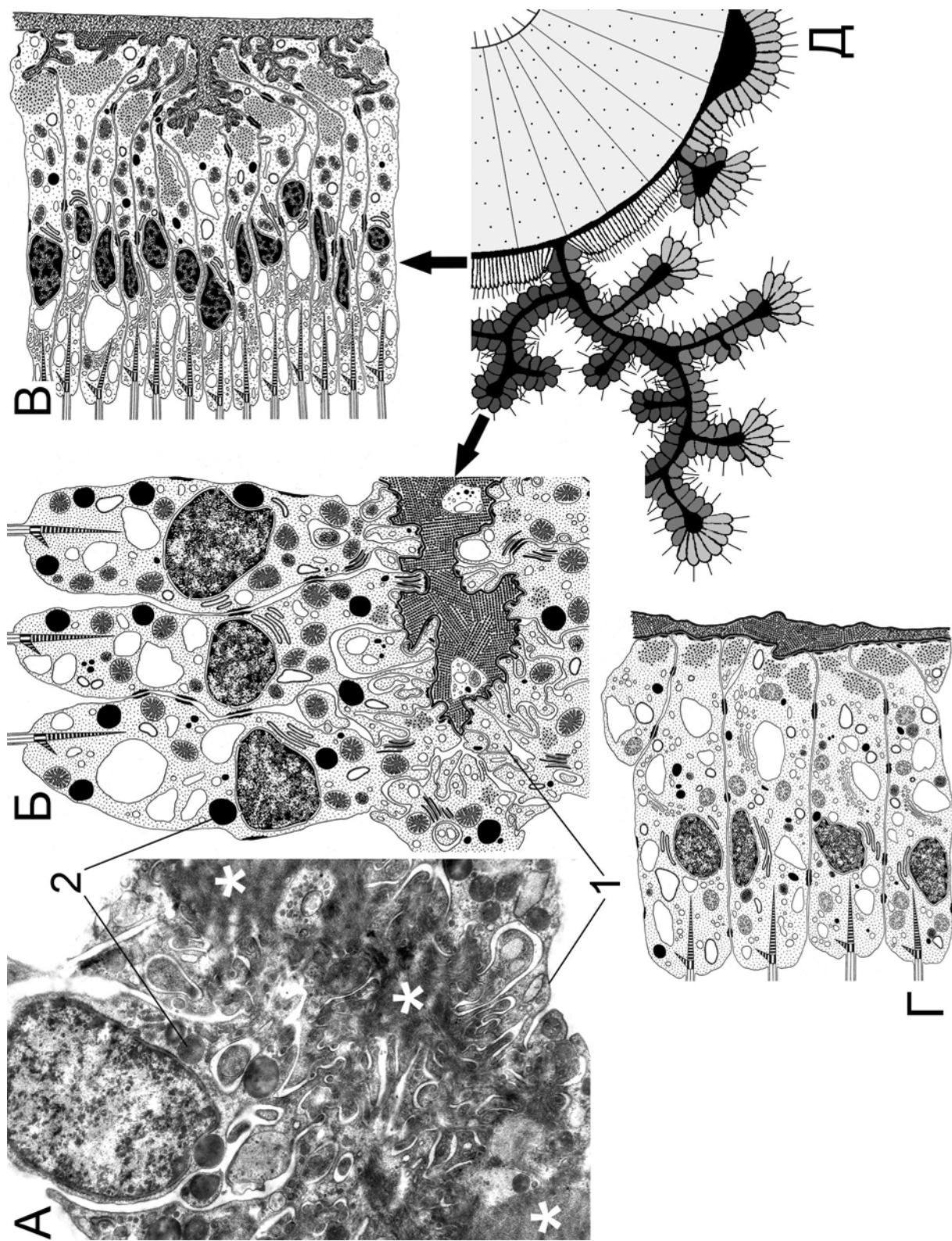


Рис. 10. Схема тонкого строения гломерулы *S. mereshkowskii*. А – подоциты на кровеносном сосуде (ТЕМ; $\times 10\,000$); Б – подоциты (клетки второго типа); В – клетки первого типа; Г – клетки третьего типа; Д – фрагмент рис. 7
1 – базальные отростки подоцитов; 2 – включения с электронно-плотным содержанием. Астерисками указан кровеносный сосуд.

окружённый цитоплазмой. В базальных частях клеток обнаруживаются пучки толстых и тонких сократимых филаментов, ориентированных продольно по отношению к оси тела животного. Между собой клетки контактируют посредством десмосом по всей высоте клетки.

В кровеносных сосудах гломерулы встречаются амёбоциты и их небольшие конгломераты (рис. 10А, Б). Между ними нами были обнаружены контакты, напоминающие десмосомы, а также места прикрепления к базальной пластинке сосуда, напоминающие гемидесмосомы. Причём наличие таких амёбоцитов и их конгломератов не зависит от размера сосуда и может иметь место даже в совсем мелких капиллярах.

Между базальными частями клеток хоботкового целома встречаются кровеносные лакуны. Они располагаются прямо в толще эпителия и не ограничены базальной пластинкой.

Хоботковый целом снаружи граничит с эпидермисом хоботка, а изнутри – с энтодермальным эпителием буккального дивертикула и мезодермальным эпителием перикарда. Клетки мезотелия, выстилающего внутреннюю стенку хоботкового целома, описаны выше (рис. 10Г).

Клетки, выстилающие наружную стенку хоботкового целома, образуют мощную мускулатуру хоботка. Это очень вытянутые клетки, внутри которых проходит мощное мышечное волокно с типичной для гладкой мускулатуры ультраструктурой. Ядра сильно вытянутые по оси клетки. Во многих клетках имеются крупные, 5 и более μm вакуоли. Контакт между клетками осуществляется при помощи десмосом, расположенных на разных уровнях. Единственный жгутик поднимается со дна глубокой ямки и на срезах нередко окружён кольцевым ободком цитоплазмы. Учитывая, что эпителиально-мышечные клетки входят в состав различных концентрических слоёв продольной мускулатуры, не удивительно, что жгутики обнаруживаются не только внутри центральной полости хоботка, но и в целомических пространствах между клетками в толще мускулатуры.

Хоботковый целомодукт выстлан одним слоем эпителиально-мышечных мультицилиарных клеток. Апикальные части клеток несут многочисленные, нередко разветвлённые микроворсинки, диаметром 70 нм и высотой более 1 μm . Ядра и многочисленные митохондрии располагаются в базальной части клетки. В цитоплазме находятся цистерны гладкого и шероховатого ЭПР, липидные капли и включения, подобные заполняющим цитоплазму подоцитов. В базальной части клеток имеются сократимые

филаменты, ориентированные в апиально-базальном и в кольцевом направлении. Между собой клетки связаны посредством десмосом, находящихся в апиальной части. Толщина базальной пластинки составляет 30 нм.

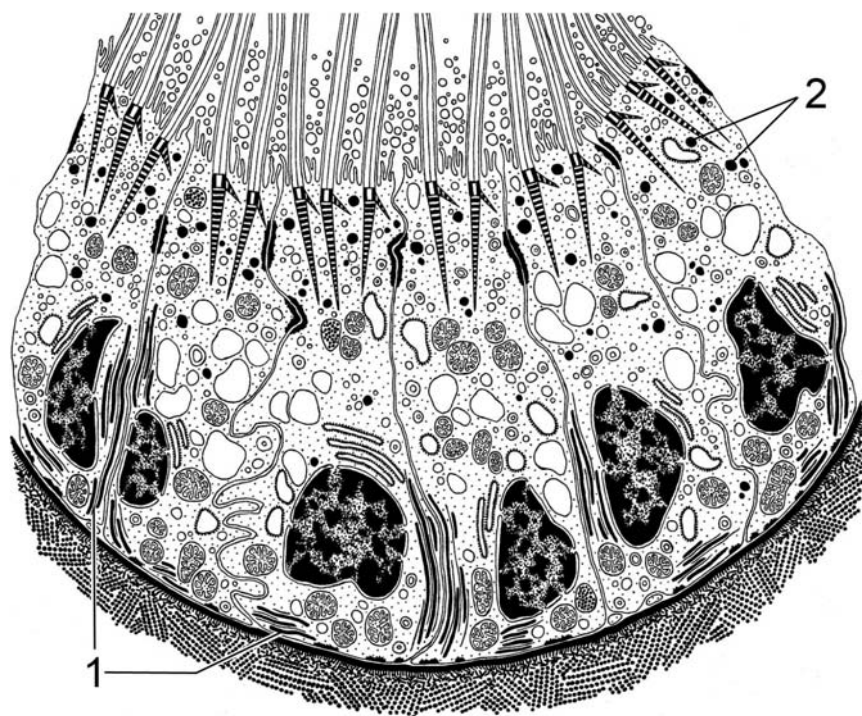


Рис. 11. Схема тонкого строения клеток хоботкового целомодукта *S. mereschkowskii*. 1 – сократимые филаменты; 2 – электронно-плотные включения

ОБСУЖДЕНИЕ

1. Непарный скелетный элемент

Скелетный элемент всех Enteropneusta устроен по общему плану (рис. 12): он состоит из передней непарной пластинки и парных задних рожек. Форма непарной пластинки скелетного элемента сильно различается у представителей разных родов Enteropneusta. Так, у *Balanoglossus aurantiacus* (Ptychoderidae) непарная пластинка имеет прямоугольную форму [Van der Horst, 1939]. У *Schizocardium peruvianum* (Spengelidae) непарная пластинка сужается к переднему концу – к основанию подставок [Spengel, 1893]. У *S. caraibicus* (Harrimaniidae) непарная пластинка имеет вид стержня, расширенного на заднем конце [Van der Horst, 1939]. У *S. kowalevskii* непарная пластинка имеет форму треугольника, расширяющегося кпереди [Spengel, 1893]. Непарная пластинка изученного нами *S. mereschkowskii* имеет форму стержня, расширенного к переднему концу.

В большинстве случаев рожки – это изогнутые отростки, сужающиеся к заднему концу. Только у *B. aurantiacus* рожки, наоборот, расширяются к заднему концу и расходятся друг от друга под тупым углом. У *Sch. peruvianum* рожки прямые и расходятся под острым углом. Скелетный элемент трёх изученных видов семейства Harrimaniidae (*S. caraibicus*, *S. kowalevskii* и *S. mereschkowskii*) имеет очевидные общие черты: рожки лировидно изогнуты и по размерам длиннее (во всяком случае, – не короче) непарной пластинки. Виды родов *Xenopleura* (Harrimaniida), *Balanoglossus*, *Ptychodera* и *Glossobalanus* (Ptychoderidae) характеризуются короткими рожками скелетного элемента.

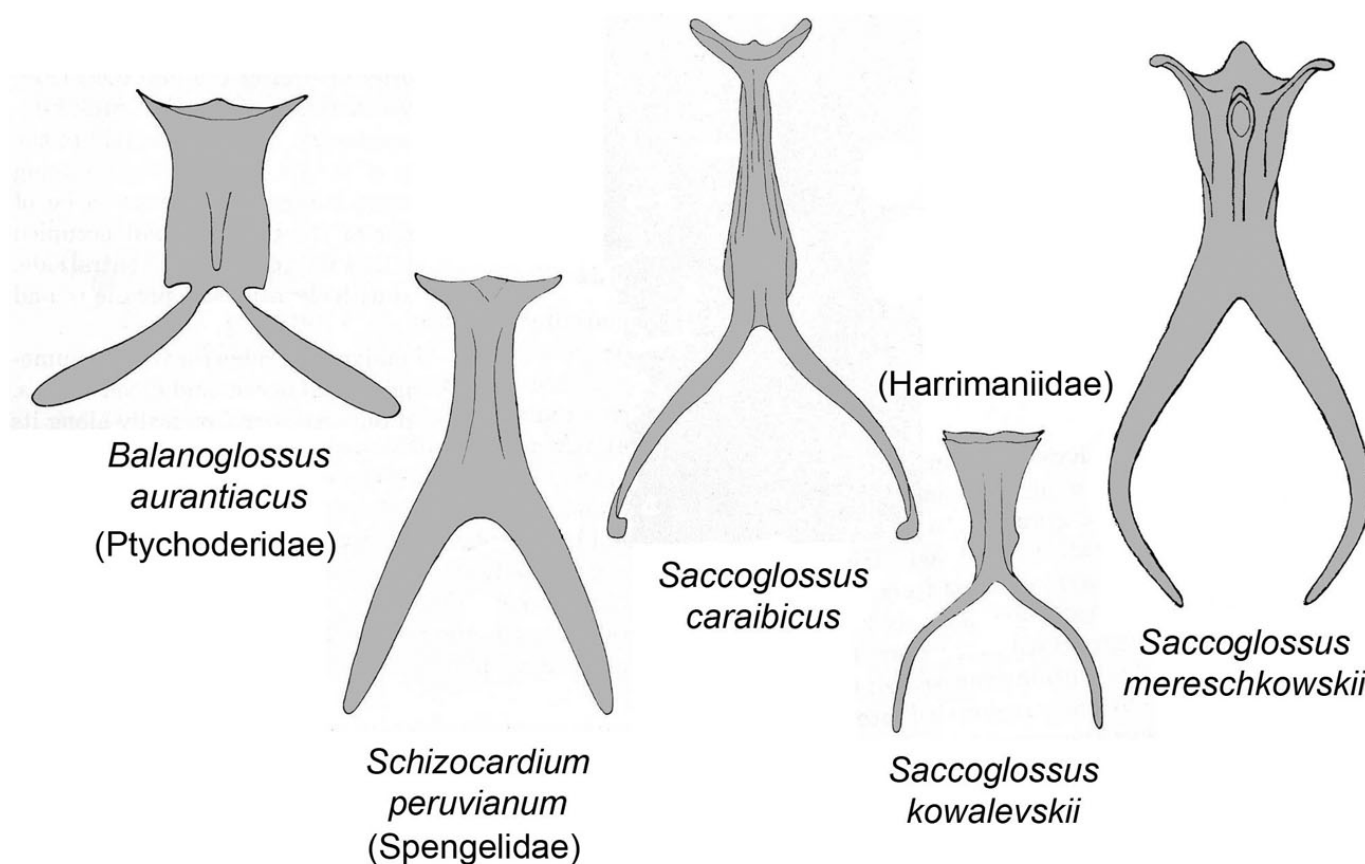


Рис. 12. Непарные скелетные элементы различных видов Enteropneusta. *B. aurantiacus* и *S. caraibicus* – по Van der Horst, 1939; *Sch. peruvianum* и *S. kowalevskii* – по Spengel, 1893

Некоторые другие детали строения скелетного элемента *S. mereschkowskii* не находят соответствия у других видов. Однако, скорее всего, это связано не с особенностями морфологии скелетного элемента именно у *S. mereschkowskii*, а с недостаточной изученностью морфологии этого органа у других видов. Так, для большинства видов не указана такая особенность строения, как *fossa centralis*. Тем не менее, на рисунке Van der Horst (1939) для *S. caraibicus* имеется продолговатое вентральное углубление, которое может быть гомологом *fossa centralis* у *S. mereschkowskii* (рис. 12).

Не исключено, что каждое семейство Enteropneusta характеризуется определённой формой скелетного элемента, а детали строения этого органа – вполне видоспецифичны. Разнообразие в строении скелетного элемента позволяет надеяться, что морфология этого органа может иметь важное значение в таксономии Enteropneusta.

2. Буккальный дивертикул

Морфологию буккального дивертикула исследовали Spengel (1893, 1907), Willey (1897), Ritter (1900), Gilchrist (1925), Van der Horst (1939), Cameron (2000), Jianmey и Xinzhen (2005). При этом отмечалось наличие или отсутствие червеобразного отростка дивертикула, вентрального и латеральных карманов и строение перешейка. Морфология буккального дивертикула тесно связана со строением скелетного элемента. Гистологическая структура буккального дивертикула несомненно говорит о его опорной функции: вакуолизированные ткани дивертикула служат антагонистом по отношению к мускулатуре перикарда, обеспечивающей давление крови в сердце.

Тонкое строение буккального дивертикула ранее было изучено у *Ptichodera flava*, *Harrimania kupfferi*, *Glossobalanus minutus* и *S. kowalewskii* [см. Welsch, Storch, 1970; Balser, Ruppert, 1990; Benito, Pardos, 1997] и преимущественно для клеток *pars anterior diverticuli buccalae*. Эти исследователи никогда не отмечали в составе буккального дивертикула невакуолизированные эпителиально-мышечные клетки. У *Pt. flava*, *H. kupfferi* и *Glossobalanus minutus* в клетках буккального дивертикула не были найдены сократимые филаменты.

3. Дорсальный кровеносный сосуд и перигемальные целомы

У большинства видов Enteropneusta (роды *Saccoglossus*, *Xenopleura*, *Harrimania* из семейства Harrimaniidae, и *Balanoglossus*, *Ptychodera*, *Glossobalanus* из семейства Ptychoderidae) дорсальный сосуд и перигемальные целомы хорошо выражены [Willey, 1899; Hyman, 1959; Cameron, 2000; Jianmey, Xinzhen, 2005]. *Saxipendium coronatum* (семейство Saxipendidae) [см. Cameron, 2000] и *Protoglossus koehleri* (семейство Harrimaniidae) [см. Burdon-Jones, 1956; Vogel, 1987] лишены перигемальных целомов.

В отличие от видов, исследованных другими авторами [см. Hyman, 1959; Benito и Pardos, 1997], у *S. mereschkowskii* в клетках целотелия, образующего стенку дорсального сосуда, нет кольцевых миофиламентов. Сократимые филаменты в этих клетках направлены на поперечных срезах под косым углом к оси тела. Сокращение мускулатуры сосудистой стенки обеспечивает передвижение крови и кровяное давление, необходимое для фильтрации жидкости в гломерулозе.

4. Сердце и перикардальный целом

Перикард у *S. mereschkowskii*, как и у *Pr. koehleri* [см. Caullery, Mesnil, 1904], *Glossobalanus crozieri* [см. Van der Horst, 1939] и *B. australiensis* [см. Hill, 1895], имеет приблизительно одинаковые ширину и высоту. У *H. planktophilus* [см. Cameron, 2002] и

Glandiceps qingdaoensis [см. Jianmey, Xinzhen, 2005] узкий перикард клиновидно вдаётся вверх, в толщу хоботковых мышц, и его высота превышает ширину в несколько раз. Перикард *Glandiceps talaboti* [см. Van der Horst, 1939] имеет передний вырост, окружающий медианный гломерулюс. У представителей родов *Schizocardium* и *Glandiceps* сердце образует парные передние отростки, окружённые перикардальными «предсердиями» [Willey, 1897; MacBride, 1920; Jianmey, Xinzhen, 2005]. Перикард *S. mereschkowskii* лишён перикардальных «предсердий».

По нашим данным, в дорсальной стенке сердца *S. mereschkowskii* в одной и той же клетке содержатся и кольцевые, и продольные сократимые филаменты. Balser и Ruppert (1990) обнаружили в клетках стенки сердца *S. kowalevskii* продольно ориентированные миофиламенты (но не отмечали кольцевых); а Benito, Pardos (1997) нашли у *Glossobalanus minutus* в этих же клетках кольцевые миофиламенты (но они ничего не пишут о продольных).

5. Гломерулюс

Гломерулюс у различных видов Enteropneusta описывали Marion (1885), Spengel (1893), Hill (1895), Van der Horst (1930), Cameron (2002), Jianmey и Xinzhen (2005) и другие исследователи. У всех исследованных видов имеются *scutuli laterales*, но не отмечены *paries dorsalis* и *paries ventralis*. У *Glandiceps talaboti* [см. Van der Horst, 1939] и *Glandiceps qingdaoensis* [см. Jianmey, Xinzhen, 2005], помимо латеральных валиков, есть небольшой медианный гломерулюс, лежащий на дорсальной стороне рострума буккального дивертикула.

Пододциты в гломерулюсе обнаружила Wilke (1972) (для *Glossobalanus minutus*), а затем – Balser и Ruppert (1990) (для *S. kowalevskii*). Benito и Pardos (1997) отметили утонченную базальную пластинку в стенке гломерулюса *Glossobalanus minutus*.

6. Хоботковый целом и хоботковый целомодукт

У *S. mereschkowskii* хоботковый целом – непарный, но в самой проксимальной его части присутствует вентральный мезентерий. У *H. planktophilus* вентрально, под буккальным дивертикулом лежит пластинка соединительной ткани, не достигающая эпидермиса [Cameron, 2000, 2002]. У большинства представителей семейства Spengelidae вентральный мезентерий проходит вдоль всего буккального дивертикула [Spengel, 1893; Willey, 1897]. У *Glandiceps qingdaoensis* дорсо-вентральная септа тянется кпереди от рено-перикардального комплекса до самого кончика хоботка и разделяет целомическую полость хоботка на левую и правую части [Jianmey, Xinzhen, 2005]. Таким образом, хоботковый целом кишечнодышащих правильнее представлять себе как парную структуру, две половинки которой с большей или меньшей полнотой разделены в задней части и переходят одна в другую – спереди. Морфологический прототип хоботкового целома – полость в виде подковы, свободные концы которой направлены назад.

Хоботковый целом у кишечнодышащих открывается во внешнюю среду на дорсальной стороне одной (Spengelidae, Ptychoderidae, *Saccoglossus* из семейства Harrimaniidae) или двумя (некоторые виды *Harrimania* и *Stereobalanus* из семейства Harrimaniidae) порами [Hill, 1895; Willey, 1897; Ritter, 1900; Reinhard, 1942; Cameron, 2000].

Тонкое строение хоботкового целомодукта исследовали Balser и Ruppert (1990) (для *S. kowalevskii*) и Benito и Pardos (1997) (для *Glossobalanus minutus*).

Д. М. Федотов указывал на возможность гомологизации между гломерулюсом кишечнодышащих и осевым органом иглокожих: «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]. В новейшее время идею о гомологии рено-перикарда полухордовых и осевого органа иглокожих поддерживает Cameron (2002).

7. Мускулатура хоботка

Как отмечают исследователи, продольные мышцы хоботка Enteropneusta могут располагаться однородной массой, 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]. Hyman (1959) считает, что соединительной тканью заполнен и протоцель. В хоботке *Glandiceps qingdaoensis* (семейство Spengelidae) продольная мускулатура представлена периферическим плотным и центральным рыхлым слоями [Jianmey, Xinzheng, 2005]. У *H. planktophilus* (семейство Harrimaniidae) продольные мышечные фибриллы организованы в радиальные пласты с пространством между ними [Cameron, 2002].

У *S. mereschkowskii* радиальные тяжи хоботковой мускулатуры образованы участками тех же мышечных клеток, которые в своём продолжении образуют продольные мышцы. Возможно, что подобная организация типична для всех Enteropneusta. В любом случае, ясно, что мышечный мешок хоботка кишечнодышащих очень отличается от мышечного мешка сипункулид, эхиурид, приапулид, форонид и других роющих животных, локомоция которых осуществляется за счёт взаимодействия продольных и кольцевых мышц, опирающихся на жидкий целомический скелет.

ВЫВОДЫ

1. Скелетный элемент *S. mereschkowskii* состоит из парных рожек (*corni*) и непарной пластинки (*lamina imparis*), в составе которой описаны новые морфологические детали: латеральные крылья (*alae laterales*), вентральный киль (*carina ventralis*), центральная ямка (*fossa centralis*), окаймляющий гребень центральной ямки (*crista circumflexa fossae centralis*), подставки (*subiculi*) и рострум (*rostrum*). Скелетный элемент представляет собой модификацию базальной пластинки (в передней части между энтодермальным эпителием буккального дивертикула и эпидермисом, а в задней – между энтодермальными эпителиями кишечника и буккального дивертикула) и образован коллагеновыми волокнами, ориентированными преимущественно в продольном направлении. Скелетный элемент в пределах класса Enteropneusta организован по общему плану, но существенно различается в деталях строения, как на уровне семейств, так и на уровне родов и видов.

2. Буккальный дивертикул *S. mereschkowskii* состоит из трёх частей. Первая часть – основание (*basis*), состоящее из дорсальной стенки (*paries dorsalis*) с дорсальным жёлобом (*canalis dorsalis*) и латеральных крыльев (*alae laterales*) с желобками рожек (*canales cornuum*) и вентральным разделительным гребнем (*crista divisoria mediana ventralis*). Вторая часть – перешеек (*isthmus*), включающий осевую часть (*pars axialis*), латеральные крылья (*alae laterales isthmi*) и влагалище непарной пластинки (*vagina*

laminae imparis). Третья – передняя часть (*pars anterior*), несущая влагалище рострума (*vagina rostri*), ямки подставок (*fossae subiculi*), вентральный карман (*saccus ventralis*), латеральные карманы (*sacci laterales*) и рострум (*rostrum*). В состав буккального дивертикула входят секреторные и ресничные эпителиально-мышечные вакуолизированные и невакуолизированные клетки. Морфология буккального дивертикула тесно связана со строением скелетного элемента.

3. Гломерулюс *S. mereschkowskii* состоит из латеральных валиков (*scutuli laterales*) и дорсальной и вентральной стенок (*paries dorsalis*, *paries ventralis*). Стенки кровеносных сосудов гломерулюса образованы утоньшенной базальной мембраной и жгутиковыми эпителиально-мышечными клетками – подоцитами. Подоциты содержат в цитоплазме экскреторные гранулы; базальные отростки подоцитов разделены щелевидными промежутками диаметром 20-40 нм.

4. Хоботковый целомодукт *S. mereschkowskii* – это короткая трубка, состоящая из мультицилиарных эпителиально-мышечных клеток, содержащих гранулы, сходные с таковыми в цитоплазме подоцитов, но не имеющих базальных отростков. Организация гломерулюса и целомодукта позволяет предполагать, что ультрафильтрация происходит через утоньшенную базальную пластинку кровеносных сосудов в стенке гломерулюса, первичная модификация ультрафильтрата имеет место при его прохождении через слой подоцитов в хоботковый целом. Модифицированная подоцитами моча изменяется в результате изъятия из неё питательных веществ и выделения в неё продуктов обмена мышечных клеток. Конечный этап модификации мочи происходит в процессе её прохождения по целомодукту.

5. У *S. mereschkowskii* нет специализированной радиальной мускулатуры в хоботке и концентрических слоёв кольцевой мускулатуры. Радиальные тяжи представлены участками тех же мышечных клеток, которые в своём продолжении образуют продольные мышцы. Одна и та же эпителиально-мышечная клетка выполняет функции радиальной и продольной мускулатуры.

6. Буккальный дивертикул не является опорой для мышц хоботка, но вместе со скелетным элементом выполняет опорные функции для сердца, перикарда и гломерулюса, вместе с которым составляет скелетно-рено-перикардальный комплекс.

7. Рено-перикардальная часть скелетно-рено-перикардального комплекса кишечнодышащих обнаруживает морфологические и физиологические сходства с осевым комплексом органов иглокожих и может рассматриваться как гомолог последнего, что подтверждает филогенетическую близость Hemichordata и Echinodermata.

Список публикаций по теме диссертации

1. **Ежова О.В., Малахов В.В.** Эпителиально-мышечные клетки в кишечнике представителя полухордовых *Saccoglossus mereschkowskii* (Hemichordata, Enteropneusta) // Доклады Академии Наук. 2007. 414(1):137-139.
2. **Ежова О.В., Малахов В.В.** Морфология скелетного элемента у кишечногодышащего *Saccoglossus mereschkowskii* (Hemichordata, Enteropneusta) // Доклады Академии Наук. 2007. 417(2):276-278.
3. **Ezhova O.V., Malakhov V.V.** Skeleton and buccal diverticulum of *Saccoglossus mereschkowskii* (Enteropneusta) // The First International Congress on Invertebrate Zoology. Copenhagen. 2008. P. 108.