

АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ
им. А. О. КОВАЛЕВСКОГО

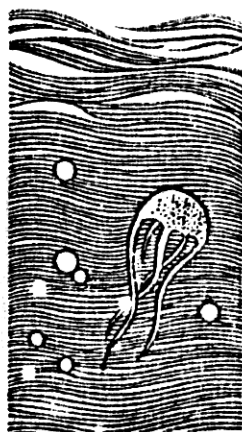
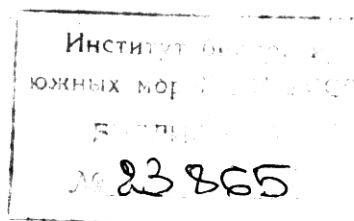
ПРОСВЕЩЕНИЕ

А. КОВАЛЕВСКИЙ»

ЭКСПЕДИЦИОННЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ В СРЕДИЗЕМНОМ МОРЕ

В МАЕ — ИЮЛЕ 1970

66-й РЕЙС НИС «АКАДЕМИК



«НАУКОВА ДУМКА»
КИЕВ-1971

Анатомия и гистология пищеварительной
системы двух неправильных ежей
Spatangus purpureus O.F. Muller и
Brissopsis lyrifera Forbes

При изучении питания животных большое значение имеет знание морфологии их пищеварительной системы. Исследования экологической морфологии пищеварительной системы, проводимые в сравнительном аспекте, позволяют понять эволюцию того или иного способа питания и выявить различные приспособления как в морфологическом строении, так и в функционировании пищеварительной системы.

Структуре и функции пищеварительной системы иглокожих посвящено несколько современных работ. Хейяши (*Hayashi, 1935*) и Андерсен (*Andersen, 1953, 1959*) изучали строение пищеварительной системы у морских звезд; Оомен (*Oomen, 1925*), Стотт (*Stott, 1957*) и Фиш (*Fish, 1967*) исследовали строение и функционирование кишечника голотурий. Анатомии и гистологии пищеварительной системы морских ежей посвящены работы Стотта (*Stott, 1955*), Фиджи (*Fiji, 1961*), Холланда и Ниметца (*Holland and Nimetz, 1961*), однако все они относятся к правильным ежам и растительноядным формам. О пищеварительной системе неправильных ежей — грунтоедов-глутальщиков имеются лишь общие сведения по её анатомии в руководствах по зоологии и сравнительной анатомии (Догель, 1938; Федотов, 1950; *Traite de Zoologie*, XI, 1948). Гистология и функционирование пищеварительной системы неправильных морских ежей не изучались.

Эта работа посвящена анатомии и гистологии пищеварительной системы двух неправильных ежей — *Spatangus purpureus* и *Brissopsis lyrifera*. Материал собирался в 66-м рейсе на нис "Академик А.Ковалевский" в Средиземном море тралом Сигсби на песчаных илах или

илистых песках. Ежей вскрывали и отпрепаровывали их пищеварительный тракт. Кусочки пищеварительного тракта фиксировали жидкостью Буэна, заливали в парафин и приготавливали срезы толщиной 5 - 7 мк. Срезы окрашивали гематоксилином Гайденгайна и многоцветно по Маллори.

Анатомия пищеварительной системы *Spatangus purpureus* и *Brissopsis lyrifera*

В связи с заглатыванием грунта аристотелев фонарь у неправильных ежей отряда *Spatangoidae* редуцируется. Ротовое отверстие помещается на нижней поверхности тела, ближе к переднему концу; анальное отверстие у *S. purpureus* - также на нижней стороне у заднего конца тела, у *B. lyrifera* анальное отверстие лежит на задней боковой поверхности тела. Ротовое отверстие в виде довольно широкой поперечной щели помещается в конце неглубокой воронки, нижний край воронки выдается в виде лопатовидного выроста, с помощью которого ежи набирают в ротовое отверстие ил. Глотка у неправильных ежей в связи с редукцией аристотелева фонаря отсутствует, ротовое отверстие ведёт непосредственно в пищевод.

Пищевод в виде неширокой трубки тянется назад (рис. 1). Вдоль внутренней поверхности пищевода *S. purpureus* проходят продольные складки, состоящие из расположенных в ряд выростов; у *B. lyrifera* внутренняя стенка пищевода гладкая. В том месте, где пищеварительный тракт делает первый поворот, пищевод переходит в значительно более толстую среднюю кишку, особенно резко этот переход выражен у *S. purpureus*. Средняя кишка, направленная вперёд, образует полтора оборота по часовой стрелке, затем резко поворачивает назад и образует ещё один оборот в обратном направлении, после чего переходит в постепенно сужающуюся прямую кишку. Первый оборот кишки у обоих видов окрашен в серый цвет. У *S. purpureus* у переднего конца кишки видны тёмные бугорки, в начале второго оборота по наружному краю кишки проходит узкая коричневая полоска, вскоре кончающаяся. У *B. lyrifera* вся средняя кишка, начиная со второго оборота, окрашена в коричневый цвет.

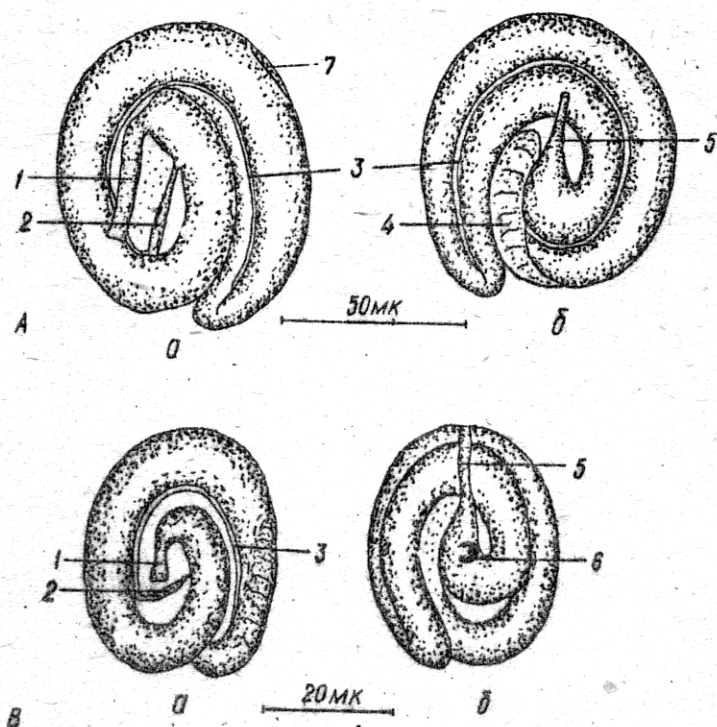


Рис.1. Общий вид пищеварительной системы:

А - *Spatanguis pectinatus* В - *Bryozopsis*

bryopora (а - вид снизу, б - вид сверху)

1 - пищевод, 2 - начальная часть сифона,

3 - тонкая часть сифона, 4 - железа средней

кишки, 5 - задняя кишка, 6 - чёрный карман,

7 - коричневая лента в начале второго оборота кишки

В начале первого оборота средней кишки от её внутреннего края отходит сифон. Он направлен вперёд независимо от кишки, но через пол-оборота кишечника он подходит к нему и тянется вдоль внутреннего края кишки; через полтора оборота кишки он открывается в неё. У *B. lutyreta* первая свободная часть сифона представлена в виде довольно широкой трубки, у *S. purpureus* свободная часть сифона окружена очень толстой соединительнотканной оболочкой. Дальнейшая часть сифона, тянувшаяся вдоль кишки и у того и у другого вида имеет вид тонкой трубки.

В отличие от правильных ежей пищеварительный тракт *S. purpureus* и *B. lutyreta* имеет открывающиеся в него железы. У *S. purpureus* в среднюю кишку через пол-оборота открывается большая коричневая железа, имеющая вид большого вытянутого овального мешка. У *B. lutyreta* в конце средней кишки перед началом прямой задней кишки имеется большой чёрный карман, также, вероятно, железистого характера.

Гистология пищеварительного тракта

Spatangus purpureus

Стенка пищеварительного тракта *S. purpureus* состоит из эпителия, соединительнотканного и мышечного слоёв и перитония. Складки пищевода *S. purpureus* выстланы сравнительно низким эпителием высотой до 30 мк (рис. 2,а). Эпителиальные клетки маленькие, узкие с овальными или округлыми светлыми ядрами размером 3-4 мк, с тёмными ядрышками. Ядра располагаются в эпителии очень плотно на разных уровнях. Цитоплазма эпителиальных клеток светлая. Чётко выражена базальная мембрана эпителия. Среди эпителиальных клеток в небольшом количестве встречаются маленькие мукусные клетки, расположенные в верхней части эпителия. Под эпителием лежит очень толстый слой соединительной ткани, в которой много гроздьев небольших желтоватых гранул экскретного характера. Ниже размещается тонкий слой продольных, а ещё ниже слой кольцевых мышечных волокон. Снаружи пищевод одет очень

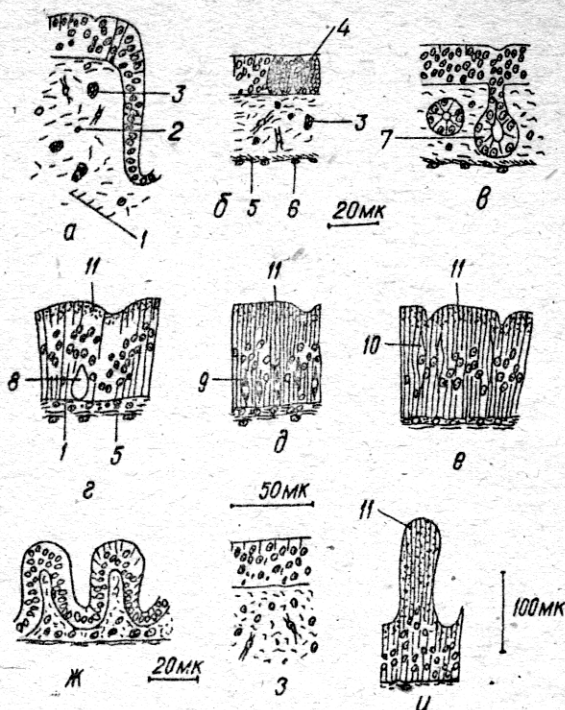


Рис. 2. Гистологическое строение пищеварительного тракта *Spatargus purpuratus* (а - пищевод, б - скопление фуксинофильных клеток в переднем конце средней кишки, в - зона эпителия с субэпителиальными капсулами, г - первый оборот средней кишки, д - область коричневой полоски в начале второго оборота средней кишки, е - второй оборот средней кишки, ж - последний оборот средней кишки, з - задняя кишка, и - железа средней кишки): 1 - соединительная ткань, 2 - амебоциты, 3 - гранулы экскретов, 4 - гранулярные клетки, 5 - мышечный слой, 6 - ядра клеток перитонеального эпителия, 7 - субэпителиальные капсулы, 8 - вакуолярные клетки, 9 - железистые клетки, окрашивающиеся гематоксилином, 10 - мукусные клетки, 11 - гранулы эпителиальных клеток.

тонким перитонеальным эпителием, видны только расположенные в ряд ядра.

При переходе пищевода в среднюю кишку пищеварительный тракт *S. purpuraceus* значительно расширяется. Эпителий переднего конца средней кишки напоминает эпителий пищевода, но складки здесь отсутствуют; только на небольших участках могут образовываться очень низкие складки, высота эпителия 10–30 мк. Местами в эпителии переднего конца средней кишки встречаются большие скопления гранулярных клеток овальной формы, цитоплазма которых заполнена округлыми гранулами размером 2–3 мк (рис. 2,б). Гранулы гранулярных клеток окрашиваются фуксином. На препаратах, окрашенных гематоксилином, они имеют вид светлых пузырьков, окруженных мелкими, интенсивно окрашенными зернами. Около места выхода из средней кишки сифона обширная зона стенки кишки имеет очень своеобразное строение. В подстилающей соединительной ткани здесь находится большое количество округлых капсул диаметром 18–23 мк, стенки которых выстланы маленькими клетками с округлыми ядрами. От капсул тянутся длинные каналы, открывающиеся наружу у поверхности эпителия (рис. 2,в).

Дальше, за сифоном первый оборот средней кишки выстлан довольно высоким эпителием, высотой 50–80 мк (рис. 2,г); на нижней стенке кишки встречаются участки более низкого эпителия (до 20–30 мк). Эпителиальные клетки цилиндрические с овальными ядрами размером 4–5 мк; апикальные части клеток заполнены мелкими, окрашивающимися гематоксилином гранулами. Около поверхности эпителиальных клеток часто видны округлые капли с мелкими гранулами – отделившиеся концы эпителиальных клеток с пищеварительными ферментами. В первой половине первого оборота средней кишки в базальной части эпителия встречаются большие светлые вакуолярные клетки, вакуоли которых иногда заполнены мелкими желтыми светопреломляющими гранулами; эти клетки, вероятно, являются экскреторными. Во второй половине первого оборота средней кишки часто встречаются бокаловидные мукус-

ные клетки, расположенные в верхней части эпителия. Соединительнотканый слой первого оборота кишки довольно тонкий.

Первая половина второго оборота средней кишки выстлана таким же высоким (до 70–80 мк), как и первый оборот, эпителием. В начале второго оборота средней кишки в области коричневой полосы среди эпителиальных клеток встречается большое количество железистых клеток; окрашивающихся гематоксилином. Нижняя часть железистых клеток более широкая, лежит в базальной части эпителия, там же располагаются овально-продолговатые, слабоокрашивающиеся ядра железистых клеток (рис. 2, д). Соединительнотканная оболочка здесь также очень тонкая; в ней встречается небольшое количество гроздьев желтоватых гранул.

Последний оборот средней кишки выстлан низким эпителием высотой 15–20 мк (рис. 2, ж); на верхней стенке кишки эпителий образует небольшие складки. Цитоплазма эпителиальных клеток светлая, по краю эпителия проходит бороздчатая жёёмка. Светлые ядра с несколькими ядрышками плотно располагаются в эпителии. Соединительнотканый слой кишки очень тонкий. В соединительной ткани встречаются амебоциты и гранулоциты — клетки с маленьким, как у амебоцитов, ядром и цитоплазмой, заполненной желтоватыми гранулами.

Задняя кишка имеет такое же строение, но соединительнотканый слой значительно толще, и в нем встречаются гроздьи желтоватых гранул и большое количество амебоцитов. Амебоцитов много и в эпителии, их ядра отличаются от ядер эпителиальных клеток своими размерами. Эпителий здесь может быть немного выше, чем в последнем обороте средней кишки. Сифон выстлан низким цилиндрическим эпителием, высотой 14–25 мк. Железа средней кишки *S. ripripicus* представляет большой мешок, стенка которого выстлана очень высоким эпителием, причём высота эпителиальных клеток неодинакова: наблюдается чередование клеток высотой до 250 мк, образующих длинные узкие лопасти, и более низких эпителиаль-

ных клеток (до 90 мк) в промежутках между ними (рис. 2, в). Овальные ядра, размером 5 мк, чаще лежат в нижней или средней части узких эпителиальных клеток. Цитоплазма клеток светлая, апикальные части клеток заполнены интенсивно окрашивающимися гематоксилином гранулами размером в 1 мк. Помимо этого основного типа клеток, изредка встречаются такие же узкие клетки, цитоплазма которых равномерно окрашивается гематоксилином.

Гистология пищеварительного тракта

Brissopsis lyrifera

Стенка пищеварительного тракта *B. lyrifera* как и *S. purpuriteus* образована эпителием, соединительнотканым и мышечным слоями и перитонеальным эпителием.

Эпителий пищевода очень низкий, высотой 4–6 мк; овальные ядра занимают почти всю высоту эпителия пищевода. Иногда в эпителии встречаются гроздьи желтоватых гранул. Соединительнотканый и мышечный слой и перитонеальный эпителий тонкие (рис. 3, а).

У переднего конца средней кишки возле отверстия сифона имеется широкий пояс, в соединительной ткани которого содержатся такие же, как и у *S. purpuriteus* капсулы с длинным протоком, открывающимся у поверхности эпителия (рис. 3, б). За сифоном эпителий первого оборота средней кишки довольно высокий (40–55 мк) и ровный; он не образует складок. Эпителий состоит из правильного ряда высоких цилиндрических клеток. Округлые ядра лежат в нижней половине клеток, верхняя половина клеток содержит мелкие гранулы, но капель у поверхности эпителия не образуется. Изредка в эпителии встречаются гроздьи желтоватых гранул. Соединительнотканый слой тонкий, содержит гроздьи желтоватых гранул.

Вся остальная часть средней кишки, окрашенная в коричневый цвет, выстлана низким эпителием, высотой 10–12 мк (рис. 3, г). Под эпителием лежит слой соединительной ткани толщиной около 15 мк. В соединительной ткани содержится огромное количество желтовато-коричневых гранул, образующих сплошную массу и придающих кишке коричневую окраску. Имеется тонкий мышечный слой и перитонеальный эпителий.

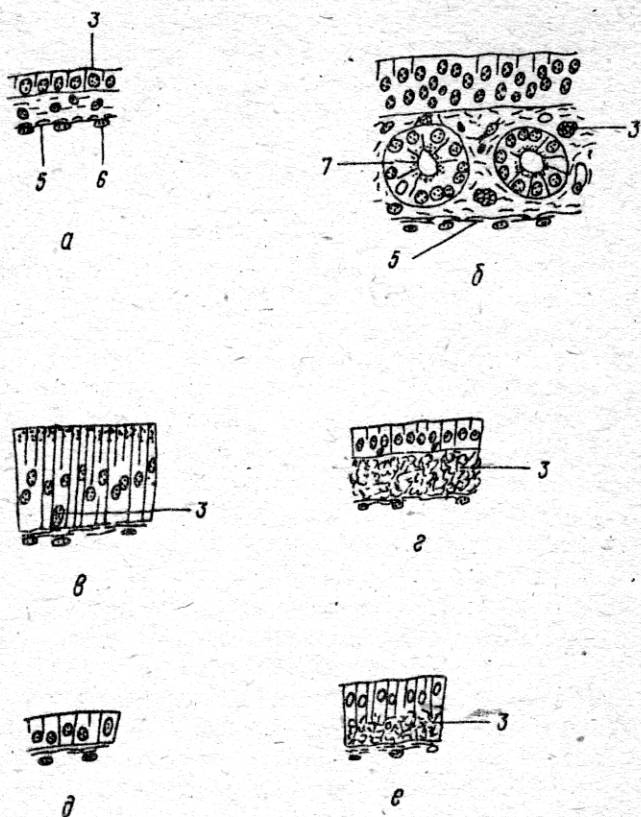


Рис. 3. Гистологическое строение пищеварительного тракта *Vezosopsis luyfeta* (а - пищевод, б - зона эпителия с субэпителиальными капсулами, в - первый оборот средней кишки, г - последний оборот средней кишки, д - задняя кишка, е - чёрный карман). Цифровые обозначения те же, что на рис. 2.

Эпителий задней кишки выстлан низким эпителием (7-12 мк). Соединительная ткань задней кишки тонкая, содержит отдельные гроздья желтоватых гранул. Чёрный карман, лежащий на границе средней и задней кишки, выстлан цилиндрическим эпителием высотой 25-35 мк (рис. 3,е). Овальные ядра лежат в центре или в верхней части клеток. Базальные части клеток заполнены зелёными гранулами. Имеется довольно толстый мышечный слой.

Обсуждение полученных данных

Стенка пищеварительного тракта *S. purpureus* и *B. eurygaster* как и у других иглокожих, состоит из нескольких слоёв - эпителиального, соединительнотканного, мышечного и перитонеального эпителия.

По строению эпителиального слоя средняя кишка *S. purpureus* и *B. eurygaster* может быть разделена на два отдела - передний, включающий у *S. purpureus* полтора оборота и один оборот у *B. eurygaster*, и второй отдел, включающий остальную часть средней кишки. Первый отдел выстлан высоким эпителием, клетки которого содержат мелкие гранулы, окрашивающиеся гематоксилином. Гранулы, вероятно, представляют пищеварительные ферменты. У правильных ежей (*Strongylocentrotus drobachiensis*) в пищеварительном тракте обнаружены протеазы и амилаза (Weese, 1926). Стотт (Stott, 1967) отмечает, что у *Echinus esculentus* клетки пищеварительного тракта содержат цепочки гранул внеклеточных ферментов.

B. eurygaster являются относительно мелкими ежами (3-4 см) и секретов эпителиальных клеток им, вероятно, хватает для обработки пищевых материалов в грунте. У более крупных *S. purpureus* (8-10 см) объём пропускаемого грунта увеличивается и появляется специальная пищеварительная железа, не встречающаяся у правильных ежей. Эта железа представляет карман средней кишки и выстлана таким же эпителием, но значительно более высоким и содержащим большее количество гранул. Таким образом, грунт, проходящий через кишечник неправильных ежей, в

первой половине средней кишки подвергается воздействию внеклеточных ферментов. Некоторое участие в пищеварении принимают амебодиты, часто встречающиеся в эпителии и в соединительной ткани *S. purpuriteus* и *B. luteifera*, которые несут также и экскреторную функцию.

Второй отдел средней кишки выстлан низким эпителием, клетки которого не содержат гранул. Этот отдел, по-видимому, является местом адсорбции пищи, чему должна способствовать небольшая высота эпителия.

Помимо этих двух отделов, в переднем конце кишки у *S. purpuriteus* и *B. luteifera* наблюдается обширная зона относительно невысокого эпителия с субэпителиальными капсулами; у *S. purpuriteus* на самом переднем конце средней кишки встречается скопление железистых фуксинофильных клеток, а в начале второго оборота — железистых клеток, вся цитоплазма которых окрашивается гематоксилином. Все эти клетки так же, как и клетки эпителия первого отдела средней кишки, несут секреторную функцию.

В соединительной ткани обеих ежей содержатся гроздьи желтоватых гранул экскретного характера. Особенно большое накопление экскреторных гранул наблюдается во втором и последнем оборотах средней кишки *B. luteifera*, где они образуют сплошную массу, придающую кишке коричневый цвет. *B. luteifera* имеют меньшие размеры, чем *S. purpuriteus* и, по-видимому, обладают небольшой продолжительностью жизни. Этим, возможно, и объясняется накопление в стенках его пищеварительного тракта экскретов.

ЛИТЕРАТУРА

Догель В.А. Сравнительная анатомия беспозвоночных, ч.1., 1938.

Федотов Д.М. Иглокожие. Руководство по зоологии, т. III, 1951.

Andersen J.M. *Structure and function in the pyloric caeca of Asterias forbesi* — *Biol. Bull.*, vol. 105, N.1, 1953, p. 47-61.

- Andersen J.M. Studies on the cardiac stomach of the starfish *Asterias forbesi* - Biol. Bull., vol. 107, N. 1, 1954, p. 153-173.
- Andersen J.M. Studies on the cardiac stomach of a starfish *Patiria miniata* (Brandt) - Biol. Bull., vol. 117, N. 2, 1959, p. 185-201.
- Fuji A. Studies on the biology of the sea-urchin. IV. Histological observation of the food canal of *Strongilocentrotus intermedius* - Bull. Fac. Fish. Hokkaido, vol. 11, 1961, p. 195-202.
- Fish J.D. The digestive system of the holothurian *Cucumaria elongata*. 1. Structure of the gut and hemal system - Biol. Bull., vol. 132, N. 3, 1967, p. 337-353.
- Hayashi R. Studies on the morphology of Japanese sea-stars. 1. Anatomy of *Hennelia sanguinolenta* var. *okshimai* n. var. - Journ. of Fac. Sc. Hokkaido Imper. Univer. 1935, Ser. VI. Zool., vol. 4.
- Holland N.D. and S.A. Nimetz. An autoradiographic and histochemical investigation of the gut mucopolysaccharides of the purple sea urchin *Strongilocentrotus purpuratus*. - Biol. Bull., vol. 127, N. 2, 1964, p. 280-293.
- Oomen H.A. Verdauungsphysiologische Studien an Holothuriern - Publ. Stat. Zool. Napoli, vol. 7, f. 2, 1925, p. 215-297.
- Stott F.C. The food canal of the sea-urchin *Echinus esculentus* L. and its functions - Proc. Zool. Soc. London, vol. 125, N. 1, 1955, p. 63-68.
- Stott F.C. Observation on the food canal and associated structure in the holothurian *Holothurus forbesii* Della Chiaje - Proc. Zool. Soc. London, vol. 129, N. 1, 1957, p. 129-135.
- Traite de Zoologie, t. XI, 1948, p. 143.