



УДК 595.123.31:591.463.11

Ультраструктура сперматозоидов двух видов пролецитофор (Plathelminthes, Prolecithophora)

Я.И. Заботин

Казанский (Приволжский) федеральный университет, ул. Кремлевская, 18, 420008 Казань, Россия;
e-mail: Yaroslav_Zabotin@rambler.ru

Представлена 10 ноября 2022; после доработки 2 июля 2023; принята 28 июля 2023.

РЕЗЮМЕ

Пролецитофоры (Plathelminthes, Prolecithophora) выделяются среди свободноживущих плоских червей («турбеллярий») рядом уникальных особенностей сперматозоидов. Было исследовано ультратонкое строение мужских половых клеток двух видов пролецитофор из семейства Plagiostomidae: *Plagiostomum vittatum* (Frey et Leuckart, 1847) из Белого моря и *Vorticeros ijima* Tozawa, 1918 из Внутреннего Японского моря. Для сперматозоидов обоих видов характерна вытянутая веретеновидная форма, спиральная форма ядра с электронно-плотным фибриллярным хроматином, наличие многочисленных митохондрий, имеющих тенденцию к слиянию, кортикальное положение микротрубочек и отсутствие жгутиков. Характерные для пролецитофор «складчатые мембранные образования» присутствуют в зрелых сперматозоидах обоих видов, однако их морфология различается. В сперматидях *Pl. vittatum* они обнаружены не были. Ядро сперматозоида *Pl. vittatum* отличается наличием многочисленных тонких выростов. Высказано предположение, что ультраструктурные особенности сперматозоидов пролецитофор (количество и расположение митохондрий, морфология и происхождение «складчатых мембранных образований») могут быть применены в филогенетике данной группы.

Ключевые слова: пролецитофоры (Prolecithophora), систематика, сперматозоиды, ультраструктура, филогения

Ultrastructure of spermatozoa in two species of prolecithophorans (Plathelminthes, Prolecithophora)

Y.I. Zabotin

Kazan (Volga Region) Federal University, Kremlyovskaya St., 18, 420008 Kazan, Russia;
e-mail: Yaroslav_Zabotin@rambler.ru

Submitted November 10, 2022; revised July 2, 2023; accepted July 28, 2023.

ABSTRACT

Prolecithophorans (Plathelminthes, Prolecithophora) stand out among the free-living flatworms (“turbellarians”) for a number of unique features of spermatozoa. The ultrastructure of male germ cells of two species of prolecithophorans from the Plagiostomidae family – *Plagiostomum vittatum* (Frey et Leuckart, 1847) from the White Sea and *Vorticeros ijima* Tozawa, 1918 from Inner Japanese Sea – was described. Spermatozoa of both species are characterized by an elongated fusiform shape, a spiral shape of the nucleus with an electron-dense fibrillar chromatin, the presence of numerous mitochondria that tend to merge, the cortical position of microtubules, and the absence of flagella. “Folded membrane derivatives”, specific for prolecithophorans, are present in mature spermatozoa of both species, but their morphology differs. They were not found in spermatids of *Pl. vittatum*. The

nucleus of spermatozoon of *Pl. vittatum* is distinguished by the presence of numerous thin outgrowths. It has been suggested that the ultrastructural features of prolecithophoran spermatozoa (number and location of mitochondria, morphology and origin of “folded membrane derivatives”) can be applied in the phylogenetics of this group.

Key words: Prolecithophora, systematics, spermatozoa, ultrastructure, phylogeny

ВВЕДЕНИЕ

Пролецитофоры (Prolecithophora) представляют собой своеобразную группу пресноводных и морских свободноживущих плоских червей (известных под собирательным названием «турбеллярии»), насчитывающую около 150 видов (Noren and Jondelius 2002). Т. Карлинг (Karling 1940) впервые выделил пролецитофор из состава искусственной группы «Alloeoacoela» (куда также входили Tricladida и Proseriata), однако считал их парафилетическим таксоном. Далее Т. Карлинг разделил пролецитофор на два подотряда – Combinata и Separata в зависимости от наличия общего или отдельных ротового и полового отверстий. В свою очередь Combinata были разделены на Opisthoporata и Proporata – соответственно, с задним или передним положением общего отверстия. Однако в дальнейшем эти подразделения считались искусственными, и им не придавалось филогенетического значения (Ehlers 1988; Sluys 1992).

У. Элерс (Ehlers 1985) впервые провел ревизию филогенетических отношений внутри типа Plathelminthes на основе ультраструктурных признаков, в том числе уделяя особое внимание морфологии сперматозоидов. В отличие от Т. Карлинга он пришел к выводу о монофилии Prolecithophora (Ehlers 1988) и предложил в качестве синапоморфий этого таксона наличие «складчатых мембранных образований» («folded membrane derivatives») сперматозоидов и отсутствие электронно-плотных гранул или «преломляющих тел» («refractile bodies»), типичных для сперматозоидов других плоских червей (Ehlers 1981). Указанные признаки были обнаружены у представителей трех семейств, в том числе самого большого по числу видов – Plagiostomidae. Позднее молекулярно-генетический анализ на основе сиквенса 18S рДНК подтвердил монофилию таксона Prolecithophora в целом и «искусственность» групп Combinata и Separata (Noren and Jondelius 1999). Согласно современным представлениям пролецитофоры

объединяются с трикладами и Fecampiida (симбиотическими «турбелляриями», ранее также входившими в состав Prolecithophora) в таксон Adiaphanida (Noren and Jondelius 2002), который вместе с Bothrioplanida и паразитическими плоскими червями (Neodermata) образует таксон Acentrosomata (Egger et al. 2015).

Выяснение филогенетических отношений как внутри таксона пролецитофор, так и с другими группами плоских червей затрудняется нехваткой ультраструктурных данных. Хотя ультраструктурные особенности сперматозоидов (наряду с молекулярно-генетическими методами) широко используются в систематике и филогенетике плоских червей, на данный момент они описаны лишь у некоторых видов пролецитофор (Christensen 1961; Newton 1975; Ehlers 1981; Rieger 1981; Schmidt-Rhaesa 1993; Watson and Jondelius 1997; Lanfranchi 1998). В данной работе с помощью трансмиссионного электронного микроскопа (ТЭМ) были исследованы сперматозоиды двух представителей пролецитофор из семейства Plagiostomidae – *Plagiostomum vittatum* (Frey et Leuckart, 1847) и *Vorticeros ijima* Tozawa, 1918. Ранее сперматозоиды *Pl. vittatum* наблюдали только на светооптическом уровне (Hendelberg 1969), а у *V. ijima* сперматозоиды исследованы не были.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Половозрелые особи *Pl. vittatum* были собраны на литорали о-вов Виченная Луда и Сидоров (Керетский архипелаг, губа Чупа, Белое море), *V. ijima* – на литорали о-ва Мукаисима (Внутреннее Японское море, Япония) в смывах с водорослей. Черви были зафиксированы целиком в 1% глютаровом альдегиде на 0.1 М фосфатном буфере. Материал обрабатывали для ТЭМ по стандартной схеме – дополнительная фиксация 1% 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 ультрамикротомов «Reichert-Jung» и «ЛКВ», контрастированы уранил-ацетатом и цитратом свинца и исследованы с помощью ТЭМ JEM 100 CX в лаборатории электронной микроскопии кафедры зоологии и общей биологии и с помощью ТЭМ Hitachi HT7700 Exalens в Междисциплинарном центре «Аналитическая микроскопия» Казанского (Приволжского) федерального университета.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Plagiostomum vittatum

Сперматиды *Pl. vittatum* были обнаружены в парных семенниках, которые имеют диффузное строение и лишены собственных мускульных стенок; половые клетки на различных стадиях созревания граничат непосредственно

с клетками паренхимы. Сперматида имеет вытянутую веретеновидную форму с заостренными концами и достигает 10 мкм в длину и 4 мкм в ширину в средней части (Рис. 1А–В). В поперечном сечении ее края сужены и заострены. Внешнее деление на отделы (головку, шейку и хвост) отсутствует; передний и задний концы также визуальны неотличимы.

На протяжении всей длины клетки в центральной части проходит узкое палочковидное или спирально закрученное ядро (спираль может содержать до трех-четырех витков), достигающее 1.5 мкм в диаметре. На концах сперматиды других органелл, кроме ядра, не обнаружено (Рис. 1С). Ядерный хроматин электронно-плотный, характеризуется ярко выраженной фибриллярной структурой. Фибриллы хроматина тонкие, нитевидные; часто

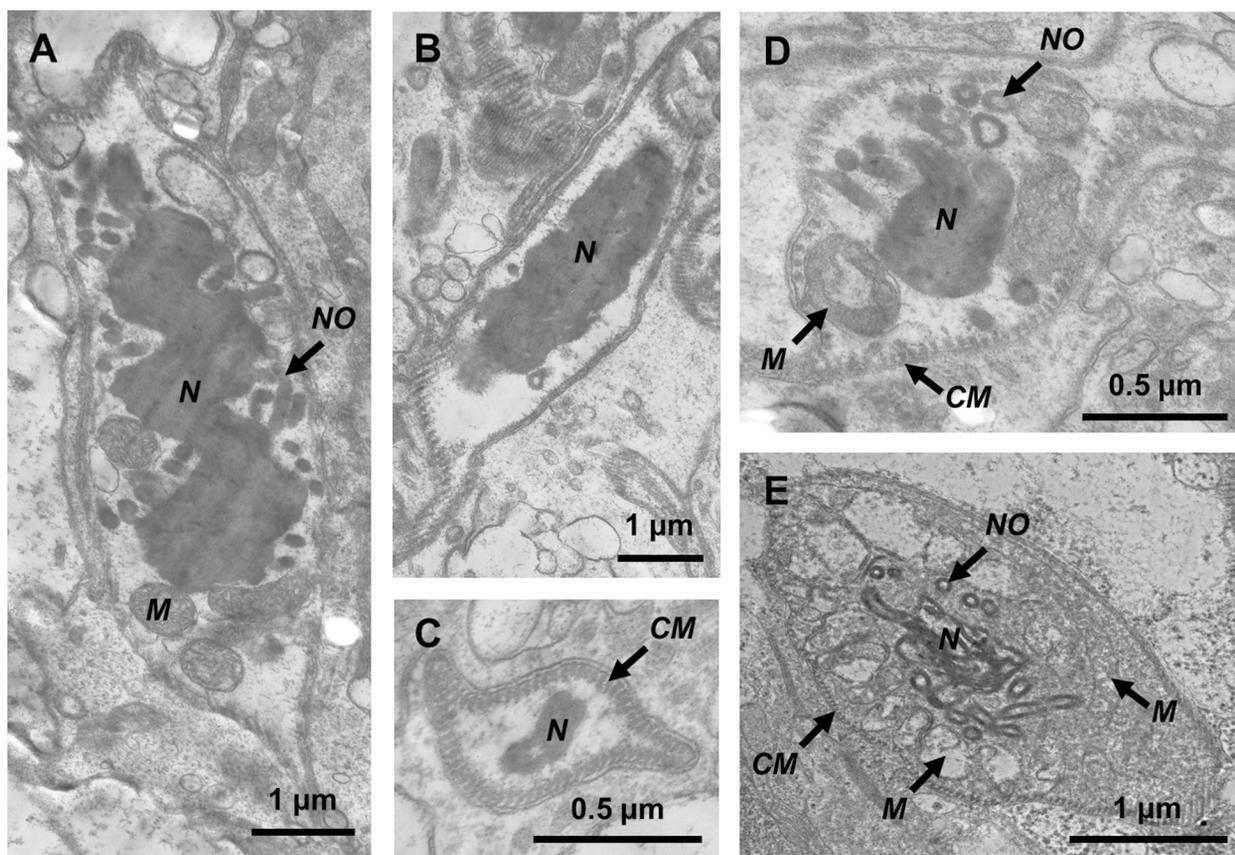


Рис. 1. Ультраструктура сперматид *Plagiostomum vittatum*. А, В – продольный срез сперматиды; С, D, Е – поперечный срез сперматиды. *Обозначения:* СМ – кортикальные микротрубочки, М – митохондрия, N – ядро, NO – выросты ядра.

Fig. 1. Ultrastructure of spermatids of *Plagiostomum vittatum*. А, В – longitudinal section of the spermatid; С, D, Е – cross-section of the spermatid. *Abbreviations:* СМ – cortical microtubules, М – mitochondrion, N – nucleus, NO – nuclear outgrowths.

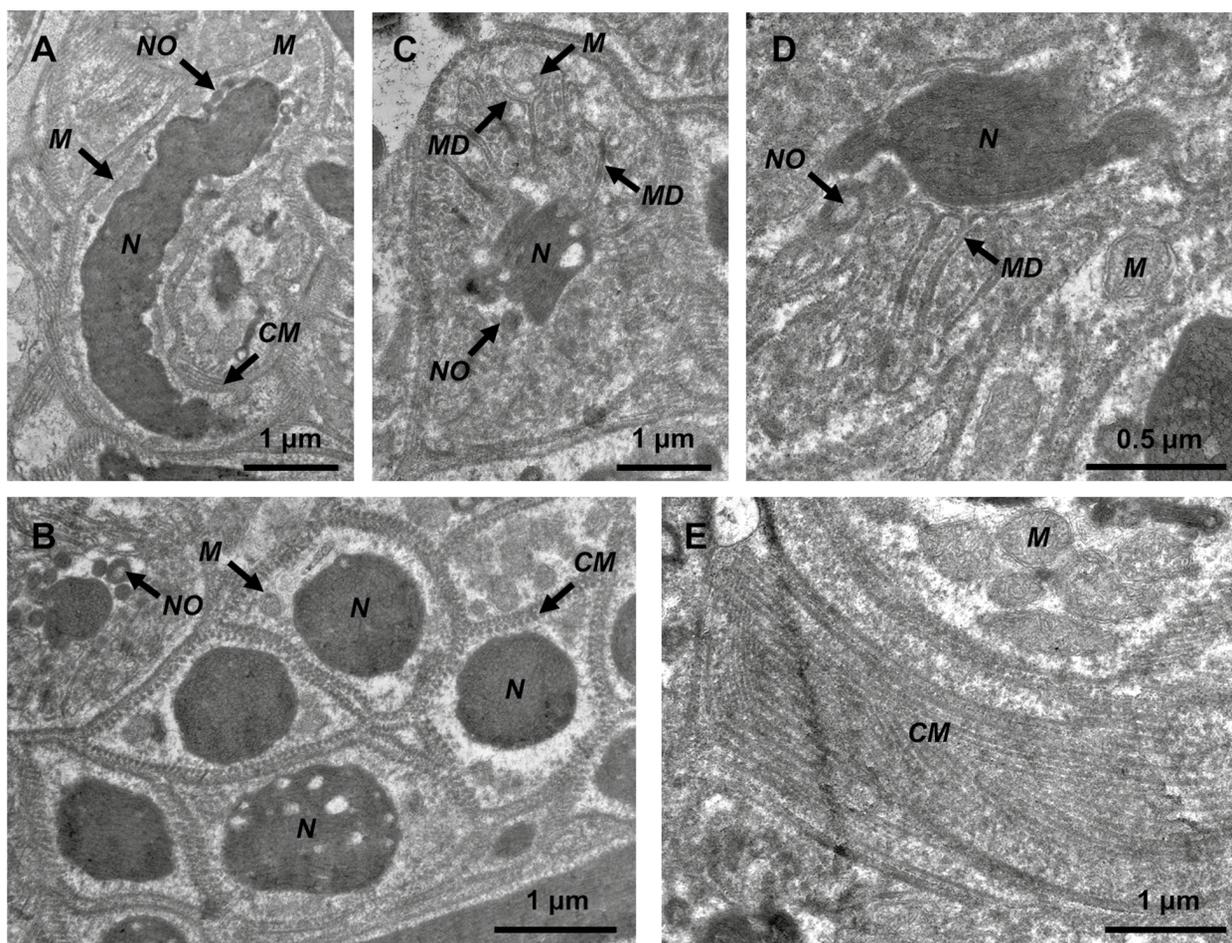


Рис. 2. Ультраструктура сперматозоидов *Plagiostomum vittatum*. А – продольный срез сперматозоида; В, С – поперечный срез сперматозоида; D – ядро и мембранные образования; E – кортикальные микротрубочки на продольном срезе. Обозначения: CM – кортикальные микротрубочки, M – митохондрия, MD – мембранные образования, N – ядро, NO – выросты ядра.

Fig. 2. Ultrastructure of spermatozoa of *Plagiostomum vittatum*. A – longitudinal section of the spermatozoon; B, C – cross-section of the spermatozoon; D – nucleus and membrane derivatives; E – cortical microtubules on the longitudinal section. Abbreviations: CM – cortical microtubules, M – mitochondrion, MD – membrane derivatives, N – nucleus, NO – nuclear outgrowths.

располагаются довольно рыхло, и между ними образуются «щели», заполненные электронно-прозрачной кариоплазмой (Рис. 1E). От поверхности ядра отходят многочисленные тонкие пальцевидные выросты до 0.5 мкм в длину, не ветвящиеся и не образующие анастомозов. Некоторые выросты кажутся «полыми» из-за наличия электронно-прозрачной кариоплазмы в центре, окруженной плотным ободком из хроматиновых фибрилл (Рис. 1D–E).

Между витками ядра располагаются многочисленные митохондрии овальной формы, достигающие 1 мкм в поперечнике, с длинны-

ми, ярко выраженными кристами (Рис. 1A). Иногда митохондрии лежат в плотном контакте друг с другом. Также в некоторых из них отсутствуют кристы, либо внутри образуются полости и митохондрии принимают кольцевидную форму (Рис. 1D–E), что, вероятно, связано с деструктивными изменениями. Характерных для сперматозоидов пролецитофор складчатых мембранных образований обнаружено не было.

Вдоль всей сперматиды непосредственно под наружной мембраной располагается один слой кортикальных микротрубочек, проходящих на одинаковом расстоянии друг от друга, не соеди-

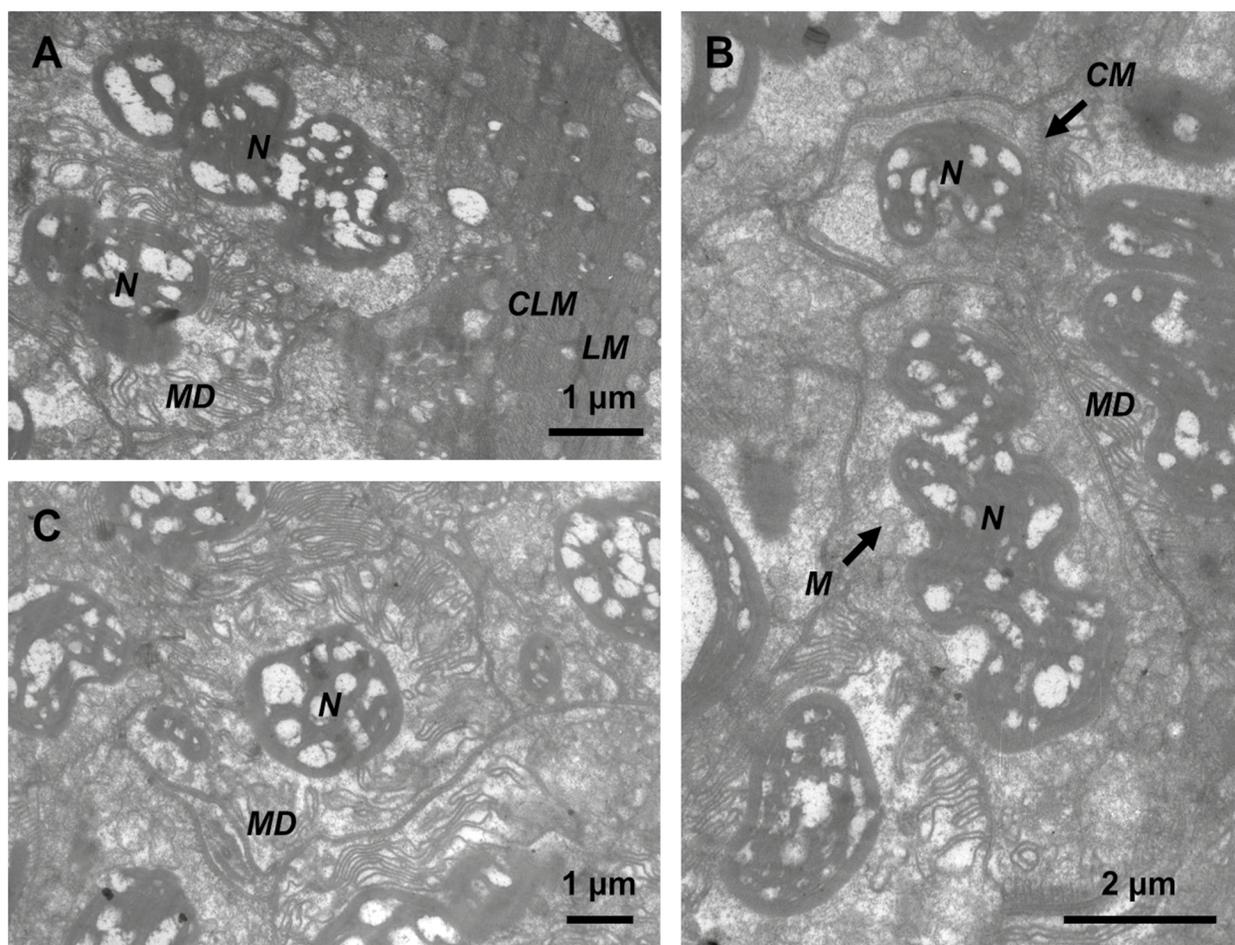


Рис. 3. Ультраструктура сперматозоидов *Vorticeros ijima*. А – сперматозоиды и мускульная стенка семенного пузыря; В – продольный срез сперматозоида; С – поперечный срез сперматозоида. *Обозначения:* CLM – кольцевые мышцы, CM – кортикальные микротрубочки, LM – продольные мышцы, М – митохондрия, MD – мембранные образования, N – ядро.

Fig. 3. Ultrastructure of spermatozoa of *Vorticeros ijima*. А – spermatozoa and the muscular wall of the seminal vesicle; В – longitudinal section of the spermatozoon; С – cross-section of the spermatozoon. *Abbreviations:* CLM – circular muscles, CM – cortical microtubules, LM – longitudinal muscles, M – mitochondria, MD – membrane derivatives, N – nucleus.

ненных мостиками друг с другом и с мембраной и опоясывающих клетку по спирали. Аксономы жгутиков и другие клеточные компоненты полностью отсутствуют.

Сперматозоиды *Pl. vittatum* располагаются в плотном контакте друг с другом в диффузных семенниках, ближе к каудальной части червя. Сперматозоид имеет вытянутую веретеновидную форму с заостренными концами и достигает 10 мкм в длину и 2 мкм в ширину в средней части (Рис. 2А). В поперечном сечении клетка имеет овальную или неправильную форму; часто ее края сужены и заострены (Рис. 2В). Внеш-

нее деление на отделы (головку, шейку и хвост) отсутствует; передний и задний концы также визуально неотличимы.

На протяжении всей длины клетки в центральной части проходит узкое палочковидное или спирально закрученное ядро (спираль может содержать до двух-трех витков), достигающее 1 мкм в диаметре. Ядерный хроматин характеризуется очень высокой электронной плотностью и очень плотным расположением хроматиновых фибрилл. Довольно редко между ними заметна электронно-прозрачная кариоплазма, образующая отдельные пузыри. От поверхности ядра

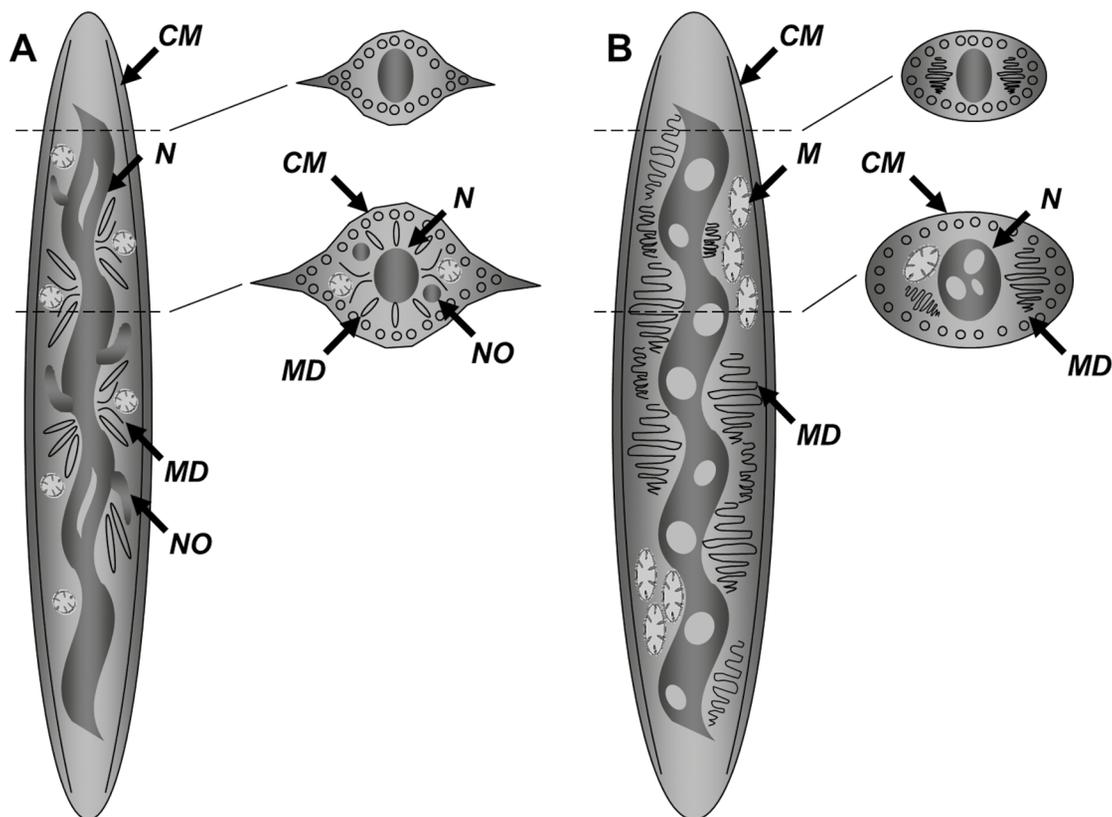


Рис. 4. Схематическая реконструкция сперматозоидов пролецитофоров. А – *Plagiostomum vittatum*; В – *Vorticeros ijima*. Обозначения: СМ – кортикальные микротрубочки, М – митохондрия, МД – мембранные образования, N – ядро, NO – выросты ядра.

Fig. 4. Schematic reconstruction of spermatozoa of prolecithophorans. А – *Plagiostomum vittatum*; В – *Vorticeros ijima*. Abbreviations: СМ – cortical microtubules, М – mitochondrion, МД – membrane derivatives, N – nucleus, NO – nuclear outgrowths.

отходят многочисленные тонкие пальцевидные выросты до 1 мкм в длину, не ветвящиеся и не образующие анастомозов. Некоторые выросты кажутся «полыми» из-за наличия электронно-прозрачной кариоплазмы в центре, окруженной плотным ободком из хроматиновых фибрилл; также в них иногда встречаются небольшие прозрачные пузырьки (Рис. 2В–С).

На периферии клетки располагаются многочисленные овальные или вытянутые митохондрии, достигающие 1 мкм в длину и 0.5 мкм в поперечнике, с длинными хорошо заметными кристами. В частности, единичные митохондрии могут также встречаться на концах сперматозоида.

Цитоплазма средней части сперматозоида заполнена складчатыми мембранными образованиями, представляющими собой узкие ка-

налы или цистерны (до 1 мкм в длину), внешне напоминающие каналы эндоплазматической сети, а в поперечном сечении – мелкие прозрачные пузырьки (Рис. 2С–D). Обычно каналы расходятся радиально от центра клетки (ядра) в направлении периферии; иногда они соединяются непосредственно с ядерной мембраной (Рис. 2D). На периферии клетки они часто формируют ассоциации с отдельными митохондриями, окружая их с двух сторон или образуя «развилки», в которых располагаются митохондрии (Рис. 2С). Иногда внутри каналов заметны электронно-плотные участки.

Один слой спирально расположенных кортикальных микротрубочек проходит вдоль всего сперматозоида (Рис. 2Е). Аксономы жгутиков отсутствуют; другие клеточные компоненты также не были обнаружены (Рис. 4А).

Vorticeros ijima

Сперматозоиды *V. ijima* располагаются плотными скоплениями внутри семенного пузыря, мускульная стенка которого образована двумя слоями мышц – наружным продольным и внутренним кольцевым (Рис. 3А). Сперматозоид имеет вытянутую форму, близкую к веретеновидной, однако концы обычно закруглены, и в поперечном сечении клетка имеет овальную или неправильную форму. Сперматозоид достигает 10 мкм в длину и 5 мкм в ширину. Внешнее деление на головку, шейку и хвост не выражено; визуально определить передний и задний конец невозможно.

Основной объем клетки занимает ядро, имеющее форму спирали, образующей до трех-четырёх витков; в центральной части оно достигает в диаметре 3 мкм, на концах сужается до 1 мкм (Рис. 3В). Ядерный хроматин отличается высокой электронной плотностью и фибриллярной структурой, сконцентрирован на периферии; в центральной части ядра заметна электронно-прозрачная кариоплазма, образующая многочисленные округлые пузыри диаметром до 1 мкм.

На периферии клетки разбросаны многочисленные митохондрии (около 0.5 мкм в диаметре) средней электронной плотности, часто выстраивающиеся в цепочку. Также в цитоплазме средней части сперматозоида располагаются складчатые мембранные образования. Они представляют собой густую сеть каналов (до 1.5 мкм в длину), обычно расходящихся радиально от центра клетки к периферии. Часто каналы соприкасаются с внутренней клеточной мембраной (Рис. 3С); лишь в единичных случаях отмечены контакты с ядерной мембраной. Других включений в цитоплазме не отмечено.

«Каркас» спермия образован одним слоем кортикальных микротрубочек, проходящих по спирали вдоль всей длины клетки. Аксонемы отсутствуют (Рис. 4В).

ОБСУЖДЕНИЕ

К основным ультраструктурным особенностям сперматозоидов плоских червей, используемым для филогенетических построений, можно отнести наличие свободных или инкор-

порированных жгутиков, формулу их аксонем, расположение цитоплазматических микротрубочек, наличие и состав различных гранул и включений (Ehlers 1985; Hendelberg 1986). Пролецитофоры же выделяются среди плоских червей такими необычными особенностями сперматозоидов, как полное отсутствие жгутиков, разнообразная форма ядра, наличие уникальной системы внутриклеточных мембранных образований и отсутствие электронно-плотных гранул (Ehlers 1981, 1988; Watson and Jondelius 1997). Рассмотрим подробнее эти признаки в сравнительно-морфологическом аспекте.

У многих исследованных видов пролецитофор передний и задний концы зрелого сперматозоида неразличимы – к примеру, у *Hydroilimax grisea* Haldeman, 1843 они могут быть условно определены лишь по положению резидуального тельца в ходе спермиогенеза (Newton 1975). Ядро сперматозоида пролецитофор имеет либо веретеновидную – у *Allostoma* sp. (Lanfranchi 1998), либо спиральную форму – у большинства видов. В последнем случае – у *Pseudostomum quadrioculatum* (Leuckart, 1847) – ядро переплетается с единственной митохондрией («митохондриальным дериватом»), а в хвостовой части «заякоривается» в ней с помощью электронно-плотного отростка (Ehlers 1981). В поперечном сечении ядро может быть многолопастным, например у *Cylindrostoma fingslianum* (Claperede, 1861) (Watson and Jondelius 1997), или реже прямоугольным – у *Allostoma* sp. (Lanfranchi 1998). Для изученных в данной работе видов *Pl. vittatum* и *V. ijima* также характерна палочковидная или спиральная форма ядра (округлая в поперечном сечении), однако без ассоциаций с митохондриями; лишь у *Pl. vittatum* наружная поверхность ядра образует многочисленные мелкие выросты. У *P. quadrioculatum* ядерный хроматин меняет свою конденсацию с гранулированной у незрелых сперматозоидов на более плотную у зрелых (Ehlers 1981). У обоих изученных в данной работе видов также отмечена характерная «волокистость» ядерного содержимого, причем у *Pl. vittatum* сперматиды отличаются от зрелых спермиев более рыхлым расположением хроматиновых фибрилл. Наличие электронно-плотных и прозрачных участков в ядре *V. ijima* также напоминает незрелые сперматозоиды *P. quadrioculatum* (Ehlers 1981).

Число митохондрий в сперматозоидах Prolecithophora варьирует, и в пределах данного таксона можно проследить различные этапы их олигомеризации. Так, для сперматозоидов представителей семейства Plagiostomidae характерно наличие множества митохондрий, расположенных поодиночке – к примеру, у *Pl. morgani* Graff, 1911 (Christensen 1961) и *H. grisea* (Newton 1975), а также у исследованных в данной работе *Pl. vittatum* и *V. ijima*. В сперматозоидах семейства Pseudostomidae, занимающего более высокое положение на филогенетическом древе пролецитофор (согласно Noren and Jondelius 1999), описывается либо ряд из множества митохондрий, находящихся в плотном контакте друг с другом – у *C. fmgalianum* (Watson and Jondelius 1997), либо лишь одна («митохондриальный дериват») – у *P. quadrioculatum* (Ehlers 1981), либо две, проходящие с каждой стороны от ядра – у *Allostoma* sp. (Lanfranchi 1998).

Сперматозоиды *Pl. vittatum* и *V. ijima* содержат многочисленные митохондрии, однако у обоих видов наблюдается тенденция к их плотному контакту и, вероятно, слиянию, о чем также могут свидетельствовать деструктивные изменения в них у *Pl. vittatum*. Такой способ формирования единственной митохондрии в результате слияния остальных ранее был отмечен в сперматозоидах других специализированных таксонов плоских червей – например, у триклад (Silveira and Porter 1964; Charni et al. 2010; Чернова и др. [Chernova et al.] 2014; Shafigullina and Zabotin 2017) и трематод (Stitt and Fairweather 1990; Ndiaye et al. 2003; Bakhoun et al. 2017). Различной степенью слияния митохондрий в ходе спермиогенеза, вероятно, можно объяснить различия в описании зрелых сперматозоидов ряда других видов плоских червей – к примеру, у трематоды *Fasciola hepatica* (Linnaeus 1758) описываются либо две митохондрии, расположенные друг за другом (Stitt and Fairweather 1990), либо лишь одна (Ndiaye et al. 2003).

Морфология «складчатых мембранных образований» в пределах таксона Prolecithophora также неодинакова. У большинства изученных видов они представляют собой стопки мембран или «цистерны» (например, «витки уплощенных цистерн, напоминающие эндоплазматический ретикулум без рибосом» по определению Christensen 1961) – в частности, у *Pl. morgani*

(Christensen 1961), *P. quadrioculatum* (Ehlers 1981), *Acanthiella chaetonotooides* Rieger et Sterrer, 1975 (Rieger 1981), *C. fmgalianum* (Watson and Jondelius 1997), а также у обоих видов, исследованных в данной работе. У некоторых видов, напротив, они представлены пузырьками (альвеолами) – например, у *Multipeniata* sp. (Schmidt-Rhaesa 1993), или альвеолами с «внутриальвеолярными включениями» – у *H. grisea* (Newton 1975). Происхождение специфической мембранной системы и ее расположение по отношению к другим органеллам в сперматозоидах пролецитофор также описывается по-разному; к тому же ситуацию осложняет использование различной авторской терминологии. У сперматозоида *P. quadrioculatum* У. Элрс интерпретирует ее как многочисленные «петлеобразные складки» («loop-like foldings») наружной мембраны митохондрии (Ehlers 1981). У *Multipeniata* sp. мембранная система закладывается в виде мелких пузырьков, и ее контакт с клеточной мембраной является вторичным и не отмечен в зрелых спермиях (Schmidt-Rhaesa 1993). У *Allostoma* sp. с каждой стороны от ядра тянутся «мембранный цилиндр» («membranous cylinder»), заполненный стопками прозрачных пузырьков, образуемых комплексом Гольджи, и «митохондриальный дериват» (Lanfranchi 1998). А. Ланфранчи также интерпретирует контакт «мембранного цилиндра» с клеточной мембраной как вторичный. У *C. fmgalianum* система мембран изначально образуется как выросты внутренней мембраны сперматозоида, затем они вступают в ассоциации с вакуолями, продуцируемыми комплексом Гольджи, и наконец с митохондрией, которая лежит между ядром и мембранной системой (Watson and Jondelius 1997). В зрелом сперматозоиде *Pl. vittatum* мембранные образования берут начало непосредственно от ядерной мембраны и радиально расходятся к периферии клетки, как это можно наблюдать на электронограмме сперматозоида *A. chaetonotooides* (Rieger 1981). У *V. ijima* мембранные образования контактируют с внутренней клеточной мембраной, однако лишь изредка соприкасаются с ядерной мембраной, а контактов с митохондриями обнаружено не было. По всей вероятности, мембранные образования являются характерной чертой именно зрелых сперматозоидов пролецитофор, по-

скольку в сперматиде *Pl. vittatum* и *Allostoma* sp. они отсутствуют; у последнего вида были обнаружены лишь мелкие пузырьки, продуцируемые комплексом Гольджи, которые позднее входят в состав мембранных образований (Lanfranchi 1998). Таким образом, либо происхождение упомянутых мембранных образований может различаться в пределах таксона Prolecithophora, либо отмеченные в литературе различия могут объясняться различными стадиями созревания сперматозоида или интерпретациями каждого конкретного автора.

Сперматозоиды пролецитофор лишены электронно-плотных гранул или «преломляющих тел» (Ehlers 1981; Watson and Jondelius 1997), лишь у *Multipeniata* sp. были обнаружены мелкие гранулы на периферии спермия, которые могут быть негомологичны подобным включениям других плоских червей (Schmidt-Rhaesa 1993). Также не исключена вероятность того, что за электронно-плотные гранулы можно принять выросты ядра на поперечных срезах, как это наблюдается у *Pl. vittatum*.

Отсутствие жгутиков сперматозоидов наблюдается у ряда групп Plathelminthes. При этом для одних таксонов эта уникальная особенность является характерной чертой организации (Catenulida, Macrostomida, Prolecithophora), для других – исключением, встречающимся у отдельных видов, родов или семейств (Proseriata, Rhabdocoela, моногенеи Diplozoidae) (Ehlers 1985; Morrow 2004). Однако в отличие от ряда других групп животных, безжгутиковые спермии плоских червей (в том числе пролецитофор) сохраняют подвижность и добираются до яйцеклеток самостоятельно. По мнению разных авторов, в случае пролецитофор локомоторную функцию принимают на себя кортикальные микротрубочки, обеспечивающие ундулирующее движение спермия (Ehlers 1981; Lanfranchi 1998), возможно, наряду с мембранными образованиями (Watson and Jondelius 1997). В сперматозоидах других представителей плоских червей утрата жгутиков компенсируется развитием альтернативных опорно-локомоторных образований, таких как «боковые пучки» («lateral bristles») микротрубочек у макростомид (Willems et al. 2009) и «перинуклеарное скопление» («perinuclear condensation») гранул у двух видов прямокишечных турбеллярий рода *Provortex* (Sopott-Ehlers and

Ehlers 1995; Шафигуллина и др. [Shafigullina et al.] 2015; Shafigullina and Zabolotin 2017).

Вероятно, такие ультраструктурные особенности сперматозоидов пролецитофор, как количество и расположение митохондрий (многочисленные отдельные митохондрии; митохондрии, соединенные в цепь; одна или две, образованные путем слияния остальных), морфология «складчатых мембранных образований» (в форме каналов или альвеол) и их происхождение (из ядерной мембраны, мембраны митохондрии, внутренней клеточной мембраны и др.), могут найти отражение в филогенетике данной группы, однако для подтверждения этой гипотезы необходимы дальнейшие исследования сперматозоидов и спермиогенеза других видов. Кроме того, новые ультраструктурные данные могут быть применены для уточнения филогенетического положения этого таксона в системе типа Plathelminthes. Так, сходство процессов спермиогенеза пролецитофор с трикладами и неодематами (в частности, формирование единственной митохондрии путем слияния множества митохондрий сперматиды), вероятно, также может служить морфологическим обоснованием для выделения таксона специализированных плоских червей Acentrosomata, предложенного на основе молекулярно-генетических данных (Egger et al. 2015).

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает глубокую благодарность директору Междисциплинарного центра «Аналитическая микроскопия» Казанского (Приволжского) федерального университета к.б.н. В.Г. Евтюгину за помощь в проведении исследования.

ЛИТЕРАТУРА

- Bakhom A.J.S., Miquel J., Ndiaye P.I., Justine J.-L., Falchi A., Ba C.T., Marchand B. and Quilichini Y. 2017. Advances in spermatological characters in the Digenea: review and proposal of spermatozoa models and their phylogenetic importance. *Advances in Parasitology*, 98: 111–165. <https://doi.org/10.1016/bs.apar.2017.04.001>
- Charni M., Ben Ammar A., Jaafoura M.H., Zghal F. and Tekaya S. 2010. Spermatogenesis and spermatozoon ultrastructure in *Dugesia sicula* Lepori, 1948

- (Platyhelminthes, Tricladida, Paludicola). *Belgian Journal of Zoology*, **140**: 118–125.
- Chernova E.E., Zabolotnaya Y.I. and Golubev A.I. 2014.** Ultrastructure of gametes of marine tricladid *Uteriporus vulgaris* (Tricladida: Maricola). *Zoologicheskii Zhurnal*, **93**(3): 401–411. [In Russian]. <https://doi.org/10.7868/S0044513414030040>
- Christensen A.K. 1961.** Fine structure of an unusual spermatozoon in the flatworm *Plagiostomum*. *Biological Bulletin*, **121**: 416.
- Egger B., Lapraz F., Tomiczek B., Müller S., Dessimoz C., Girstmair J., Skunca N., Rawlinson K.A., Cameron C.B., Beli E., Todaro M.A., Gammoudi M., Noreña C. and Telford M.J. 2015.** A transcriptomic-phylogenomic analysis of the evolutionary relationships of flatworms. *Current Biology*, **25**: 1347–1353. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.03.034>
- Ehlers U. 1981.** Fine structure of the giant aflagellate spermatozoon in *Pseudostomum quadriculatum* (Leuckart) (Platyhelminthes, Prolecithophora). *Hydrobiologia*, **84**: 287–300. <https://doi.org/10.1007/BF00026192>
- Ehlers U. 1985.** Das Phylogenetische System der Plathelminthes. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, New York, 317 p.
- Ehlers U. 1988.** The Prolecithophora – a monophyletic taxon of the Platyhelminthes? *Fortschritte der Zoologie*, **36**: 359–365.
- Hendelberg J. 1969.** On the development of different types of spermatozoa from spermatids with two flagella in the Turbellaria with remarks on the ultrastructure of the flagella. *Zoologiska bidrag från Uppsala*, **38**: 1–50.
- Hendelberg J. 1986.** The phylogenetic significance of sperm morphology in the Platyhelminthes. *Hydrobiologia*, **132**: 53–58. <https://doi.org/10.1007/BF00046228>
- Karling T.G. 1940.** Zur morphologie und systematik der Allocoela Cumulata und Rhabdocoela Lecithophora (Turbellaria). *Acta Zoologica Fennica*, **26**: 1–260.
- Lanfranchi A. 1998.** Ultrastructural observations on the development of male gametes in *Allostoma* sp. (Plathelminthes, Prolecithophora). *Hydrobiologia*, **383**: 227–233. <https://doi.org/10.1023/A:1003441007022>
- Morrow E.H. 2004.** How the sperm lost its tail: the evolution of aflagellate sperm. *Biological Reviews*, **79**: 795–814. <https://doi.org/10.1017/S1464793104006451>
- Ndiaye P.I., Miquel J., Fons R. and Marchand B. 2003.** Spermiogenesis and sperm ultrastructure of the liver fluke *Fasciola hepatica* L., 1758 (Digenea, Fasciolidae): transmission and scanning electron microscopy, and tubulin immunocytochemistry. *Acta Parasitologica*, **48**(3): 182–194.
- Newton W.D. 1975.** The ultrastructure of the aflagellate spermatozoon of the freshwater turbellarian *Hydrolimax grisea* (Platyhelminthes: Plagiostomidae). *Biological Bulletin*, **149**: 55–67. <https://doi.org/10.2307/1540386>
- Noren M. and Jondelius U. 1999.** Phylogeny of the Prolecithophora (Platyhelminthes) inferred from 18S rDNA sequences. *Cladistics*, **15**: 103–112. <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.1999.tb00252.x>
- Noren M. and Jondelius U. 2002.** The phylogenetic position of the Prolecithophora (Rhabditophora, 'Platyhelminthes'). *Zoologica Scripta*, **31**: 403–414. <https://doi.org/10.1046/j.1463-6409.2002.00082.x>
- Rieger R.M. 1981.** Morphology of the Turbellaria at the ultrastructural level. *Hydrobiologia*, **84**: 213–229. <https://doi.org/10.1007/BF00026183>
- Schmidt-Rhaesa A. 1993.** Ultrastructure and development of the spermatozoa of *Multipeniata* (Plathelminthes, Prolecithophora). *Microfauna Marina*, **8**: 131–38.
- Shafigullina E.E., Gazizova G.R. and Zabolotnaya Y.I. 2015.** Ultrastructure of aflagellate spermatozoa in rhabdocoel turbellarian *Provortex karlingi* (Neorhabdocoela: Dalyellioida). *Zoologicheskii Zhurnal*, **94**(11): 1243–1248. [In Russian]. <https://doi.org/10.7868/S0044513415090159>
- Shafigullina E.E. and Zabolotnaya Y.I. 2017.** Main pathways of evolution of spermatozoa of Acoelomorpha and free-living Plathelminthes. *Invertebrate Zoology*, **14**(1): 59–66. <https://doi.org/10.15298/invertzool.14.1.09>
- Silveira M. and Porter K.R. 1964.** The spermatozooids of flatworms and their microtubular system. *Protoplasma*, **59**: 240–265. <https://doi.org/10.1007/BF01248560>
- Sluys R. 1992.** A synopsis of Antarctic Plagiostomids (Platyhelminthes, Prolecithophora), with the description of a new species and remarks on taxonomy, phylogeny, and biogeography. *Polar Biology*, **12**: 507–518. <https://doi.org/10.1007/BF00238190>
- Sopott-Ehlers B. and Ehlers U. 1995.** Modified sperm ultrastructure and some data on spermiogenesis in *Provortex tubiferus* (Plathelminthes, Rhabdocoela): phylogenetic implications for the Dalyellioida. *Zoomorphology*, **115**: 41–49. <https://doi.org/10.1007/BF00397933>
- Stitt A.W. and Fairweather I. 1990.** Spermatogenesis and the fine structure of the mature spermatozoon of the liver fluke, *Fasciola hepatica* (Trematoda: Digenea). *Parasitology*, **101**: 395–407. <https://doi.org/10.1017/S0031182000060595>
- Watson N.A. and Jondelius U. 1997.** Spermiogenesis and sperm ultrastructure in *Cylindrostoma fingsalianum* (Platyhelminthes, Prolecithophora) with notes on a protozoan (kinetoplastid) symbiont closely associated with allosperm. *Invertebrate Reproduction & Development*, **32**(3): 273–282. <https://doi.org/10.1080/07924259.1997.9672633>
- Willems M., Leroux F., Claeys M., Boone M., Mouton S., Artois T. and Borgonie G. 2009.** Ontogeny of the complex sperm in the Macrostomid flatworm *Macrostomum lignano* (Macrostomorpha, Rhabditophora). *Journal of Morphology*, **270**: 162–174. <https://doi.org/10.1002/jmor.10675>