

УДК 595.123:591.3

ОСОБЕННОСТИ ПОЛОВОГО РАЗМНОЖЕНИЯ ПЛАНАРИЙ НА ПРИМЕРЕ *DUGESIA LUGUBRIS* И *DENDROCOELUM LACTEUM* (TURBELLARIA, TRICLADIDA)

А. О. Чернышева, Ю. П. Канана

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины,
ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев, 01601 Украина

Получено 24 ноября 2009

Принято 2 декабря 2009

Особенности полового размножения планарий на примере *Dugesia lugubris* и *Dendrocoelum lacteum* (Turbellaria, Tricladida). Чернышева А. О., Канана Ю. П. — Плодовитость *Dugesia lugubris* в лабораторной культуре после одной копуляции установлена от 1 до 3, в среднем 2 кокона с 2–3 червями, максимально 6. Для *Dendrocoelum lacteum* соответственно отмечено 2–3 кокона, от 2 до 5 червей в каждом. Через 5–7 часов после копуляции образуется кокон, наполненный желточными клетками, яйцеклетки поступают в кокон позже. Установлено, что оплодотворение яйцеклетки происходит в яйцевом планарий. Прослежена цикличность активности деления клеток в желточниках, семенниках и яичнике. Эти особенности размножения связаны, в определенной мере, с наличием двухкомпонентной женской гонады и эктолецитальных яиц у планарий.

Ключевые слова: турбеллярии, планарии, плодовитость, оплодотворение, кокон, яйцеклетка.

Sexual Reproduction Peculiarities of Planarians by the Example of *Dugesia lugubris* and *Dendrocoelum lacteum* (Turbellaria, Tricladida). Chernysheva A. O., Kanana Yu. P. — Fertility of *Dugesia lugubris* in a laboratory culture after one copulation was identified to be from 1 to 3, on the average 2 cocoons with 2–3 worms, a maximum of 6 and 2–3 cocoons (with 2 to 5 worms in each) in *Dendrocoelum lacteum*, respectively. The cocoon filled with yolk cells is formed in 5–7 hours after copulation; egg cells enter the cocoon later. It is found that the fertilization of egg cell takes place in the oviduct of planarian. The rhythmicity of cell fission activity in vitelline gland, testis and ovary is traced. These peculiarities of the planarian reproduction to some extent are attributed to the presence of two-component female gonad and ectolecithal eggs.

Key words: turbellaria, planaria, fertility, fertilization, cocoon, egg cell.

Введение

Сведения об особенностях полового размножения планарий, репродуктивности, оплодотворении, функциональном состоянии элементов половой системы в период размножения очень немногочисленны и противоречивы.

В известной нам литературе нет однозначного мнения о месте оплодотворения яйцеклеток планарий. Есть предположение, что каждое яйцо оплодотворяется при вхождении в яйцевод, так как сперматозоиды среди ооцитов в яичнике никогда не обнаруживали (Stevens, 1904). По другим сведениям, оплодотворение происходит в переднем отделе яйцевода (Беклемишев, 1964). Также высказывалось и мнение о том, что оплодотворение у планарий происходит в яичнике (Текава et al., 1999). Однако перечисленные мнения не подкреплены документально. После оплодотворения за 10–14 сут планарии *Polycelis tenuis* (Planariidae) откладывают по 5–10 коконов с 2–3 зародышами в каждом (Le Moigne, 1969).

Есть предположение об инволюции желточников планарии *Dendrocoelum lacteum* после откладывания коконов и в дальнейшем постепенном восстановлении за счет миграции необластов и их дифференцировки до состояния специализированных клеток желточников (Stephan-Dubois, Guesse, 1974).

Материал и методы

Материал исследования — культивированные в лаборатории из коконов до половозрелого состояния планарии *Dugesia lugubris* (Dugesiiidae) и *Dendrocoelum lacteum* (Dendrocoelidae). Для работы были отобраны экземпляры через 3, 5, 7, 12 часов и далее 1–7 сут с интервалом в сутки после копуляции. Планарий фиксировали жидкостью Буэна, применяли стандартную дегидратацию этанолом и заливку в парафин. Изготавливали серийные срезы толщиной 5–6 мкм. Препараты окрашивали гематоксилином Гейденгайна с различной докраской (азофлосином, фуксином), а также по методу гематоксилин — анилин блау — оранж Ж (Кацнельсон, 1953) и по методу Маллори. Работа выполнена на постоянных гистологических препаратах, на серийных поперечных, сагиттальных и фронтальных срезах.

Фотографировали препараты на микроскопе Axio Imager M1 Zeiss (программное обеспечение Zeiss Axio Vision v. 4.63) в центре коллективного пользования уникальным оборудованием при Институте зоологии. Количественные данные обработаны при помощи методов вариационной статистики с использованием программы Statistica 6.0 Statsoft.

Результаты и обсуждение

На лабораторных культурах была изучена плодовитость планарий (табл. 1). Количество коконов, отложенных *Dugesia lugubris*, колебалось от 1 до 3, в среднем 2 кокона после одной копуляции; в коконах чаще было по 2–3 червя, реже 4–6. У *Dendrocoelum lacteum* отмечено 2–3 кокона, из одного кокона выходило от 2 до 5 червей, но чаще 2 или 4.

Особь, вышедшие из первых отложенных коконов, как правило, все жизнеспособны, но среди последних отложенных коконов велика вероятность стерильности. Возможно, это связано с отсутствием запаса семенного материала, полученного при копуляции, так как желточники и яичник оплодотворенных планарий по морфологическим показателям соответствуют норме. Это, в частности, касается наличия зрелых клеток в яичнике и активности деления клеток в желточниках.

Нами впервые экспериментально установлено, что уже через 5 ч после копуляции планарий семенной материал из семяприемника распределяется по всей длине яйцеводов (рис. 1) вплоть до места впадения их в яичник (рис. 2). Спустя 5–7 ч после копуляции зафиксировано поступление первых желточных клеток в атриум и начало образования кокона (рис. 2). Оплодотворенные яйцеклетки поступают в атриум позже, когда оболочка кокона сформирована полностью, а полость наполнена желточными клетками.

Вскоре после копуляции яйцеклетка, окруженная венчиком из сперматозоидов, обнаружена нами в отрезке яйцевода в области глотки *Dugesia lugubris*, что соответствует второй половине его длины (рис. 3). Вполне возможно, что оплодотворение происходит в яйцеводе, тем более что в яичнике никогда не было замечено спермиев. Эти факты документально подтверждают предположение М. Стивенс (Stevens, 1904).

Таблица 1. Плодовитость *Dugesia lugubris* и *Dendrocoelum lacteum* в лабораторных условиях
Table 1. Fertility of *Dugesia lugubris* and *Dendrocoelum lacteum* in a laboratory culture

Репродуктивные показатели	n	Среднеарифметическое	Min	Max	Стандартное отклонение	Стандартная ошибка
Количество коконов <i>Dendrocoelum lacteum</i>	4	2,68	2,00	3,00	0,47	0,23
Количество коконов <i>Dugesia lugubris</i>	12	2,08	1,00	3,00	0,66	0,19
Количество особей, вышедших из коконов <i>Dendrocoelum lacteum</i>	13	3,23	2,00	5,00	1,09	0,30
Количество особей, вышедших из коконов <i>Dugesia lugubris</i>	21	3,33	2,00	6,00	1,19	0,26

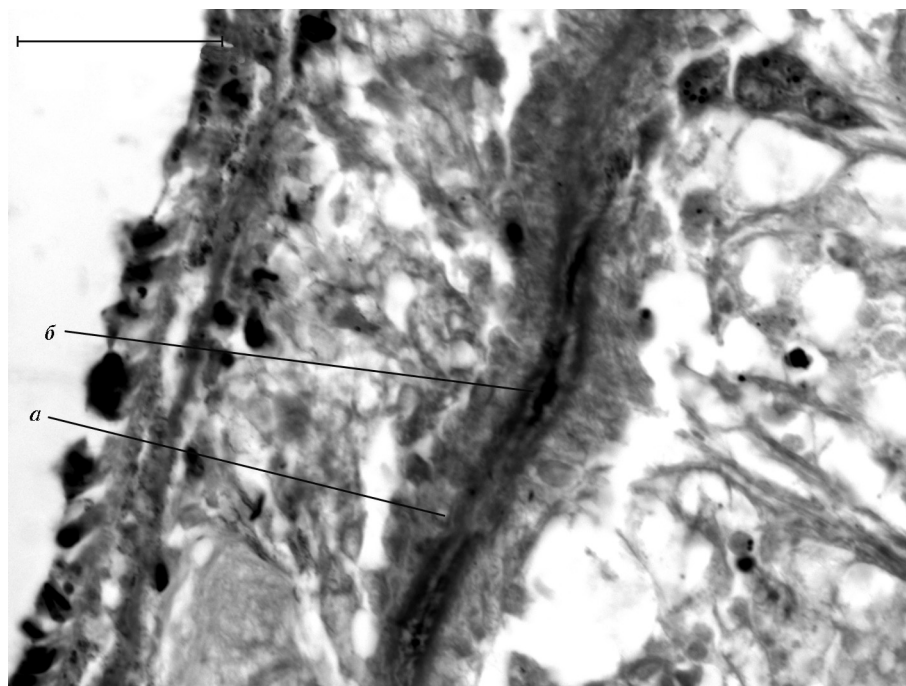


Рис. 1. Яйцевод со спермиями (5 ч после копуляции): *a* — яйцевод; *б* — спермии. Масштабная линейка 50 мкм.

Fig. 1. The oviduct with sperm (5 hours after copulation): *a* — oviduct; *б* — sperm. Scale bar 50 μ m.

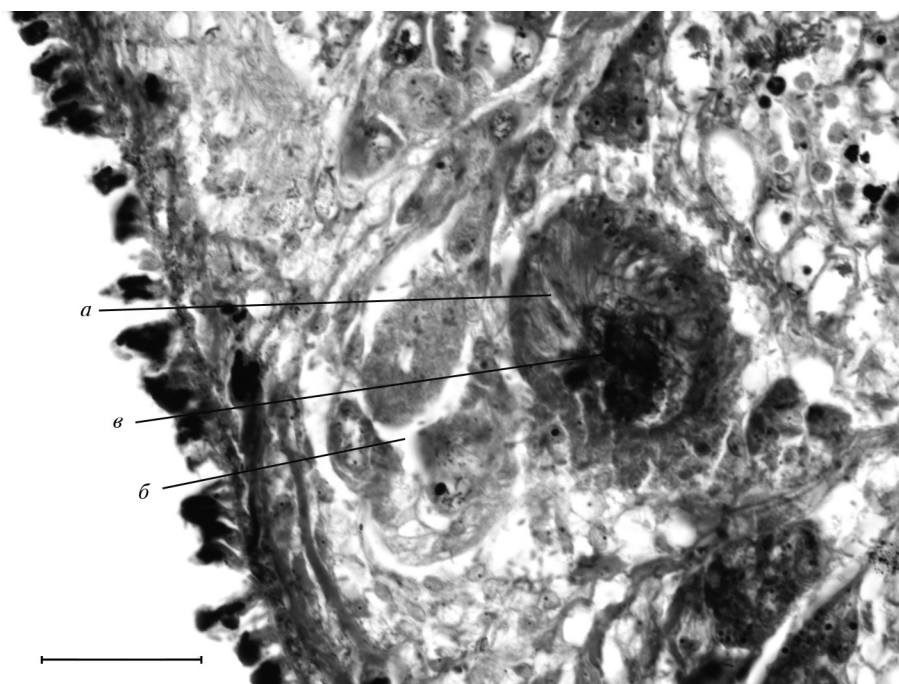


Рис. 2. Место впадения яйцевода в яичник *Dugesia lugubris* через 5 ч после копуляции: *a* — яйцевод; *б* — яичник; *в* — спермии. Масштабная линейка 50 мкм.

Fig. 2. The place of oviduct entering into the ovary of *Dugesia lugubris* in 5 hours after copulation: *a* — oviduct; *б* — ovary; *в* — sperm. Scale bar 50 μ m.

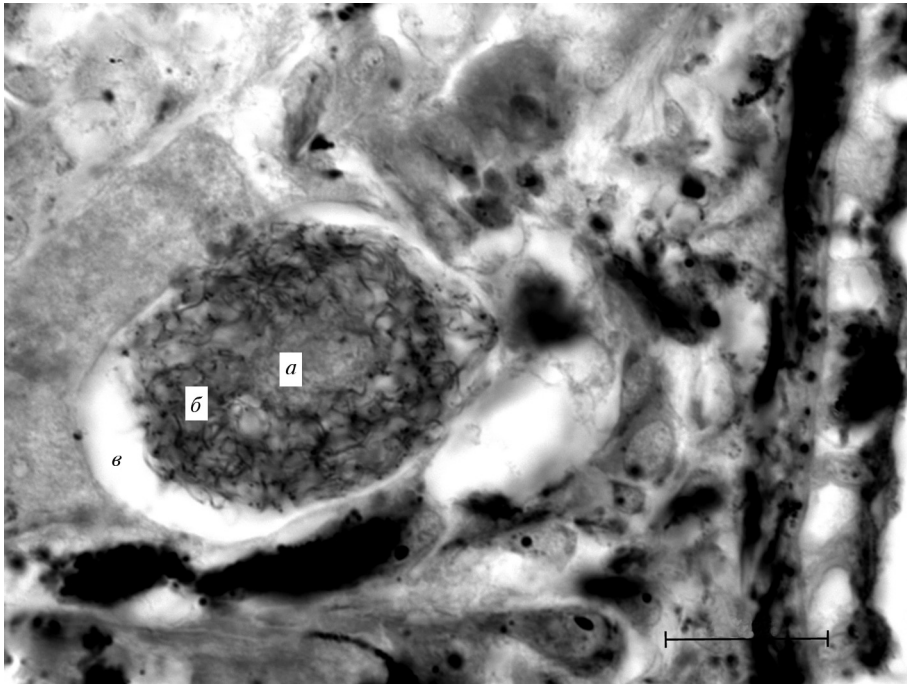


Рис. 3. Яйцеклетка, покрытая спермиями, в яйцевод *Dugesia lugubris* вскоре после копуляции: а — яйцеклетка; б — спермии; в — яйцевод. Масштабная линейка 20 мкм.

Fig. 3. Egg cell coating with sperm in the oviduct of *Dugesia lugubris* soon after copulation: а — egg cell; б — sperm; в — oviduct. Scale bar 20 μm .

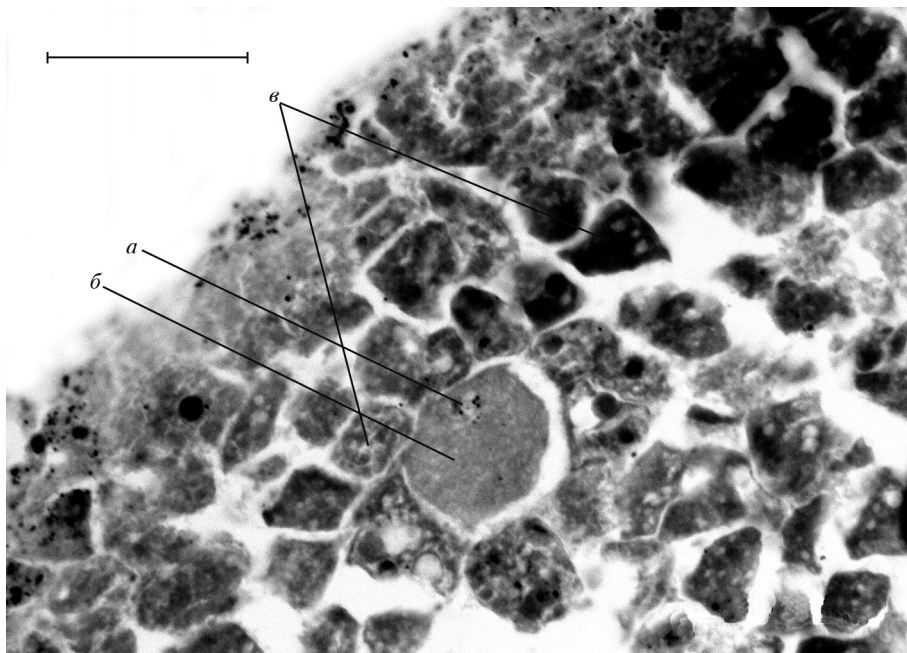


Рис. 4. Яйцеклетка в коконе *Dugesia lugubris*: а — ядро; б — цитоплазма; в — желточные клетки. Масштабная линейка 50 мкм.

Fig. 4. Egg cell inside the cocoon of *Dugesia lugubris*: а — nucleus; б — cytoplasm; в — yolk cells. Scale bar 50 μm .

В коконах исследованных планарий мы регистрировали от 2 до 5 оплодотворенных яйцеклеток, расположенных среди множества желточных равномерно по всему объему кокона. Они выделялись среди желточных клеток, имеющих базофильную глыбчатую цитоплазму, своей овоидной формой и очень светлой однородной цитоплазмой. Их средние размеры составляли 40 x 32 мкм (рис. 4). Через 6–7 ч после выхода кокона во внешнюю среду яйцевые клетки претерпевают первые деления дробления (Канана, 2009).

После выделения планариями коконов во внешнюю среду признаков инволюции желточников и семенников мы не обнаружили, зарегистрирована лишь цикличность активности клеточных делений. Так, после завершения формирования половой системы примерно к 30-м суткам постэмбриогенеза наблюдали активное деление клеток в желточниках, семенниках и яичнике. При накоплении достаточного количества половых продуктов, перед копуляцией планарий, активность деления клеток в желточниках и семенниках несколько снижается. В желточниках и семенниках оплодотворенных планарий с коконами снова регистрируется активация деления клеток, а яичник наполнен зрелыми яйцеклетками. Возможно, это связано с особенностями биологии планарий, а именно неоднократным оплодотворением при оптимальных для размножения условиях, например, температуре и достаточной кормовой базе. Мы также не исключаем, что эти особенности онтогенеза планарий связаны и с запасом малодифференцированных клеточных элементов в паренхиме на протяжении всей жизни планарий.

Разделение ресничных червей на *Archophora* и *Neophora* (к которым относятся планарии) проведено по наличию у первых однокомпонентной женской гонады и эндолецитальных яиц, что принимается за плезиоморфное состояние и приобретению вторыми двухкомпонентной женской гонады (вителлярий и гермарий) и, в связи с этим, переходом к экзолецитальным яйцам — апоморфное состояние. Эти новоприобретения привели к значительным вторичным изменениям у *Neophora*. Наличие двухкомпонентной системы клеток значительно ускоряет созревание яйцеклеток благодаря тому, что вителлогенез (формирование желточных гранул) в желточных клетках и мейотические процессы в ооцитах протекают одновременно, а не последовательно, как при обычном оогенезе у *Archophora* (Иванов, 1991; Мамкаев, 1991).

По нашему мнению, наличие у планарий двухкомпонентной гонады, оплодотворения яйцеклеток в яйцеводах и возможности откладки нескольких коконов после одной копуляции можно рассматривать как адаптивные черты, связанные с особенностями биологии триклад. На основании собственных данных и анализа литературы, указанные выше отличия *Neophora*, а также модификации эмбрионального и постэмбрионального развития коррелируют с наличием у них большого запаса необластов. До настоящего времени сведения об иных корреляциях на тканевом и клеточном уровне не известны.

Беклемишев В. Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Т. 2. Органология. — М.: Наука, 1964. — 448 с.

Иванов А. В. О современной системе Plathelminthes // Зоол. журн. — 1991. — 70, вып. 8. — С. 5–19.

Канана Ю. П. Особенности раннего эмбриогенеза планарии *Dugesia lugubris* (Turbellaria, Tricladida) // Вестн. зоологии. — 2009. — 43, № 5. — С. 425–432.

Кацнельсон З. И. Новый способ комбинированной окраски гистологических препаратов // Арх. анат., гистол., эмбриол. — 1953. — 31, № 4. — С. 61–62.

Мамкаев Ю. В. О морфологических основах системы плоских червей // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. — 1991. — 241. — С. 3–25.

Le Moigne A. Etude de developpement et de la regeneration embryonnaires de *Polycelis nigra* (Ijima) Turbellarias: Triclades // Ann. d'Embrionn. et de la Morphog. — 1969 — 2, N 1. — P. 51–69.

Stephan-Dubois F., Guesse M. Origine et differenciation de cellules vitellines lors de la regeneration saisonniere des vitellogenes chez la planarie *Dendrocoelum lacteum* // Wilhelm Roux Archiv. — 1974. — 174. — P. 181–194.