

УДК 595.123.1:591.463.11:591.465.11

**УЛЬТРАСТРУКТУРА ПОЛОВЫХ КЛЕТОК И ИХ  
ФОРМИРОВАНИЕ У БЕСКИШЕЧНОЙ ТУРБЕЛЛЯРИИ  
*Convoluta convoluta* (Acoela)**

Е.Е. Чернова, Я.И. Заботин, А.И. Голубев

**Аннотация**

В работе приводятся новые данные по ультратонкому строению и процессу формирования сперматозоидов и яйцеклеток бескишечной турбеллярии *Convoluta convoluta*. Половые клетки *C. convoluta* обладают рядом специфических особенностей. Для сперматозоидов доказано инвертированное положение аксонем жгутиков, закладка двух центральных микротрубочек на «кончике» хвостика спермия, тогда как на остальном протяжении спермий имеет аксонемы с формулой  $9 + 0$ , а также происхождение свободных аксиальных микротрубочек от кортикальных. В ооплазме *C. convoluta* отмечены проявления фагоцитарной активности в виде структур, напоминающих пищеварительные вакуоли, а также необычные «отечные» каналы гладкой эндоплазматической сети. Эти цитологические особенности подтверждают способность яйцеклеток *Acoela* к фагоцитозу, что свидетельствует об относительно слабой клеточной дифференциации этой группы беспозвоночных.

**Ключевые слова:** бескишечные турбеллярии (*Acoela*), сперматозоиды, яйцеклетки, ультраструктура.

**Введение**

Современная систематика отряда бескишечных турбеллярий в основном базируется на морфологии их половой системы на светооптическом [1–4] и ультраструктурном уровнях [5–10].

На сегодняшний день для ряда видов *Acoela* описана ультраструктура зрелых сперматозоидов и яйцеклеток [11–19]. Спермий имеют нитевидную или лентовидную форму и состоят из трех отделов: проксимального («головки») с ядром, среднего, содержащего митохондрии и электронно-плотные гранулы, и дистального («хвостика») с двумя инкорпорированными аксонемами. Наиболее важными ультраструктурными признаками мужских половых клеток являются формула аксонемы жгутика ( $9 + 2$ ,  $9 + 1$ ,  $9 + 0$  и иногда даже  $9 + 4$ ) и положение свободных микротрубочек, не входящих в состав аксонем (кортикальное, дистальное, аксиальное) [9, 16–20].

Яйцеклетки *Acoela* относятся к энтолецитальному типу, характерному для всех архоофорных турбеллярий [4]. Созревающие ооциты окружены дополнительными клетками (*accessory cells*), вероятно, выполняющими опорную или трофическую функцию [14, 21]. Ооплазма обычно содержит два типа включений: желточные гранулы и гранулы, формирующие оболочку [22–24].

Частные признаки ультраструктуры половых клеток, в особенности спермиев, давно используются в качестве как одного из самых надежных критериев для реконструкций филогенетических отношений внутри отряда бескишечных турбеллярий. То же можно сказать и о значении в филогении ацел сперматогенеза и оогенеза, выяснение тонких механизмов которых не нашло должного отражения в современной литературе. Настоящая работа посвящена изучению ультраструктуры и процесса формирования спермиев и яйцеклеток бескишечной турбеллярии *Convoluta convoluta* (Abildgaard, 1806) с помощью трансмиссионной электронной микроскопии.

## 1. Материалы и методы

*Convoluta convoluta*, представитель семейства Convolutidae Graff, 1905, является одним из самых распространенных видов Acoela и встречается от Баренцева и Белого морей до Черного. Конволюта достигает 5–6 мм в длину и обитает на литоральных и сублиторальных водорослях.

Конволюты были собраны из смывов с водорослей на литорали о-ва Сидоров (губа Чупа, Керетский архипелаг, Белое море) в июле 2009 г. и августе 2010 г. В этот период происходит окончательное созревание мужской и женской половой системы. Половая железа представляет собой парную гермафродитную гонаду, с дорсальной мужской и вентральной женской зоной. Соположительные органы *C. convoluta* включают выворачивающийся пенис, семенную бурсу и раздражающие грушевидные органы [2].

Черви были зафиксированы целиком в 1%-ном глутаровом альдегиде на 0.1 М фосфатном буфере. Материал обрабатывался для трансмиссионной электронной микроскопии по стандартной схеме – дополнительная фиксация 1%-ным раствором четырехокси осмия на 0.1 М фосфатном буфере, обезвоживание спиртовым рядом (от 30% до абсолютного) и ацетоном, заливка в эпоновую смолу.

Ультратонкие срезы были получены с помощью ультрамикротомы Reichert-Jung, контрастированы уранил-ацетатом и цитратом свинца. Просмотр ультратонких срезов для световой гистологии проводился на световом микроскопе Carl Zeiss Axio Imager A2, промеры производились с помощью программы Axio Vision Rel. 4.8. Просмотр и фотографирование ультратонких срезов осуществлялись с помощью трансмиссионного электронного микроскопа JEM-100 CX.

## 2. Результаты

**Спермиогенез.** Данные по спермиогенезу и строению зрелого спермия получены при изучении материала, собранного в июле 2009 г.

**Сперматоциты.** Сперматоциты *C. convoluta* располагаются в паренхиме группами по 5–6 клеток в тесном контакте друг с другом и представляют собой округлые клетки диаметром до 10 мкм. Их электронно-прозрачная гиалоплазма густо заполнена короткими расширенными каналами гранулированной эндоплазматической сети (ЭПС), мелкими митохондриями овальной или вытянутой формы с хорошо заметными кристами, диктиосомами комплекса Гольджи, состоящими из длинных вытянутых цистерн (до 1 мкм в длину) и мелких прозрачных пузырьков (рис. 1, а). Такое обилие органелл может быть объяснено

активными метаболическими процессами, происходящими в этих клетках. Из включений обращает на себя внимание присутствие в цитоплазме сперматоцитов мультивезикулярных телец различного диаметра и электронно-плотных гранул с прозрачным ободком (до 0.5 мкм в диаметре). Последние в процессе спермиогенеза войдут в состав «шейки» зрелых сперматозоидов (рис. 1, *b*).

*Сперматиды* имеют вытянутую форму, достигают 2–2.5 мкм в диаметре и по внешнему виду уже напоминают сперматозоиды. Они снабжены двумя свободными жгутиками, аксонемы которых имеют формулу  $9 + 0$  (рис. 1, *b, d*). В ходе спермиогенеза параллельно (и зачастую асинхронно) идут два процесса. Первый заключается в формировании аксиального цилиндра. Поначалу большинство свободных микротрубочек, не входящих в состав аксонем, занимает кортикальное положение, располагаясь равномерно по периферии сперматиды, а некоторые из них хаотично рассеяны в цитоплазме. Затем микротрубочки перемещаются к центру клетки и объединяются в один аксиальный цилиндр, достигающий в 1 мкм в поперечнике (рис. 1, *c*).

Второй процесс – это встраивание жгутиков в сперматиду (рис. 1, *c*). Каждая аксонема погружается в цитоплазму формирующейся половой клетки в направлении от дистального конца к проксимальному. При этом ядро мигрирует в проксимальный отдел будущего сперматозоида, оставляя на дистальном полюсе кинетосомы. В итоге рядом с ядром оказываются кончики аксонем, а не их основания. Это говорит о том, что для сперматозоидов *C. convoluta* характерно инвертированное положение жгутиков.

На кончике «хвостика» будущего сперматозоида, перед самой кинетосомой аксонема принимает вид  $9 + 2$  за счет появления двух очень коротких центральных микротрубочек (рис. 1, *f*). По мере погружения в цитоплазму аксонемы «одеваются» дополнительными мембранными обкладками. Поначалу каждая из них целиком окружена такой мембраной, а затем остается только внутренний или наружный полукружный фрагмент этой «оболочки» (рис. 1, *b–f*).

Следует подчеркнуть, что два этих процесса – погружение жгутиков и переход микротрубочек в аксиальное положение – происходят асинхронно. Одновременно можно наблюдать сперматиды как с погруженными жгутиками и кортикальными микротрубочками, так и со свободными жгутиками и аксиальным цилиндром.

*Зрелый сперматозоид C. convoluta* имеет нитевидную форму, достигает 2–2.5 мкм в диаметре и состоит из трех отделов: «головки», «шейки» и «хвостика». Основной объем «головки» занимает длинное вытянутое ядро, которое не просматривается только на самом проксимальном конце спермия («макушке»). В «шейке» содержатся многочисленные митохондрии, имеющие вытянутую или гантелевидную форму, и мелкие электронно-плотные гранулы. Вдоль всей длины сперматозоида проходят аксонемы двух жгутиков с формулой  $9 + 0$ , инкорпорированные в цитоплазму (рис. 1, *e*). Свободные цитоплазматические микротрубочки, не входящие в состав аксонем, занимают аксиальное положение. Они могут быть собраны в аксиальный цилиндр или представлять собой два полукружия, отделенных цитоплазматическими мембранами. Каждая аксонема «опоясана» дополнительной цитоплазматической мембраной, которая не сливается с наружной мембраной клетки.

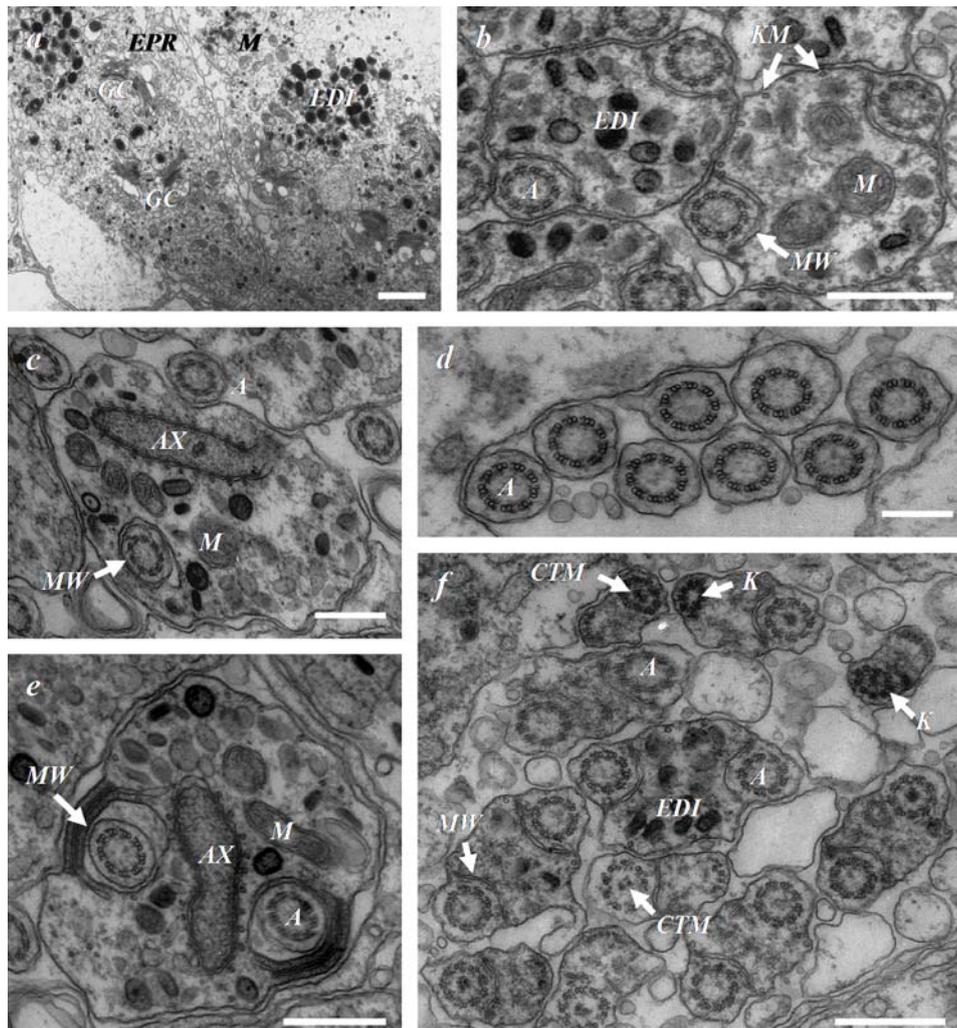


Рис. 1. Спермиогенез *C. convoluta*. *a* – сперматоциты, *b* – шейка ранних сперматид, *c* – поздняя сперматид, *d* – свободные жгутики, *e* – зрелый спермий в области шейки, *f* – хвостики спермиев. Обозначения: А – аксонема жгутика, АХ – аксиальный цилиндр, СТМ – центральные микротрубочки, EDI – электронно-плотные гранулы, EPR – эндоплазматический ретикулум, GC – Комплекс Гольджи, К – кинетосома, KM – кортикальные микротрубочки, М – митохондрия, MW – мембранные обкладки. Масштаб: *a, b, f* – 1 мкм, *c–e* – 0.5 мкм

**Оогенез.** У особей, собранных в августе 2010 г., в паренхиме были обнаружены яйцеклетки на различных стадиях созревания. Зона дифференциации молодых ооцитов находится преимущественно на вентральной стороне передней части тела. Более зрелые ооциты располагаются ближе к хвостовому отделу.

Наиболее ранние ооциты представляют собой крупные округлые клетки до 7–8 мкм в диаметре (рис. 2, *a*). Ядро диаметром до 3 мкм занимает чуть менее 1/3 от общего объема клетки. Хроматин в виде рыхлого хлопьевидного материала относительно равномерно рассеян по кариоплазме. Однако намечается тенденция к его уплотнению в виде небольших глыбок до 0.1 мкм в диаметре.

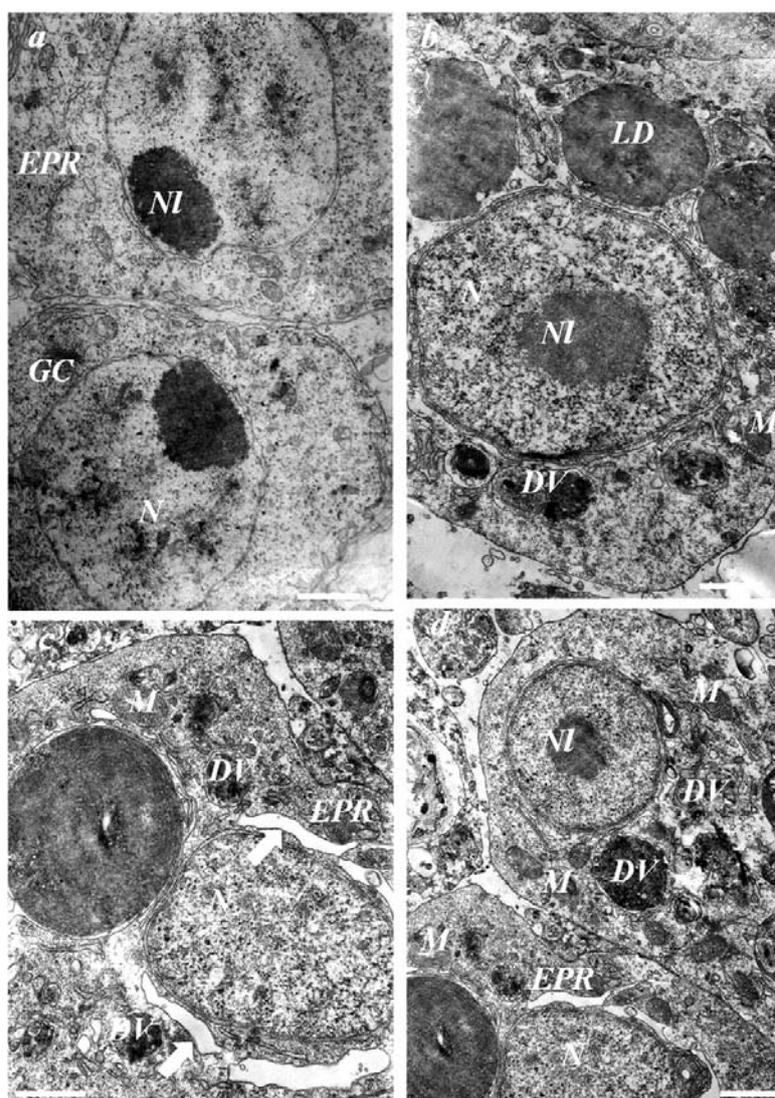


Рис. 2. Оогенез *C. convoluta*. *a* – ранние ооциты, *b* – липидные капли в «промежуточных» ооцитах, *c* – «отечные» каналы в ооцитах, *d* – «промежуточные» ооциты. Обозначения: DV – пищеварительные вакуоли, EPR – эндоплазматический ретикулум, GC – Комплекс Гольджи, LD – липидные капли, M – митохондрия, N – ядро, NL – ядрышко. Стрелками обозначены «отечные» каналы ЭПР. Масштаб: 1 мкм

Ядрышко хорошо выражено и занимает эксцентричное положение. Ооплазма заполнена большим количеством мелких митохондрий, каналов шероховатой и гладкой ЭПС, многочисленными свободными рибосомами, а также диффузными диктиосомами аппарата Гольджи.

Яйцеклетки на следующей стадии созревания, условно названные «промежуточными ооцитами», имеют округлую форму и достигают в диаметре более 10 мкм (рис. 2, *b*). Ядро с плотным компактным ядрышком занимает более 1/3 объема клетки. В структуре хроматина заметных изменений не происходит. С другой стороны, обращает на себя внимание заметное увеличение размера

митохондрий (до 1 мкм в поперечнике) и мощное разрастание в перикарионе каналов гладкой и шероховатой ЭПС, которые достигают ширины 0.5 мкм, что придает им довольно необычный, «отечный» вид (рис. 2, *c, d*). В отдельных участках ооплазмы каналы ЭПС формируют мультиламеллярные структуры правильной геометрической формы (рис. 2, *c, d*). Общая картина строения ооплазмы дополняется крупными липидными каплями (до 2 мкм в диаметре), скоплениями свободных рибосом и мелкими электронно-прозрачными пузырьками (рис. 2, *b*). Наиболее интересными структурами в созревающих ооцитах оказались специфические округлые образования диаметром 0.7–1 мкм, по внешнему виду напоминающие пищеварительные вакуоли центральной паренхимы (рис. 2, *b–d*). Их содержимое включает мелкие прозрачные пузырьки и электронно-плотные частицы, вероятно, представляющие собой клеточные дериваты.

*Зрелые ооциты* имеют округлую или эллипсоидную форму, достигают 33 мкм в диаметре и лежат в толще паренхимы предротовой области. Дополнительных клеток, окружающих и питающих яйцеклетки, описанных у ряда видов *Асоела* другими авторами [4, 14, 24], обнаружено не было. Ядро по-прежнему располагается эксцентрично и занимает почти половину объема всего ооцита. Диаметр его достигает 12 мкм, а хроматин равномерно распределен в виде электронно-плотных зерен.

### 3. Обсуждение

В ходе исследования у собранных в разное время *Convoluta convoluta* наблюдались существенные различия в степени развития полового аппарата и половых клеток. В частности, у особей, собранных в июле, не было обнаружено яйцеклеток, а в августе – сперматозоидов. Эти различия объясняются сезонной динамикой полового цикла. По наблюдениям Ю.В. Мамкаева [2], половая зрелость у конволюты наступает в июне, и к этому времени у нее формируются пенис, бурса, половые отверстия и грушевидные органы. В июле после спаривания начинается процесс откладки яиц, а в августе у конволют исчезают копулятивные органы и не обнаруживаются сперматозоиды.

Ультраструктурные особенности спермиогенеза и оогенеза *C. convoluta* ранее описаны не были. В литературе присутствуют лишь сведения по тонкому строению зрелых сперматозоидов этого вида, согласно которым аксонема жгутика имеет формулу  $9 + 0$ , а свободные микротрубочки занимают аксиальное положение [25]. По нашим данным, формирование половых клеток является более сложным процессом, чем предполагалось ранее.

Оказалось, что у *C. convoluta* жгутики формируются лишь на стадии сперматиды. Такое позднее появление жгутиков характерно для большинства модифицированных спермиев беспозвоночных [26]. Исключение составляет бескишечная турбеллярия *Haploposthia opisthorchis*, у которой жгутики образуются значительно раньше – еще на стадии сперматогоний или сперматоцитов [20].

В нашей работе впервые приводятся доказательства инвертированного происхождения жгутиков у *C. convoluta*. Это подтверждается обнаружением на кончике хвостового отдела сперматиды (и, соответственно, спермия) кинетосом жгутиков. Процесс погружения аксоном сопровождается появлением вокруг них ранее не описанных у турбеллярий многослойных мембранных обкладок, имеющих,

по всей вероятности, опорное значение (рис. 1, *b-f*). Инвертированное положение жгутиков характерно для большинства турбеллярий [11, 27, 28], и в том числе для бескишечных [9, 20]. Исключением среди ресничных червей являются немертодерматиды, в спермиях которых единственный жгутик занимает неинвертированное положение [29], что является предметом для дальнейших дискуссий о филогенетическом положении этого отряда в пределах типа Plathelminthes.

Хочется обратить внимание еще на ряд ультраструктурных особенностей в строении сперматид и зрелых спермиев. На кончике «хвостика» сперматиды *C. convoluta* перед кинетосомами в аксонемах жгутиков был впервые обнаружен участок с двумя очень короткими центральными микротрубочками, меняющими их формулу с  $9 + 0$  на  $9 + 2$  (рис. 1, *f*). Следует подчеркнуть, что процесс формирования локомоторного аппарата спермиев *C. convoluta* является многоступенчатым. Оказалось, что в сперматидах микротрубочки занимают кортикальное положение, а в сформированных сперматозоидах они объединяются в аксиальный цилиндр (рис. 1, *b-e*). Интересно отметить, что процессы формирования аксиального цилиндра и погружения жгутиков идут параллельно и независимо. Кортикальные микротрубочки свойственны спермиям и сперматидам примитивных Acoela [12, 13, 20, 30] и не были ранее отмечены у довольно высокоорганизованных конволютид [5, 9, 16].

Все вышеизложенное свидетельствует о том, что мы имеем дело с очень интересными примерами рекапитуляции на клеточном уровне. Она заключается в том, что в ходе спермиогенеза высшей ацелы *C. convoluta* у созревающих сперматид проявляются ультраструктурные особенности сперматозоидов более примитивных ацел – аксонема  $9 + 2$  и кортикальное положение микротрубочек. В зрелых спермиях *C. convoluta* эти детали уже не отмечаются. Этот факт еще раз подтверждает предположение о том, что в ходе эволюции спермиев Acoela происходит смена формулы аксонемы с  $9 + 2$  на  $9 + 0$ , а кортикальных микротрубочек – на аксиальные [9, 16].

Оогенез бескишечных турбеллярий к настоящему моменту не получил должного освещения в литературе, хотя он, как и сперматогенез, представляет несомненный интерес для решения вопросов систематики и филогении. В нашей работе впервые дается описание строения и процесса созревания женских половых клеток *C. convoluta*.

Выделены три последовательные стадии созревания ооцитов. На первой стадии развития ооциты имеют относительно небольшие размеры и богатую органеллами ооплазму, что свидетельствует об активном метаболизме клеток. В «промежуточных» ооцитах (вторая стадия) присутствуют расширенные «отечные» каналы ЭПС, мультиламеллярные тельца, а также структуры, имеющие сходство с пищеварительными вакуолями (рис. 2, *b-d*). Этот последний тип включений свидетельствует о способности ооцитов *C. convoluta* к фагоцитозу. Некоторыми авторами были описаны случаи активного поглощения симбиотических зооксантелл развивающимися ооцитами бескишечных турбеллярий, в частности *C. convoluta* [2] и *Waminoa brickneri* [31]. Однако данных о фагоцитозе каких-либо других элементов в литературе нет. Возможно, таким способом обеспечивается питание растущих ооцитов. Мы полагаем, что способность ооцитов *C. convoluta* к фагоцитозу следует считать следствием еще слабой клеточной

дифференцировки бескишечных турбеллярий. Вероятно, именно фагоцитарной активностью ооцитов *C. convoluta* можно объяснить отсутствие в ооцитах желточных гранул, а вокруг них трофических дополнительных клеток, описанных для некоторых видов Acoela [14, 24]. Зрелые ооциты характеризуются крупными размерами и объемным ядром с хорошо выраженным ядрышком.

В отличие от конволюты, в процессе оогенеза ацел *Actinoposthia beklemischevi* [14, 20] и *Symsagittifera psammophila* [22] выделяется только две стадии: превителлогенные ооциты с гранулами, формирующими оболочку, и вителлогенные, содержащие желточные гранулы и липидные капли.

Ранее в ооцитах ацел *Isodiametra pulchra* [24] и *A. beklemischevi* [14] было описано два типа мембранно-ограниченных включений – желточные гранулы и гранулы, формирующие оболочку. По нашим данным, в яйцеклетках *C. convoluta* присутствует только один тип включений – крупные электронно-плотные липидные гранулы (рис. 2, б). По-видимому, состав и строение включений в ооплазме яйцеклеток являются видоспецифичными признаками и могут быть использованы в филогенетике Acoela.

Таким образом, в ходе изучения спермиогенеза и оогенеза *C. convoluta* нами были описаны некоторые новые ультраструктурные особенности половых клеток бескишечных турбеллярий, расширяющие представления об их организации. К ним относятся смена в ходе спермиогенеза кортикального положения микротрубочек на аксиальное, наличие у аксоном жгутиков короткого участка с формулой  $9 + 2$  и присутствие в ооплазме пищеварительных вакуолей. Последняя особенность свидетельствует о том, что питание развивающихся ооцитов *C. convoluta* в ходе оогенеза происходит путем активного захвата ими клеточных элементов материнского организма.

### Summary

*E.E. Chernova, Ya.I. Zobotin, A.I. Golubev. Ultrastructure of Gametes and Their Formation in the Acoel Turbellarian Convoluta convoluta (Acoela).*

In this paper, new data on the ultrastructure and the process of formation of sperms and oocytes in the acoel turbellarian *Convoluta convoluta* are presented. The spermatozoa of *C. convoluta* possess a number of specific features, such as the inverted position of axonemes in sperm flagella, the presence of two central microtubules in the “tip” of the sperm tail, whereas the rest part of the sperm has  $9 + 0$  axonemes and the origin of the free axial microtubules from the cortical ones. The ooplasm of *C. convoluta* shows the signs of phagocytic activity, such as structures resembling digestive vacuoles, and the unusual “edematous” channels of smooth endoplasmic reticulum. These cytological peculiarities confirm the phagocytic ability of oocytes in Acoela, which indicates a relatively low cell differentiation in this group of invertebrates.

**Key words:** acoel turbellarians (Acoela), spermatozoa, oocytes, ultrastructure.

### Литература

1. Westblad E. Studien über skandinavische Turbellaria Acoela. V. // Ark. Zool. – 1948. – V. 41A, No 7. – P. 1–82.
2. Мамкаев Ю.В. Очерки по морфологии бескишечных турбеллярий // Труды Зоол. ин-та АН СССР. – 1967. – Т. 44. – С. 26–108.

3. *Von Dörjes J.* Die Acoela (Turbellaria) der Deutschen Nordseeküste und ein neues System der Ordnung // *Zeitschr. Zool. Syst. Evolutionsforsch.* – 1968. – Bd. 6, H. 1. – S. 56–452.
4. *Иванов А.В., Мамкаев Ю.В.* Ресничные черви, их происхождение и эволюция. – Л.: Наука, 1973. – 223 с.
5. *Hooge M.D., Haye P.A., Tyler S., Litvaitis M.K., Kornfield I.* Molecular systematics of the Acoela (Acoelomorpha, Platyhelminthes) and its concordance with morphology // *Mol. Phylogenet. Evol.* – 2002. – V. 24, No 2. – P. 333–342.
6. *Hooge M.D., Tyler S.* New tools for resolving phylogenies: a systematic revision of the Convolutidae (Acoelomorpha, Acoela) // *J. Zool. Syst. Evol. Res.* – 2005. – V. 43, No 2. – P. 100–113.
7. *Hooge M.D., Tyler S.* Concordance of molecular and morphological data: The example of the Acoela // *Integrat. Compar. Biol.* – 2006. – V. 46, No 2. – P. 118–124.
8. *Райкова О.И.* О филогенетическом значении ультраструктурных признаков турбеллярий // *Труды Зоол. ин-та АН СССР.* – 1991. – Т. 241. – С. 26–47.
9. *Петров А.А.* Ультраструктурные и гистохимические особенности половой системы бескишечных турбеллярий (Acoela) и их филогенетическое значение: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – СПб., 2007. – 21 с.
10. *Achatz J.G., Hooge M., Wallberg A., Jondelius U., Tyler S.* Systematic revision of acoels with 9 + 0 sperm ultrastructure (Convolutida) and the influence of sexual conflict on morphology // *J. Zool. Syst. Evol. Res.* – 2010. – V. 48, No 1. – P. 9–32.
11. *Hendelberg J.* Comparative morphology of turbellarian spermatozoa studied by electron microscopy // *Acta Zool. Fenn.* – 1977. – V. 154. – P. 149–162.
12. *Raikova O.I., Justine J.-L.* Ultrastructure of spermiogenesis and spermatozoa in three Acoels (Platyhelminthes) // *Ann. Sci. Nat. Zool. Biol. Anim.* – 1994. – V. 15, No 2. – P. 63–75.
13. *Raikova O., Justine J.-L.* Microtubular system during spermiogenesis and in the spermatozoon of *Convoluta saliens* (platyhelminthes, acoela): Tubulin immunocytochemistry and electron microscopy // *Mol. Reprod. Dev.* – 1999. – V. 52, No 1. – P. 74–85.
14. *Raikova O., Falleni A., Gremigni V.* Oogenesis in *Actinoposthia beklemishevi* (Platyhelminthes, Acoela): an ultrastructural and cytochemical study // *Tissue Cell.* – 1995. – V. 27, No 6. – P. 621–633.
15. *Raikova O., Flyatchinskaya L., Justine J.-L.* Acoel spermatozoa: ultrastructure and immunocytochemistry of tubulin // *Hydrobiologia.* – 1998. – V. 383, No 1–3. – P. 207–214.
16. *Petrov A., Hooge M., Tyler S.* Ultrastructure of sperms in Acoela (Acoelomorpha) and its concordance with molecular systematics // *Invertebr. Biol.* – 2004. – V. 123, No 3. – P. 183–197.
17. *Tekle Y.I., Justine J.L., Raikova O.I., Hendelberg J., Jondelius U.* Ultrastructural and immunocytochemical investigation of acoel sperms with 9 + 1 axoneme structure: new sperm characters for unraveling phylogeny in Acoela // *Zoomorphology.* – 2007. – V. 126, No 1. – P. 1–16.
18. *Заботин Я.И., Голубев А.И.* Ультраструктура сперматозоидов бескишечной турбеллярии *Archaphanostoma agile* (Acoela) // *Учен. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки.* – 2009. – Т. 151, кн. 2. – С. 84–94.
19. *Заботин Я.И., Голубев А.И.* Ультраструктура сперматозоидов четырех видов бескишечных турбеллярий (Acoela) и ее значение для систематики // *Зоол. журн.* – 2011. – Т. 90, № 1. – С. 3–12.
20. *Райкова О.И.* Сравнительное исследование ультраструктуры бескишечных турбеллярий: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Л., 1989. – 23 с.

21. Rieger R.M., Tyler S., Smith J.P.S., Rieger G.E. Platyhelminthes: Turbellaria // Microscopic Anatomy of Invertebrates. V. 3: Platyhelminthes and Nemertinea. – N. Y.: Wiley-Liss, 1991. – P. 7–140.
22. Falleni A., Gremigni V. Ultrastructural study of oogenesis in the acoel turbellarian *Convolvata* // Tissue Cell. – 1990. – V. 22, No 3. – P. 301–310.
23. Gremigni V., Falleni A. Characters of the female gonad and the phylogeny of Platyhelminthes // Hydrobiologia. – 1998. – V. 383. – P. 235–242.
24. Chandler R.M., Thomas M.B., Smith J.P.S. The Role of Shell Granules and Accessory Cells in Eggshell Formation in *Convolvata pulchra* (Turbellaria, Acoela) // Biol. Bull. – 1992. – V. 182. – P. 54–65.
25. Мамкаев Ю.В., Иванов В.П. Электронномикроскопическое исследование сперматозоидов бескишечной турбеллярии *Convolvata convoluta* // Отчетная науч. сессия по итогам работ 1969 г.: Тез. докл. – Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1970. – С. 12–13.
26. Реунов А.А., Малахов В.В. Эволюция строения сперматозоидов у беспозвоночных // Усп. соврем. биол. – 1993. – Т. 113, Вып. 1. – С. 3–16.
27. Hendelberg J. Functional aspects of flatworm sperm morphology // The Functional Anatomy of Spermatozoon. – London; N. Y.: Pergamon Press, 1974. – P. 299–309.
28. Hendelberg J. The phylogenetic significance of sperm morphology in the Platyhelminthes // Hydrobiologia. – 1986. – V. 132, No 1. – P. 53–58.
29. Lundin K., Hendelberg J. Is the sperm type of the Nemertodermatida close to that of the ancestral Platyhelminthes? // Hydrobiologia. – 1998. – V. 383, No 1–3. – P. 197–205.
30. Boone M., Willems M., Claeys M., Artois T. Spermatogenesis and the structure of the testes in *Isodiametra pulchra* (Isodiametridae, Acoela) // Acta Zoologica. – 2011. – V. 92, No 2. – P. 101–108.
31. Barneah O., Brickner I., Hooge M., Weis V., Benayahu Y. First evidence of maternal transmission of algal endosymbionts at an oocyte stage in a triploblastic host, with observations on reproduction in *Waminoa brickneri* (Acoelomorpha) // Invertebrate Biol. – 2007. – V. 126, No 2. – P. 113–119.

Поступила в редакцию  
10.02.12

---

**Чернова Екатерина Евгеньевна** – студент кафедры зоологии беспозвоночных Казанского (Приволжского) федерального университета.

E-mail: [chern.ekaterina@gmail.com](mailto:chern.ekaterina@gmail.com)

**Заботин Ярослав Игоревич** – кандидат биологических наук, ассистент кафедры зоологии беспозвоночных Казанского (Приволжского) федерального университета.

E-mail: [Yaroslav\\_Zabotin@rambler.ru](mailto:Yaroslav_Zabotin@rambler.ru)

**Голубев Анатолий Иванович** – доктор биологических наук, профессор кафедры зоологии беспозвоночных Казанского (Приволжского) федерального университета.

E-mail: [Anatolii.Golubev@ksu.ru](mailto:Anatolii.Golubev@ksu.ru)