

УДК 595.123.41:591.484

**УЛЬТРАСТРУКТУРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ
МУЛЬТИОКУЛЯРНОЙ ФОТОРЕЦЕПТОРНОЙ СИСТЕМЫ
PLANARIIDAE (TURBELLARIA: TRICLADIDA)
НА ПРИМЕРЕ *POLYCELIS TENUIS***

Н.В. Шакурова

Аннотация

Проанализированы особенности ультратонкого строения фоторецепторных органов многоглазых планариид рода *Polycelis*. Выявлен единый план строения глаз для планариид, обладающих мультиокулярной системой. Опровергнута информация о гетерогенности краевых глаз *Polycelis tenuis*: глаза переднего края и предглоточной зоны одинаковы по строению, образованы единственной сферической пигментной клеткой и тремя инвертированными фоторецепторными клетками. Описана линза – производная пигментированной обкладочной клетки глаза как постоянный компонент глаз *P. tenuis*. Обсуждаются ультраструктурные изменения фоторецепторных органов в онтогенезе.

Ключевые слова: фоторецепторные органы, ультраструктура, *Polycelis tenuis*, мультиокулярные рецепторные системы, морфогенез глаз.

Семейство Planariidae (планариида) включает три рода: *Phagocata*, *Planaria* и *Polycelis* с 20 видами, характерными для континентальных вод Северной и Центральной Евразии [1, с. 12]. Среди этих видов есть как двуглазые (роды *Phagocata*, *Planaria*), так и многоглазые формы (род *Polycelis*). В литературе можно найти описание глаз для трех видов планариид с биокулярным зрением (*Planaria torva*, *Phagocata sibirica* и *Ph. fontinalis*) и для трех видов рода *Polycelis*. Би- и мультиокулярные рецепторные системы планариид описаны главным образом на световом уровне (исключение составляют два электронно-микроскопических исследования *Polycelis sapporo* [2] и *P. tenuis* [3]). Представляло интерес изучение тонкого строения глаз многоглазых планариид рода *Polycelis* с тем, чтобы составить детальное описание ультраструктуры фоторецепторных органов с выделением специфических черт строения.

Материал и методы

Для выяснения особенностей структурной организации фоторецепторных органов многоглазых планариид рода *Polycelis* были использованы методы световой и электронной микроскопии. Объектом исследования послужил вид *Polycelis tenuis*. Исходя из зоогеографического и исторического анализа, представленного в монографии Н.А. Порфирьевой и Р.Я. Дыгановой «Планарии европейской части СССР», существование вида *Polycelis nigra* на территории

Западной Европы не доказано [4]. Однако обычным для Фенноскании и Западной Европы является его вид-двойник *Polycelis tenuis*. Можно со значительной долей уверенности говорить о том, что описания, приводимые в работах немецких и французских авторов, относятся к виду *Polycelis tenuis*, а не *P. nigra*. Учитывая, что большой цикл работ по физиологии и регенерации глаз планарий [5–7], выполнен на модельном объекте, именуемом «*Polycelis nigra*» (sensu *Polycelis tenuis*), важно иметь точное представление о том, как устроены фоторецепторные органы планарииид этого вида.

Сбор червей проводился на Голубом озере (г. Казань) круглогодично. Множественные глаза *P. tenuis*, расположенные на головном и предглоточном участках тела, исследовались на световом и ультратонком уровнях. Биоматериал фиксировался в 2.5%-ном растворе глутарового альдегида на 0.05 М какодильном буфере (pH 7.4) (+4 °C) в течение 4 ч. Позже материал фиксировался 1 ч в 2%-ном растворе OsO₄ на том же буфере. Далее образцы обезвоживали в спиртах восходящей концентрации и ацетоне и заключали в смесь смол (эпон 812 DDSA, MNA, DMP-30). Для изучения ориентации, морфологии и размерных характеристик глаз использовались серии полутонких срезов толщиной 2 мкм. Особенности клеточного строения глаз *Polycelis tenuis* изучались с помощью электронных микроскопов JEM-7, JEM-100B. Для построения трехмерных моделей глаз использовались серии полутонких срезов с периодической детализацией тонкого строения по сериям ультратонких срезов. Кроме того, у *P. tenuis* анализировались ультраструктурные изменения фоторецепторных органов в онтогенезе на примере двух возрастных групп: ювенильных и половозрелых червей.

Результаты и их обсуждение

В литературе представлены фрагментарные сведения по макро- и ультраструктуре глаз трех видов планарий рода *Polycelis* – *P. sapporo*, *P. tenuis* и *P. nigra* [2, 3, 8]. Фоторецепторные органы планарииид вида *P. sapporo* образованы единственной пигментированной сферической клеткой и одним фоторецептором с микровиллярными светочувствительными органеллами (рис. 1). По характеру ориентации рецепторной клетки относительно света глаза *P. sapporo* принадлежат к инвертированному типу [2].

У планарий *P. nigra* [8] и *P. tenuis* [3] в литературе описана гетерогенная морфология краевых глаз из передней и предглоточной областей. Однако сведения по этим видам противоречивы. Так, согласно светооптическим наблюдениям З. Пенца (S. Pentz), глаза передней зоны *P. nigra* образованы одной пигментной и одной фоторецепторной клетками, тогда как предглоточные глаза имеют в своем составе три фоторецепторные клетки [8]. Противоположные сведения представлены в ультраструктурном описании глаз *P. tenuis* других авторов [3]. Это тем более странно, что речь, возможно, идет об одном и том же виде, поскольку в континентальных водах Центральной и Северной Евразии достоверно описан лишь вид *P. tenuis* [4].

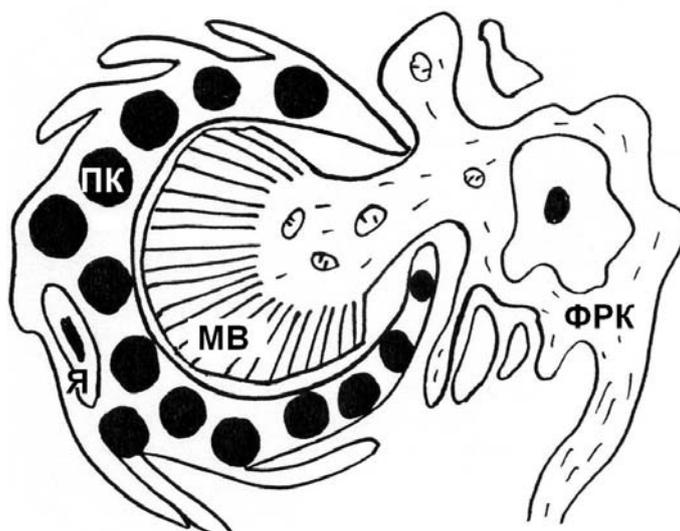


Рис. 1. *Polycelis sapporo*. Двуклеточный глаз: бокаловидная пигментированная клетка (ПК) и единственная фоторецепторная клетка (ФРК) с микровиллярным рабдомом (МВ), Я – ядро пигментной клетки (по [2])

Световая микроскопия. Многочисленные оцелли *P. tenuis* в количестве 30–35 у молодых червей и более 70 у половозрелых форм расположены маргинально в передней части тела до уровня глотки. Пигментные бокалы передних краевых глаз обращены своей открытой «зоной» вперед, а боковых предглоточных глаз – латерально. Глаза *P. tenuis* как молодых, так и половозрелых червей залегают в паренхиме на глубине 20–30 мкм от базальной пластинки. Морфологические отличия глаз планарий двух возрастных групп, регистрируемые на светооптическом уровне, состоят главным образом в изменении размеров и структуры пигментной клетки. В постэмбриогенезе значительно увеличивается объем как передних, так и боковых краевых оцелль: глаза передней зоны увеличиваются в объеме почти в 3 раза, а глаза предглоточной области – в 1.5 раза. Линейные параметры при этом возрастают в 1.5 раза в случае передних глазков (у молодежи диаметр пигментной клетки в фронтальном сечении 60 мкм, в поперечном – 300 мкм, у половозрелых червей – 100 и 500 мкм соответственно) или меняются незначительно в случае боковых глаз (у ювенильных экземпляров – 60 и 240 мкм, у половозрелых червей – 60 и 300 мкм соответственно).

Для всех краевых глаз как передней, так и боковой зон характерно изменение в онтогенезе соотношения между «открытой» (оптически прозрачной) и пигментированной зонами: от 1 : 1 у молодежи до 1 : 2 у половозрелых форм.

Электронная микроскопия. Глаза переднего края и предглоточной области имеют неизменный клеточный набор: одну пигментную и три фоторецепторные клетки (рис. 2). Единственная пигментная клетка глаза имеет сферическую форму. Поскольку по своей функции эта клетка является *световым адсорбентом*, основным компонентом обкладочной клетки глаза оказываются пигментные гранулы с черным пигментом. Две трети ее объема занимают мембранограниченные гранулы с осмиофильным содержимым (рис. 3). Наличие в цитоплазме

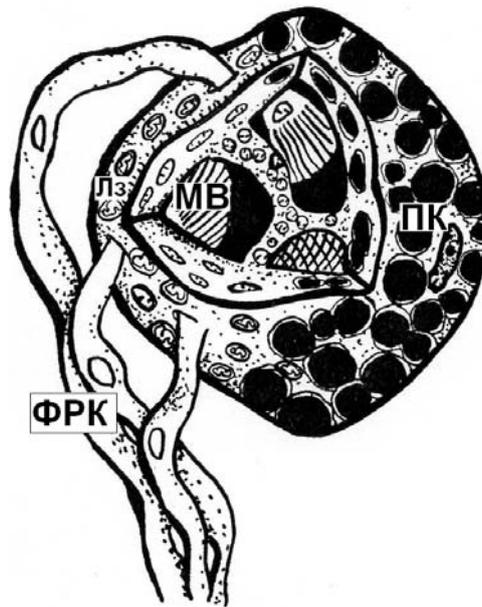


Рис. 2. *Polycelis tenuis*. Объемная реконструкция глаза: сферическая пигментированная клетка (ПК) окружает микровиллярные рабдомы (МВ) трех фоторецепторных клеток (ФРК). Наружные и внутренние беспигментные выросты ПК образуют линзовидное утолщение (Лз)

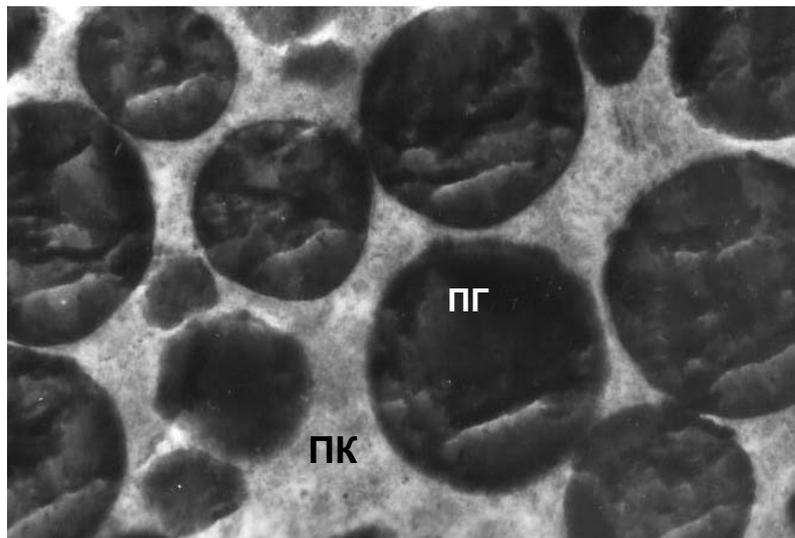


Рис. 3. *Polycelis tenuis* Пигментные гранулы (ПГ) в экранирующей зоне обкладочной клетки (ПК) глаза. $\times 21400$

пигментных клеток крупных глобулярных тел, заполненных фрагментами микровилль, указывают на утилитарную функцию пигментной клетки. Этот вывод согласуется с имеющимися в литературе сведениями о фагоцитарной деятельности пигментных клеток глаз планарий (род *Euplanaria*) [9] и высших животных (земноводных), у которых фагоцитоз старых сношенных дисков фоторецепторов осуществляется также пигментными клетками [10].

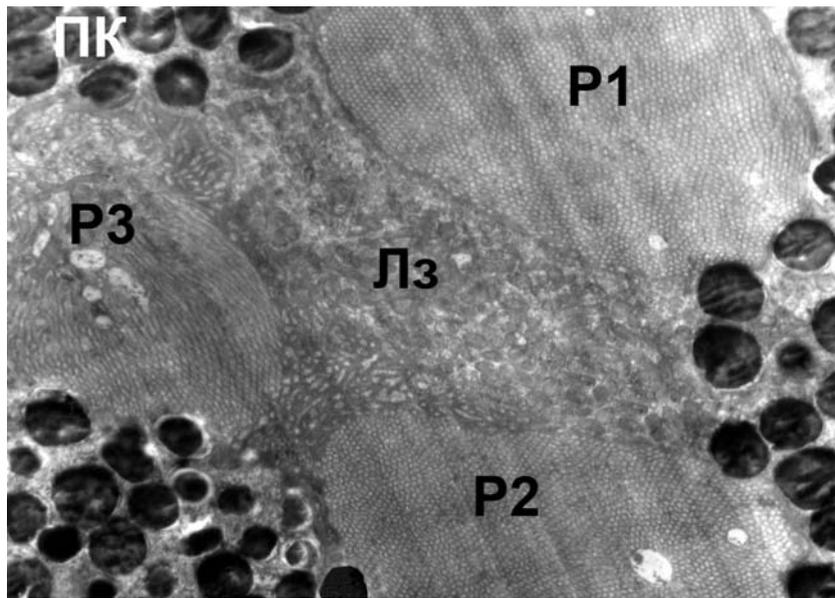


Рис. 4. *Polycelis tenuis*. Срез через передний край глаза. Рабдомы трех фоторецепторных клеток (P1, P2, P3) изолированы друг от друга беспигментными выростами опорной клетки, формирующими линзу (Лз). Микровилли двух зрительных клеток (P1 и P2) ориентированы параллельно друг другу, тогда как микровилли третьей клетки (P3) расположены в перпендикулярной плоскости. $\times 11300$

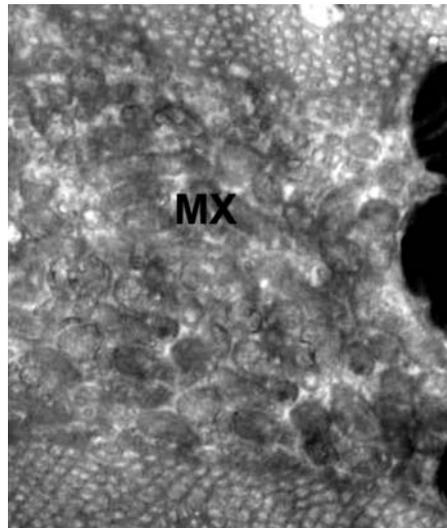


Рис. 5. Фрагмент линзы глаза *Polycelis tenuis*. Беспигментные выросты обкладочной клетки формируют рефракционный элемент глаза – линзу. Скопление митохондрий (MX) характерно для этой зоны. $\times 21200$

Постоянным структурным элементом всех краевых глаз *P. tenuis* как молодых, так половозрелых червей является линза (рис. 2, 4). Она образована цитоплазматическими отростками обкладочной клетки, отходящими от ее внешнего

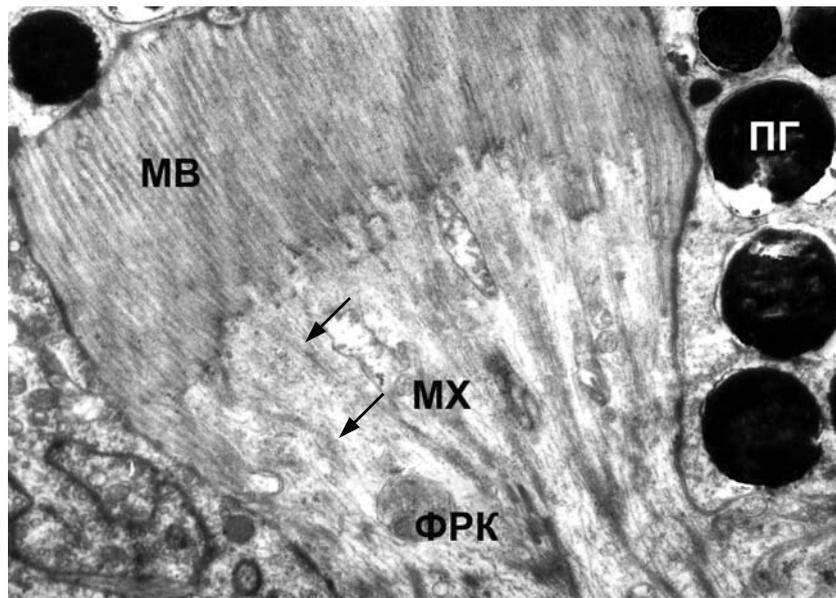


Рис. 6. *Polycelis tenuis*. Щетковидный рабдом фоторецепторной клетки (ФРК). Короткие микровиллы (МВ) отходят от вершины дендрита. В субмикровиллярной зоне отмечается высокая концентрация микротрубочек (стрелка) и митохондрий (МХ). $\times 18000$

края и от внутренней поверхности. Основными клеточными органеллами линзовидных выростов являются митохондрии (рис. 5). Высокая концентрация митохондрий в этой области вряд ли связана с функцией рефракции. Вероятней всего, многочисленные пигментные гранулы, составляющие светоизолирующий экран глаза, вытеснили митохондрии в беспигментную клеточную зону, преобразованную в рефракционный элемент.

Наличие трех фоторецепторных клеток характерно для глаз *P. tenuis* обеих возрастных категорий. Пигментная клетка окружает рабдомы трех фоторецепторов, два из которых лежат внутри пигментного бокала, а один расположен снаружи, среди линзовых отростков (рис. 2). Причем микровиллы первых двух клеток, как правило, параллельны друг другу, тогда как виллы третьего фоторецептора перпендикулярны им (рис. 4). Светочувствительные окончания всех трех рецепторных клеток обращены от света, то есть инвертированы. Микровиллы отходят от апикальной поверхности конического тела, образуя «щетку» (рис. 6). У молодых червей рабдомеры значительно меньше по своим размерам, чем у половозрелых экземпляров: у молодежи средний диаметр и длина вилок составляет 960 \AA и 3.8 мкм соответственно; у взрослых червей – 1100 \AA и 4.5 мкм . Меняется и структура рабдома: на ранних стадиях онтогенеза микровиллы упакованы более рыхло (расстояние между соседними органеллами – 350 \AA), чем на поздних этапах (расстояние между вилями у половозрелых форм сокращается до $80\text{--}100 \text{ \AA}$). На поперечных срезах хорошо видна плотная гексагональная упаковка микровилль. Рабдомеры у молодых червей ориентированы строго параллельно друг другу, у половозрелых – нередко перекручены. Таким образом, на примере цитологического сравнения рецепторных структур глаз *Polycelis tenuis* двух возрастов четко прослеживается определенная тенденция в их раз-

витии. В период раннего постэмбриогенеза (молодь) микровиллярный аппарат слабо дифференцирован, отличаясь относительно малыми размерами и рыхлой упаковкой. Тогда как рабдомеры у половозрелых форм, то есть на заключительном этапе онтогенетического развития, демонстрируют более совершенную структуру. Морфогенез фоторецепторного аппарата *P. tenuis* следует расценивать, на наш взгляд, как проявление общей тенденции в эволюции рабдомерных фоторецепторов Metazoa, когда «...в ходе эволюции рабдомер должен был стать достаточно длинным для того, чтобы обеспечить высокую абсолютную чувствительность фоторецептора... так как именно длина рабдомера является наиболее легко изменяемым фактором, определяющих абсолютную чувствительность фоторецептора» [11].

Корреляция между слабой степенью дифференцировки рецепторного аппарата и относительно крупными размерами беспигментной зоны глаз у молодежи свидетельствует, на наш взгляд, еще об одном способе повышения эффективности фоторецепции у ресничных червей, примеры которого находим и у турбеллярий других отрядов (например, у *Convoluta convoluta* отр. Acoela). Так, например, известно, что фоторецепторная мембрана светочувствительных клеток у *Convoluta convoluta* не имеет четко выраженных микровилль, а представлена лишь слабой складчатостью, при этом пигментная клетка глаза имеет вид широко раскрытой, почти плоской чаши [12, 13]. По-видимому, небольшое количество фотопигмента, связанного с мембраной сенсорного домена зрительной клетки, у ацель компенсируется увеличением светового потока, проходящего сквозь широкое отверстие глазного бокала.

В заключение можно констатировать, что результаты электронно-микроскопического исследования глаз *Polycelis tenuis* свидетельствуют об их соответствии (по количественным характеристикам) первому типу глаз (по Р. Гессе [14]) – типу *Planaria torva*. Тот же план строения демонстрируют и другие представители семейства *Planariidae*: двуглазые планарии рода *Phagocata* – *Ph. sibirica*, *Ph. fontinalis* [15, 16] и многоглазые планарии рода *Polycelis* [2, 3, 8]. Эти данные позволяют выделить единый для планариид морфологический тип глаз. Для этого типа характерны одна пигментированная обкладочная клетка и одна (или три) фоторецепторная клетка. Светочувствительные окончания зрительных клеток инвертированы относительно падающего света. Выявленные с помощью электронного микроскопа детали тонкого строения фоторецепторных органов *P. tenuis* позволяют существенно дополнить общую картину. В первую очередь следует отметить, что глаза планариид могут иметь не бокаловидную, а сферическую пигментную клетку. Во-вторых, глаза некоторых планариид (как, например, *P. tenuis*) имеют в своем арсенале рефракционный аппарат, что наряду с относительно крупными размерами «открытой» (оптически прозрачной) зоны пигментной клетки и совершенствованием в онтогенезе структуры рабдома представляется способом интенсификации светочувствительной функции глаз с малым набором фоторецепторных элементов. Наконец, в отличие от имеющих в литературе сведений, сравнительное электронно-микроскопическое исследование глаз различной локализации показало морфологическую однородность передних и боковых глаз *P. tenuis*, образованных одной пигментированной и тремя фоторецепторными клетками.

Summary

N.V. Shakurova. Ultrastructural Features of the Multiocular Photoreceptor System of *Planariidae* Family (Turbellaria: Tricladida).

The article views ultrastructural features of the multiocular planariiden eyes. General pattern of eye structure for *Planariidae* family planarians was revealed. It was showed that structure of all marginal eyes of *Polycelis tenuis* was in common. The photoreceptor organs consist of only pigmented spherical cell and three inverted visual cells. A lens was described as constant component of the eyes during post-embryogenesis. Fine structure changes of the photoreceptor organs for postembryogenesis are discussed.

Key words: photoreceptor organs, ultrastructure, *Polycelis tenuis*, multiocular receptor systems, eye morphogenesis.

Литература

1. *Дыганова Р.Я.* Биологическое разнообразие планарий (*Turbellaria*, *Tricladida*, *Paludicola*) Северной Евразии: Автореф. ... д-ра биол. наук. – М., 1995. – 62 с.
2. *Kuchiiwa T., Kuchiiwa S. Teshirogi W.* Zur Feinstruktur des Sinnesorgane von *Lineus ruber* (O.F. Muller) (Nemertini, Heteronemertini) // Comparative morphological studies on the visual systems in a binocular and a multiocular species of freshwater planarian // *Hydrobiologia*. – 1991. – V. 227. – P. 241–249.
3. *Голубев А.И., Дыганова Р.Я.* Ультраструктура и химическая природа фоторецепторов турбеллярии *Polycelis tenuis* (Tricladida: Paludicola) // Проблемы охраны вод и рыбных ресурсов. – Казань, 1983. – С. 211–214.
4. *Порфирьева Н.А., Дыганова Р.Я.* Планарии Европейской части СССР. Морфология, систематика, распространение. – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1987. – С. 76–85.
5. *Lender Th.* Sur l'inhibition de la regeneration du cerveau de la planaire *Polycelis nigra* // *C. R. Acad. Sci.* – 1955. – V. 241. – P. 1863–1865.
6. *Lender Th.* Recherches experimentales sur la nature et des proprietes de l'induction de la regeneration des yeux de la planaire *Polycelis nigra* // *J. Embriol. Exp. Morphol.* – 1956. – V. 4. – P. 196–216.
7. *Grasso M.* Sexuality and neurosecretion in freshwater planarians // Reinboth R. (ed.) *Intersexuality in the Animal Kingdom*. – Berlin, Heidelberg, New York: Springer Verlag, 1975. – P. 20–29.
8. *Pentz S.* Uber die Augendifferenzierung bei *Polycelis nigra* Ehrb. // *Roux'Arch Entwicklungsmech. Organismen*. – 1963. – Bd. 154, H. 6. – S. 495–505.
9. *Tamatani N.* Photoreceptive membrane turnover and phagocytic activity of pigment cells in the eye of *Euplanaria* // *Zool. Sci.* – Tokyo: Zool. Society of Japan, 1984. – V. 1, No 6. – P. 860.
10. *Young R.W.* Passage of newly formed protein through the connection between rods of retinal rods in the frog // *J. Ultrastr. Res.* – 1968. – V. 23. – P. 462–470.
11. *Грибакин Ф.Г.* Механизм фоторецепции насекомых. – Л.: Наука, 1981. – 248 с.
12. *Попова Н.В., Мамкаев Ю.В.* Ультраструктура глаз *Convoluta convoluta* (Turbellaria: Acoela) и их примитивные особенности // *Докл. АН СССР*. – 1985. – Т. 283, № 2. – С. 756–759.
13. *Yamasu T.* Fine structure and function of ocelli and sagittocysts of acoel flatworms // *Hydrobiologia*. – 1991. – V. 227. – P. 273–282.
14. *Hesse R.* Untersuchungen uber die Organe der Lichtempfindung bei niederen Thieren. II. Die Augen der Plathelminthes, insonheit der Tricladen Turbellarien // *Z. Wiss. Zool.* – 1897. – Bd. 62. – S. 527–582.

-
15. *Забусов И.П.* Исследования по морфологии и систематике планарий оз. Байкал. I. Род *Sorocelis* Grube // Труды о-ва естествоиспытателей при Императорском Казан. ун-те. – Казань, 1911. – Т. 43, Вып. 4. – С. 359–368.
 16. *Голубев А.И., Малютина Л.В., Сальникова М.М., Шакурова Н.В.* К изучению ультратонкого строения нервной системы сколецид и аннелид на кафедре зоологии беспозвоночных Казанского университета (1964–2004 гг.) // Учен. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. – 2005. – Т. 147, кн. 2. – С. 6–28.

Поступила в редакцию
19.02.09

Шакурова Наталия Владимировна – кандидат биологических наук, доцент кафедры зоологии беспозвоночных Казанского государственного университета.
E-mail: Natalya.Shakurova@ksu.ru