УЧЕНЫЕ ЗАПИСКИ КАЗАНСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА
Том 149, кн. 3 Естественные науки *2007*

УДК 595.123:591.8

К ВОПРОСУ О ТКАНЕВОЙ ОРГАНИЗАЦИИ ПАРЕНХИМЫ ТУРБЕЛЛЯРИЙ: РАЗНЫЕ ТИПЫ ПАРЕНХИМНЫХ КЛЕТОК У *GEOCENTROPHORA WAGINI* (LECITHOEPITHELIATA, PLATHELMINTHES)

И.М. Дробышева

Аннотация

Исследована ультраструктура клеток 8 типов в паренхиме *Geocentrophora wagini*. Все дифференцированные соматические клетки характеризуются большим ядром, многочисленными цитоплазматическими выростами, похожими на псевдоподии, а также глубокими инвагинациями цитоплазматической мембраны. Специализированные клеточные контакты между паренхимными клетками не обнаружены, соседние клетки всегда разделены экстрацеллюлярным матриксом. Недифференцированные клетки имеют ядра с крупными лопастями и крупными инвагинациями. Паренхима *Geocentrophora wagini* представляется многофункциональной гистологической системой с общим межклеточным веществом и единым камбиальным элементом. Согласно настоящему исследованию и литературным данным паренхима *Geocentrophora wagini* может рассматриваться как своеобразная соединительная ткань. развившаяся независимо и параллельно таковой высших многоклеточных.

Крупные *Lecithoepitheliata* относятся к плоским червям с хорошо развитой системой клеток между покровами и кишкой, так называемой паренхимой, и обильным экстрацеллюлярным матриксом. Последний образует не только мощную базальную мембрану, подстилающую эпидермис, но и заполняет в паренхиме все промежутки между отдельными клетками и их специализированными структурами, а также окружает тонким слоем кишечник. Дифференцированные клетки паренхимы *Geocentrophora wagini*, не входящие в системные блоки (такие, как нервная, протонефридиальная системы и мускулатура кожно-мышечного мешка), весьма разнообразны по своей ультраструктуре. В первом приближении можно выделить, по крайней мере, несколько типов таких клеток.

1. Клетки, заполненные цистернами шероховатого эндоплазматического ретикулума (ШЭР) с широкими профилями. Ширина цистерн на срезе колеблется около 300 нм. Рибосомы располагаются вдоль мембран каждого профиля почти непрерывными рядами. Контуры ШЭР на большом протяжении могут быть параллельны друг другу и клеточным стенкам, если цистерны ШЭР располагаются вблизи последних. Диктиосомы аппарата Гольджи (АГ), произвольно разбросанные по цитоплазме, продуцируют секрет, приобретающий после отделения от цистерн и созревания максимально высокую электронную плотность. В цистернах АГ этот секрет также имеет довольно высокую плот-

ность. На стадии почкования вакуоли с секретом преобразуются в первичные гранулы неправильной формы. Крупные гранулы зрелого секрета собираются в группы, снаружи от гранул выстраивается арматура из микротрубочек. Протоки с секретом подобного типа регулярно пронизывают покровы, открываясь на поверхности тела. На всем своем протяжении эти протоки укреплены микротрубочками. С эпидермальными пластинками протоки скрепляются соединительным комплексом: zonula adherens + септированный контакт, в котором особо заметен последний.

2. Клетки с «везикулярным» ШЭР и очень крупными плотными гранулами, но несколько менее темными, чем в клетках первого типа. Значительная часть цитоплазмы заполнена мелкими цистернами ШЭР продолговатой или, чаще, округлой формы, вероятно, связанными между собой. При этом в отдельных участках клетки встречается ШЭР и с параллельными на небольшом протяжении контурами. Диаметр самых мелких везикул ШЭР – около 300 нм. Цистерны АГ заполнены электронно-плотным секретом, диктиосомы выглядят очень похожими на таковые в клетках первого типа. Отмечены стопки цистерн с теряющими четкие очертания, расплывающимися контурами, как если бы при одновременном разрушении их мембран готовый секрет из цистерн оказывался бы, без почкования, непосредственно в цитоплазме. Зрелые гранулы сбиваются в тесные группы, окружаются микротрубочками. Протоки с подобными крупными гранулами, армированные микротрубочками, встречены в кожно-мышечном мешке.

3. Клетки с цистернами ШЭР средней толщины: расстояние между мембранами достигает 50–60 нм. На срезе профили ШЭР располагаются в цитоплазме концентрическими кругами наподобие «лабиринтов». Цистерны АГ заполнены электронно-плотным секретом, однако почкующиеся мелкие вакуоли треугольно-каплевидной формы имеют сетчатое содержимое. В процессе роста (или слияния) формируются крупные вакуоли правильной яйцевидной формы с сетчатым содержимым, которое внутри вакуоли распадается на две фракции: заметно более плотную в периферической зоне и светло-рыхлую в центральной. По-видимому, впоследствии вакуоли группируются в кластеры, продолжая увеличиваться в размерах. При этом более темная периферическая фракция секрета постепенно все больше разрыхляется, не смешиваясь, однако, с центральной светлой фракцией. Протоки с еще более сильно разрыхленным секретом данного типа, в которых собственно сетчатый секрет распознается только по периферии сохранившихся вакуолей, укреплены микротрубочками и пронизывают покровы нередко по соседству с протоками с темными гранулами.

4. Пузырчатые клетки. «Везикулярный» или «ячеистый» ШЭР наблюдается по всей цитоплазме. От цистерн АГ с электронно-плотным, темным содержимым отделяются светлые вакуоли неправильной формы. По мере роста они еще более осветляются и присоединяются к скоплению таких же электронно-прозрачных, но сильно варьирующих в размере везикул, причем эти пузырчатые скопления занимают обширные области цитоплазмы. В покровах протоки с подобным пузырчатым содержимым не обнаружены.

5. Клетки, довольно часто почти целиком заполненные необычайно плоскими цистернами ШЭР, с шириной профилей около 30 нм. Эти цистерны гус-

то усажены рибосомами и сами упакованы в цитоплазме чрезвычайно плотно. Поэтому контуры ШЭР на срезе, как правило, строго параллельны друг другу и клеточной стенке, повторяя ее изгибы в выступах и инвагинациях. Цитоплазма сильно изрезана каналами или складками, заполненными межклеточным матриксом. Большое число рыхлых диктиосом АГ, составленных из цистерн с обычно плохо выраженными профилями, разбросано по всей клетке. По-видимому, для них характерна сетчатая структура, поэтому трудно найти такую диктиосому, где цистерны лежали бы строго параллельно друг другу. Возможно, из-за артефактов, обусловленных условиями фиксации, и каких-то внутренних свойств АГ в клетках данного типа, электронно-плотный секрет редко обнаруживался в самих цистернах – в большинстве случаев они выглядели пустыми или прозрачными, тогда как в сферических вакуолях, почкующихся от краев цистерн, секрет всегда был электронно-плотным. Рядом с диктиосомами и мелкими, шаровидной формы первичными гранулами обычно находится одна или несколько довольно крупных, округлых гранул приблизительно той же плотности, что и мелкие гранулы, и секрет в почкующихся цистернах. Стоит отметить, что иногда наблюдались картины постепенного разрушения или растворения этих гранул, что, по-видимому, приводило к образованию вакуолей, похожих на фагосомы с остаточными включениями (подобное «переваривание» гранул было отмечено и в некоторых других секреторных клетках). Зрелые гранулы формируют плотные кластеры, но без микротрубочек. В покровах не встречались протоки с гранулами из цитоплазмы клеток этого типа.

6. Цитоны – содержащие ядра тела погруженных эктодермальных клеток – составляют солидную долю от всех клеток в паренхиме. Многие цитоны довольно легко различаются среди клеток других типов более контрастными ядрами, а иногда и несколько большей площадью (на срезе) относительно пустой цитоплазмы, в которой встречаются только свободные рибосомы и митохондрии. Важными признаками цитонов служат особый АГ с почкующимися первичными эпителиосомами, зрелые эпителиосомы, светлые трубочки и пузырьки, а также кластеры из фиброзных гранул и центриолей [1].

Для всех перечисленных типов клеток в паренхиме *Geocentrophora wagini* характерны большие ядра с глыбками гетерохроматина разной величины по всему ядру и более или менее развитым пристеночным хроматином, причем неоднократно в ядрах различных клеток наблюдалось крупное ядрышко. Еще одна общая черта клеток всех шести типов – многочисленные цитоплазматические выросты разной длины и ширины, похожие на псевдоподии.

Вероятно, некоторые секреторные клетки паренхимы *G. wagini* синтезируют и могут выделять в межклеточное пространство вещества, принимающие непосредственное участие в построении экстрацеллюлярного матрикса, но какие из них специализируются на этой функции, установить пока затруднительно.

7. Клетки с не столь объемной цитоплазматической массой, как у выше перечисленных типов, и обычно без характерных длинных и многочисленных псевдоподие-подобных отростков. Оболочка ядра иногда образует локальные расширения, гетерохроматин и пристеночный хроматин, как правило, значительно развиты. В отдельных местах митохондрии располагаются друг за другом вдоль контура ядерной оболочки. Диктиосомы с сильно уплощенными

цистернами встречаются редко и не очень заметны: они выглядят слабо активными. Особенно обращают на себя внимание разнообразные, большого размера и неправильной формы расширения цистерн ШЭР. Связанные рибосомы не всегда лежат непрерывной каймой вдоль профилей ШЭР. Более того, контуры ШЭР, расположенные вблизи наружной клеточной стенки, часто вообще не несут рибосом со стороны цитоплазматической мембраны, в силу чего клеточная граница приобретает вид двойных мембран. Содержимое локально раздутых цистерн ШЭР, обнаруживающее на отдельных срезах характерную фибриллярную природу, сходную с экстрацеллюлярной субстанцией, наводит на мысль о том, что оно может каким-то путем изливаться в межклеточное пространство. Такого же вида локальные вздутия цистерн ШЭР описаны в дифференцирующихся миобластах бластемы у регенерирующей планарии *Dugesia japonica* [2]. При этом в краевых зонах миобластов, вблизи клеточной мембраны, наблюдались небольшие пучки из тонких и толстых миофиламентов [2]. На данном этапе исследований у *G. wagini* в клетках седьмого типа не удалось найти миофибриллы или мышечные отростки, однако это не исключает возможности обнаружения их в будущем, тем более что ядросодержащие тела мышечных клеток также остались не отождествленными.

8. Клетки с крайне высоким ядерно-цитоплазматическим отношением. Скудная цитоплазма заполнена главным образом свободными рибосомами и митохондриями. Мелкие глыбки гетерохроматина относительно равномерно рассыпаны по ядру с не всегда выраженной ядерной оболочкой; пристеночный хроматин развит слабо. На отдельных срезах в ядре встречается ядрышко. Характеристика клеток данного типа весьма типична для стволовых клеток плоских червей – необластов [3]. Необычной чертой необластов у *G. wagini* представляется форма ядра с крупными лопастями и глубокими впячиваниями. Хроматоидные тельца в цитоплазме, как и у представителей некоторых других таксонов Platyhelminthes, обнаружены не были [4].

Кроме псевдоподиальных отростков, все дифференцированные соматические клетки паренхимы характеризуются глубокими, узкими инвагинациями цитоплазматической мембраны. Эти впячивания или складки, извиваясь, часто проникают в зону, непосредственно примыкающую к ядру, так что последнее оказывается расположенным максимально близко к экстрацеллюлярному матриксу, заполняющему инвагинации.

Никакие специализированные клеточные контакты между упомянутыми паренхимными клетками обнаружены не были. Как бы близко ни подходили клетки друг к другу, между ними, как правило, присутствует прослойка межклеточного вещества, в которую часто заходят еще и необычайно тонкие и длинные выросты других паренхимных клеток. Вместе с тем соседние клетки могут находиться и на значительных расстояниях друг от друга, будучи разделенными межклеточным веществом, в которое клетки выпускают свои многочисленные и разнообразные по величине и форме отростки.

Согласно существующей классификации паренхимных клеток ([4] со ссылками), они разбиваются на три группы: 1) погруженные тела эпителиальных клеток; 2) стволовые клетки; 3) «истинные» паренхимные клетки различных типов. У *G. wagini* имеют место клетки всех трех групп при наличии хорошо

развитой экстрацеллюлярной субстанции, причем перечисленные выше клеточные типы не исчерпывают всего разнообразия свободных дифференцированных элементов в теле этой турбеллярии. По-видимому, паренхима исследованного представителя лецитоэпителиат существует как интегрированная в один пласт и объединенная общим межклеточным основным веществом и единым камбиальным элементом многофункциональная гистологическая система.

По литературным данным известно, что для дробления Lecithoepitheliata во время эмбриогенеза существенным признаком является морфогенетическая портенция бластомера 4d как стволовой клетки для двух первичных мезодермальных клеток, от которых телобластическим способом образуются одноserийные мезодермальные полоски [5]. В этом отношении развитие лецитоэпителиат оказывается подлинным спиральным квартетным дроблением с классическим вторым соматобластом 4d. Исследования Райзингера убедительно продемонстрировали, что Lecithoepitheliata обладают настоящей мезодермой, но без всякого намека на образование целома, и оказываются в этом отношении чрезвычайно показательными для эволюции внутри Spiralia [5, 6]. Очевидно, что эта телобластическая мезодерма дает все (или почти все) разнообразие соматических клеток паренхимы у взрослых форм.

Таким образом, ничто не мешает рассматривать паренхиму турбеллярий-лецитоэпителиат как полноценную соединительную ткань, по крайней мере, аналогичную соединительной ткани высших многоклеточных и развившуюся независимо и параллельно в данном таксоне Metazoa скорее в качестве синапоморфии с высшими многоклеточными, если будет позволено оперировать такими терминами в отношении столь далеко отстоящих групп животных.

Summary

I.M. Drobysheva. To the question about tissue arrangement of parenchyma of turbellaria different types of parenchymal cells in *Geocentrophora wagini* (Lecithoepitheliata, Plathelminthes).

The ultrastructure of eight types of *Geocentrophora wagini* cells located in parenchyma was studied. All differentiated somatic cells have a large nucleus, numerous pseudopodia-like cytoplasmic excrescences and deeply invaginated cytoplasmic membrane. Any specialized cell junctions between parenchymal cells were not observeed. Non-differentiated cells possess a nucleus with large lobes and invaginations. Parenchyma of *Geocentrophora wagini* appears to be a multifunctional histological system with common both extracellular matrix and cambial elements. The results indicate that parenchyma of *Geocentrophora wagini* can be viewed as a special case of conjunctive tissue developed independently from the conjunctive tissue of higher Metazoa.

Литература

1. *Дробышева И.М., Тимошкин О.А.* Ультраструктурные особенности эпидермиса у байкальской турбеллярии *Geocentrophora wagini* (Plathelminthes, Lecithoepitheliata) // Цитология. – 2006. – Т. 48, № 3. – С. 184–198.
2. *Hori I.* Differentiation of myoblasts in the regenerating planarian *Dugesia japonica* // Cell Differentiation. – 1983. – V. 12. – P. 155–163.

3. *Rieger R.M., Legniti A., Ladurner P., Reiter D., Asch E., Salvenmoser W., Schurmann W., Peter R.* Ultrastructure of neoblasts in microturbellaria: significance for understanding stem cells in free-living Platyhelminthes // Invertebr. Reprod. Dev. – 1999. – V. 35. – P. 127–140.
4. *Rieger R.M., Tyler S., Smith J.P.S., III, Rieger G.E.* Platyhelminthes: Turbellaria // Microscopic anatomy of invertebrates. V. 3. Platyhelminthes and Nemertinea. – N. Y.: Wiley-Liss., 1991. – P. 7–140.
5. *Reisinger E., Cichocki I., Erlach R., Szyskowitz T.* Ontogenetische Studien an Turbellarien: ein Beitrag zur Evolution der Dotterverarbeitung im ektolecitalen Ei. I. Teil // Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. – 1974. – Bd. 12. – S. 161–195; Idem. II. Teil // Ibid. –1974. – S. 241–278.
6. Differenzierung und Reduction zweier Organsysteme // Z. zool. Syst. Evolut. *Reisinger E.* Geocentrophora applanata (Kennel), ein Modellfall fur gekoppelte forsch. – 1975. – Bd. 13. – S. 184–206.

Поступила в редакцию
28.07.07

Дробышева Ирина Марковна – кандидат биологических наук, научный сотрудник Зоологического института РАН, г. Санкт-Петербург.
E-mail: *cell@ID2518.spb.edu*