

УДК 576.37+593.95

МОРФОЛОГИЯ ГАМЕТ МОРСКИХ ЕЖЕЙ ЗАЛИВА ПЕТРА ВЕЛИКОГО ЯПОНСКОГО МОРЯ

© 2010 г. А. Л. Дроздов, В. В. Винникова

Институт биологии моря ДВО РАН им. А.В. Жирмунского
690041 Владивосток, ул. Пальчевского, д.17

E-mail: anatoliyld@mail.ru

Поступила в редакцию 19.01.09 г.
Окончательный вариант получен 02.07.09 г.

Изучена ультраструктура гамет шести видов морских ежей Японского моря: *Strongylocentrotus nudus*, *S. intermedius*, *Echinocardium cordatum*, *Scaphechinus mirabilis*, *Sc. griseus* и *Echinarachnius parma*. Спермии изученных морских ежей видоспецифичны. Для шаровидных, или правильных, морских ежей характерны спермии с конической головкой и симметрично расположенной кольцевой митохондрией. У *S. nudus* спермии колбовидной формы, у *S. intermedius* — пулевидной. Спермии плоских морских ежей имеют вытянутую копьевидную головку с различным соотношением длины и ширины для разных видов и небольшое количество постакросомного материала. Это соотношение больше у *Sc. mirabilis*. У *Sc. griseus* в средней части спермия имеются две липидные капли. *E. parma* отличается асимметричным расположением митохондрии. Спермии сердцевидных ежей содержат в постакросомном материале пучок актиновых филаментов. Различия ультратонкого строения спермиев сердцевидного морского ежа из Японского моря и побережья Северо-Восточной Атлантики свидетельствуют о том, что вид-космополит *Ech. cordatum* представляет собой комплекс разных видов. Ультраструктура спермиев специфична для каждого из трех изученных семейств: Strongylocentrotidae, Scutellidae и Loveniidae. Яйцеклетки всех изученных видов окружены двумя оболочками — желточной и студенистой. Желточная образована выростами плазматической мембраны, пространство между которыми заполнено фибриллярным материалом, а студенистая — фибриллярным материалом, соединенным с апикальными частями микроворсинок желточной оболочки. У плоских морских ежей (*Sc. griseus*, *Sc. mirabilis* и *E. parma*) в студенистой оболочке имеются хроматофорные тельца, содержащие пигмент; наибольшее их количество характерно для *Sc. mirabilis*.

Ключевые слова: морские ежи, спермии, яйцевые оболочки.

Спермии иглокожих имеют довольно простое строение, характерное для классических жгутиковых спермиев. По форме головки выделяются две группы — спермии морских ежей и спермии других классов иглокожих. Для спермиев морских ежей характерны коническая форма головки, небольшая акросома, параллельное расположение центриолей, отсутствие перицентриолярного радиального комплекса. Спермиям других классов иглокожих свойственны сферическая или эллипсоидная форма головки, сравнительно большая акросома, параллельное, под углом или взаимно перпендикулярное, расположение центриолей, развитый перицентриолярный радиальный комплекс. Эти две группы спермиев четко различаются также и по длине акросомного выроста. Его образование при оплодотворении у морских ежей и у других иглокожих индуцируется разными участками яйцевых оболочек. (Дроздов, Касьянов, 1985; Дроздов, Иванков, 2000; Chia et al., 1975).

Яйца иглокожих окружены желточной и студенистой оболочками. Четкой связи размеров яиц с

толщиной оболочек выявить не удалось, хотя яйца больших размеров, богатые желтком, часто имеют более сложно устроенные яйцевые оболочки (Дроздов, Иванков, 2000).

Морские ежи — одна из наиболее широко распространенных и массовых групп беспозвоночных бентосного населения Мирового океана. Они играют весьма важную роль в морских экосистемах. Это классический объект эмбриологии и биологии развития. Начиная с конца XIX в., когда половые клетки этих животных впервые использованы для изучения оплодотворения и доказана возможность и абсолютная полноценность его в искусственных условиях, на них получена обширная информация о закономерностях развития животных. Однако большинство работ по биологии развития морских ежей выполнено на правильных морских ежах. Неправильные морские ежи редко становятся объектом изучения эмбриологов, например, лишь у двух видов из них описана ультраструктура сперматозоидов (Jessen et al., 1973; Summers, Hylander, 1974).

Ранее мы (Дроздов, Касьянов, 1985; Дроздов, Иванков, 2000) изучили размеры и формы гамет нескольких видов иглокожих, в основном на светооптическом уровне. Было установлено, что у морских ежей на этом уровне морфология сперматозоидов мало различается. Как у правильных, так и у неправильных морских ежей сперматозоиды конической формы с маленькой акросомой. Однако различия яйцеклеток весьма существенны: у плоских морских ежей оболочки очень толстые и содержат пигментные гранулы, а у плоского ежа *Dendraster excentricus* яйцевые оболочки содержат дериваты фолликулярных клеток с пигментными гранулами (Burke, Bouland, 1989).

В заливе Петра Великого Японского моря обитают семь видов морских ежей: три правильных из семейства Strongylocentrotidae и четыре неправильных из семейств Loveniidae и Scutellidae (Адрианов, Кусакин, 1998; Дроздов и др., 2007).

Цель работы — изучить с использованием методов световой и электронной микроскопии строение гамет морских ежей, относящихся к разным семействам.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Объектами исследования служили следующие виды морских ежей.

Subcl. Regularia, ordo Camarodonta, fam. Strongylocentrotidae Gregory, 1900, **genera** *Strongylocentrotus* Brandt, 1835, *S. nudus* Agassiz, 1863, *S. intermedius* Agassiz, 1863.

Subcl. Irregularia, ordo Clypeasteroidea, fam. Scutellidae Gray, 1825, **genera** *Scaphechinus* Agassiz, 1863, *Sc. mirabilis* Agassiz, 1863, *Sc. griseus* Mortensen, 1927; **genera** *Echinarachnius* Leske, 1778, *Ech. parma* Lamarck, 1816; **Ordo** Spatangoida, **fam.** Loveniidae Lambert, 1905, **genera** *Echinocardium* Gray, 1825, *E. cordatum* Pennant, 1777.

Сбор и фиксацию материала проводили на биостанции “Восток” Института биологии моря ДВО РАН, расположенной в заливах Восток, Посыета, Уссурийском и Амурском залива Петра Великого Японского моря.

Нерест изученных видов морских ежей в заливе Петра Великого начинается в конце июня и продолжается до конца сентября. Чтобы лучше увидеть границы студенистой оболочки яиц, при приготовлении препаратов яйца помещали в суспензию туши, а затем фотографировали в световом микроскопе с помощью цифрового фотоаппарата.

Для исследования ультраструктуры гамет кусочки гонад фиксировали в 2.5%-ном глютаральдегиде на 0.5 М какодилатном буфере с добавлением хлорида натрия до тоничности морской воды. Материал дофиксировали в 1%-ном OsO_4 на какодилатном буфере с хлоридом натрия, обезвоживали в спиртах и

заливали в аралдит. Срезы получали на микротоме Ultracut (“Reichert”, Австрия). Просмотр и фотографирование ультратонких срезов осуществляли на электронном микроскопе JEM-100B (“JEOL”, Япония).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Морфология гамет. Для всех шести изученных видов морских ежей характерно наружное осеменение, при котором гаметы (сперматозоиды и яйца) выбрасываются в воду, где происходит оплодотворение. Как спермии, так и яйцеклетки изученных видов имеют видовые особенности ультратонкой организации.

Strongylocentrotus nudus. Черный невооруженный шаровидный морской еж *S. nudus* имеет классические спермии с головкой и жгутиком, адаптированные к наружному осеменению (рис. 1, а)

Головка спермиев имеет вытянутую форму. Средние размеры длины и ширины головки составляют 4.7 и 1.4 мкм соответственно (соотношение длины и ширины — 3.36 : 1).

Акросома расположена в апикальной части головки и наполовину погружена в ядерное углубление. Она представлена округлым акросомным пузырьком, который заполнен электронно-плотным содержимым и окружен собственной мембраной. Под акросомным пузырьком находится гетерогенный периакросомный материал. Высота акросомы — 0.6, акросомного пузырька — 0.3 мкм. Ядро удлинено-колбовидной формы и заполнено гомогенным электронно-плотным содержимым, его длина — 3 мкм.

Средняя часть спермия образована кольцевой митохондрией, окружающей две центриоли, которые расположены параллельно относительно друг друга. Диаметр митохондрии — 1.3 мкм. От дистальной центриоли отходит хвостовой жгут диаметром 0.25 мкм.

Яйцеклетки имеют диаметр около 100 мкм и окружены тонкой желточной и толстой студенистой оболочками (рис. 1, б).

Strongylocentrotus intermedius. Головка спермиев промежуточного шаровидного морского ежа имеет вытянутую форму (рис. 1, в, г) и ядро пулевидной формы. Средние размеры головки составляют 4.1 и 1.8 мкм в длину и ширину соответственно (соотношение длины и ширины — 2.27 : 1).

Передний заостренный конец конической головки увенчан акросомой, которая состоит из двух компонентов — акросомного пузырька, окруженного мембраной, и периакросомного аморфного материала, располагающегося во впячивании ядра на переднем конце. Средняя часть спермия образована одной кольцевой митохондрией и двумя параллельно расположенными центриолями. От дистальной

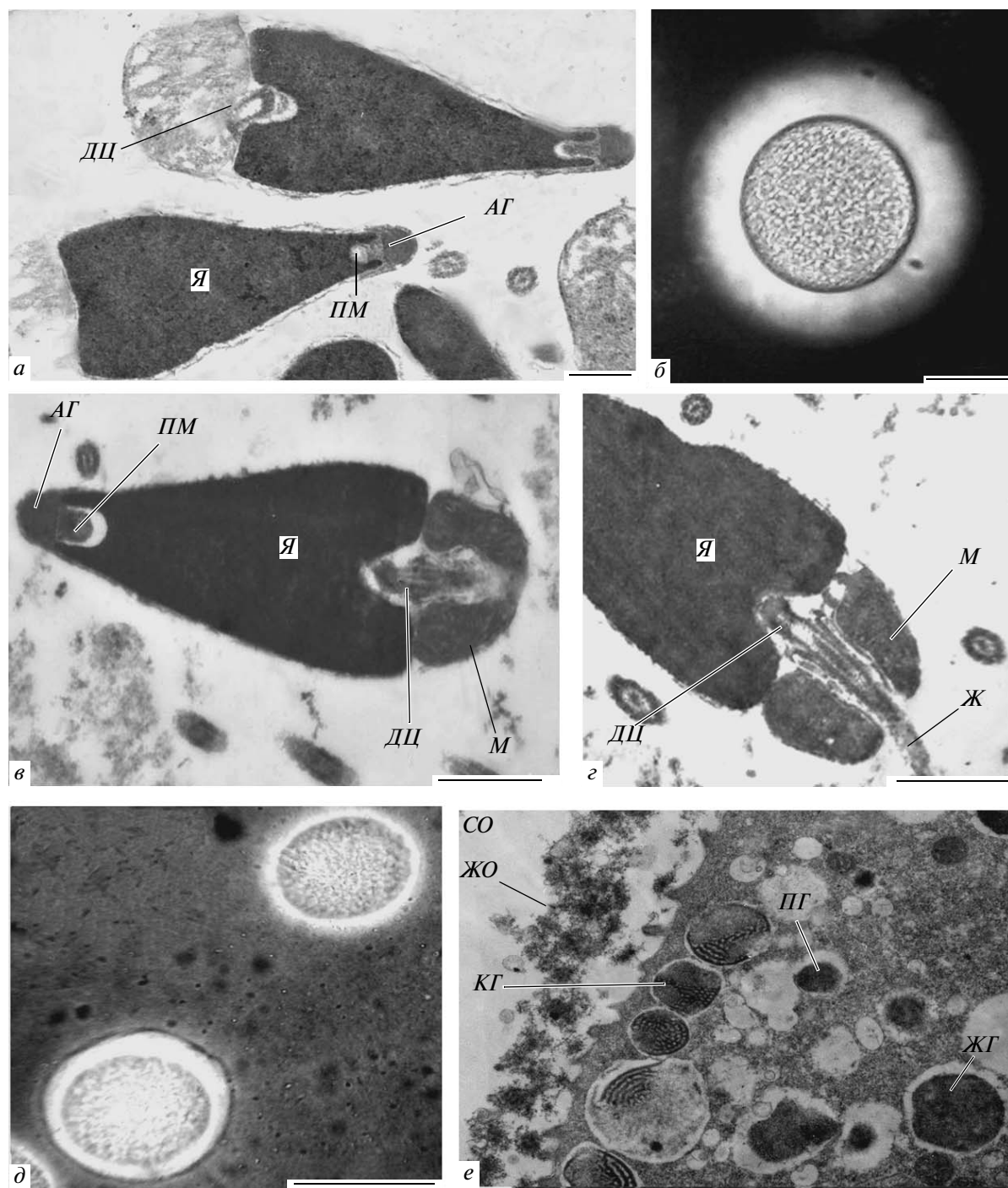


Рис. 1. Гаметы шаровидных морских ежей: продольные срезы спермиев *Strongylocentrotus nudus* (а) и *S. intermedius* (в, г) и яйцеклетки *S. nudus* в туши (б) и *S. intermedius* (д, е).

Условные обозначения: АГ, КГ, ПГ, ЖГ — акросомная, кортикальная, пигментная и желточная гранулы соответственно; ПМ — периакросомный материал, Я — ядро, М — митохондрия, Ж — жгутик, ЖО, СО — желточная и студенистая оболочки соответственно; ДЦ — дистальная центриоль. Масштаб: а, в, г, е — 1, б — 25, д — 45 мкм.

центриоли отходит хвостовой жгут. Высота акросомы — 0,5, длина ядра — 3, диаметр митохондрии — 2,5 мкм. Диаметр яйцеклеток *S. intermedius* около 90 мкм (рис. 1, д, е). Строение яйца и его оболочек

аналогично таковому у *S. nudus*. Ультраструктура студенистой оболочки представлена нитями, погруженными в аморфный материал. Во внутренний слой студенистой оболочки, примыкающий к жел-

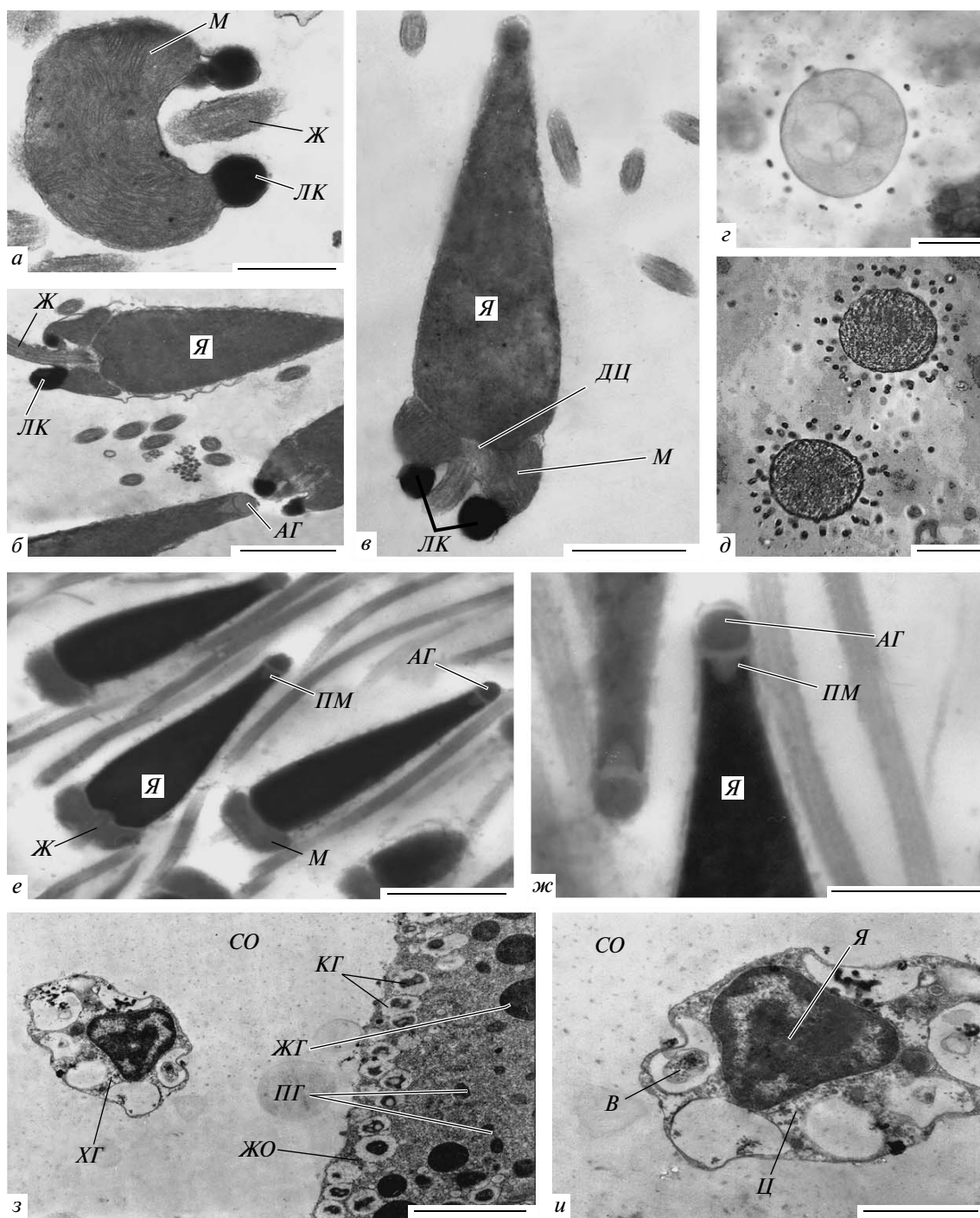


Рис. 2. Гаметы плоских морских ежей: продольные срезы спермиев *Scaphechinus griseus* (а–в) и *S. mirabilis* (е, ж); яйцеклетки *S. griseus* (з) и *S. mirabilis* (д) в туши; яйцеклетки *S. mirabilis* (з, и).

Условные обозначения: В – вакуоль, Ц – цитоплазма, ЛК – липидная капля, ХГ – хромофорные гранулы; ост. обозначения см. на рис. 1. Масштаб: а, в, е, ж – 1, з – 50, д – 55, з – 0.5, и – 0.25 мкм.

точной оболочке, заходят микроворсинки яйца. Под желточной оболочкой в цитоплазме располагаются кортикальные, пигментные и желточные гранулы.

Scaphechinus griseus. Головка спермиев серого скафехинуса имеет вытянутую форму и ядро конусовидной формы. Средние размеры головки составля-

ют 3.5 и 1.5 мкм в длину и ширину соответственно (соотношение длины и ширины — 2.3 : 1).

Высота акросомы — 0.3, длина ядра — 3, диаметр митохондрии — 1.2 мкм (рис. 2, а–в).

В средней части спермия обнаружены две липидные капли, располагающиеся под митохондрией ближе к хвостовому жгуту, и две параллельные центриоли.

Зрелые яйцеклетки имеют диаметр 100 мкм и обнаруживают структурное сходство с яйцеклетками *Scaphechinus mirabilis*, но в их студенистых оболочках наблюдается гораздо меньше хроматофорных телец — до 15 (рис. 2, г).

Scaphechinus mirabilis. Головка спермиев скафехинуса необыкновенного вытянутой формы, ядро удлинненно-конусовидной формы. Средние размеры головки составляют 5.2 и 1.5 мкм в длину и ширину соответственно (соотношение длины и ширины — 3.5 : 1).

Высота акросомы — 0.4, длина ядра — 4.6, диаметр митохондрии — 1 мкм (рис. 2, е, ж). В средней части спермия расположена кольцевая митохондрия, которая окружает две параллельно расположенные центриоли.

Зрелые яйца диаметром 110 мкм (рис. 2, д) окружены желточной оболочкой толщиной около 1 мкм и студенистой оболочкой, имеющей волокнистую структуру и заключающей в себя многочисленные хроматофорные тельца (рис. 2, з, и), которые лежат в некотором отдалении от желточной оболочки. Среди всех рассмотренных нами яйцеклеток морских ежей *S. mirabilis* отличается наибольшим содержанием хроматофорных телец — 40.

Echinocardium cordatum. Головка спермия вытянутой формы, средние ее размеры составляют 4.5 и 1.5 мкм в длину и ширину соответственно (соотношение длины и ширины — 3 : 1). Ядро конусовидной формы.

Спермий имеет удлинненный постакросомный стержень. Длина выступающей за пределы ядра части акросомы около 0.35 мкм. Длина ядра — 2, диаметр митохондрии — 1 мкм, под ней ближе к периферии располагаются две липидные капли (рис. 3, а–д, з). Митохондрия окружает две параллельно расположенные центриоли.

Диаметр зрелых яйцеклеток — 110 мкм. Они окружены тонкой желточной и толстой студенистой оболочками (рис. 3, е, ж).

Echinarachnius parma. Зрелые яйцеклетки обыкновенного плоского морского ежа (рис. 3, и, к) диаметром 110 мкм имеют желточную и студенистую оболочку. В студенистой оболочке наблюдаются хроматофорные тельца, расположенные очень близко к желточной оболочке, числом до 20 (рис. 3, л). Цитоплазма яйцеклетки включает в себя кортикальные, пигментные и желточные гранулы.

По данным Саммерса и Хайландера (Summers, Nylander, 1974), спермии обыкновенного плоского

морского ежа имеют относительно небольшую, апикально расположенную акросому, состоящую из акросомного пузырька диаметром 0.3 мкм и периакросомного материала, который заполняет углубление в передней части вытянутого ядра (рис. 4). В средней части расположена одна кольцевая митохондрия и центриоли. Митохондрия расположена ассиметрично, а центриоли параллельно друг другу.

ОБСУЖДЕНИЕ

Морские ежи — исключительно водные морские животные: у них только наружное осеменение и нет органов копуляции. Половые продукты выметываются в воду, где и происходит оплодотворение. Как указывают многие авторы (Пашенко, Дроздов, 1991; Afzelius, 1976), характер оплодотворения прямым образом влияет на строение гамет, причем в большей степени на более активных участников этого процесса — сперматозоиды. Как правило, способность к движению в воде у спермиев морских ежей коррелирует с наличием длинного хвоста (около 70 мкм) и хорошо развитой кольцевой митохондрии. В отличие от других иглокожих для мужских гамет морских ежей характерна небольшая акросома, так как при активации спермия образования длинного акросомного выроста при контакте с яйцом не наблюдается. Имеет место активное прохождение спермием студенистой оболочки и образование короткого акросомного выроста в непосредственной близости от поверхности яйца. При этом форма головки становится более обтекаемой, конической, иногда удлинненно-конической (Monroy, Rosati, 1983).

Гаметы морских ежей всегда привлекали внимание исследователей, но в последнее десятилетие интерес усилился, это связано с обнаружением четырех криптических видов, которые являются морфологическими видами-двойниками, ранее рассматривавшимися как один вид *Echinometra mathaei*. На юге Японии в районе рифа острова Окинава широко распространены тропические морские ежи рода *Echinometra*. Около полутора веков их относили к одному виду *E. mathaei* (Blanville, 1865). В результате изучения ультраструктуры спермиев разных групп этого вида, незначительно различающихся лишь цветом игл, выяснилось, что они относятся, по крайней мере, к четырем видам. Их спермии различаются длиной и шириной головки и некоторыми морфологическими особенностями средней части, в частности локализацией липидной капли в митохондрии спермиев (Mita et al., 2002).

Работы многих авторов, изучавших криптические виды комплекса *E. mathaei*, убедительно показали, что ультраструктура спермиев морских ежей видоспецифична, а морфология их гамет может служить хорошим систематическим признаком. Метц и

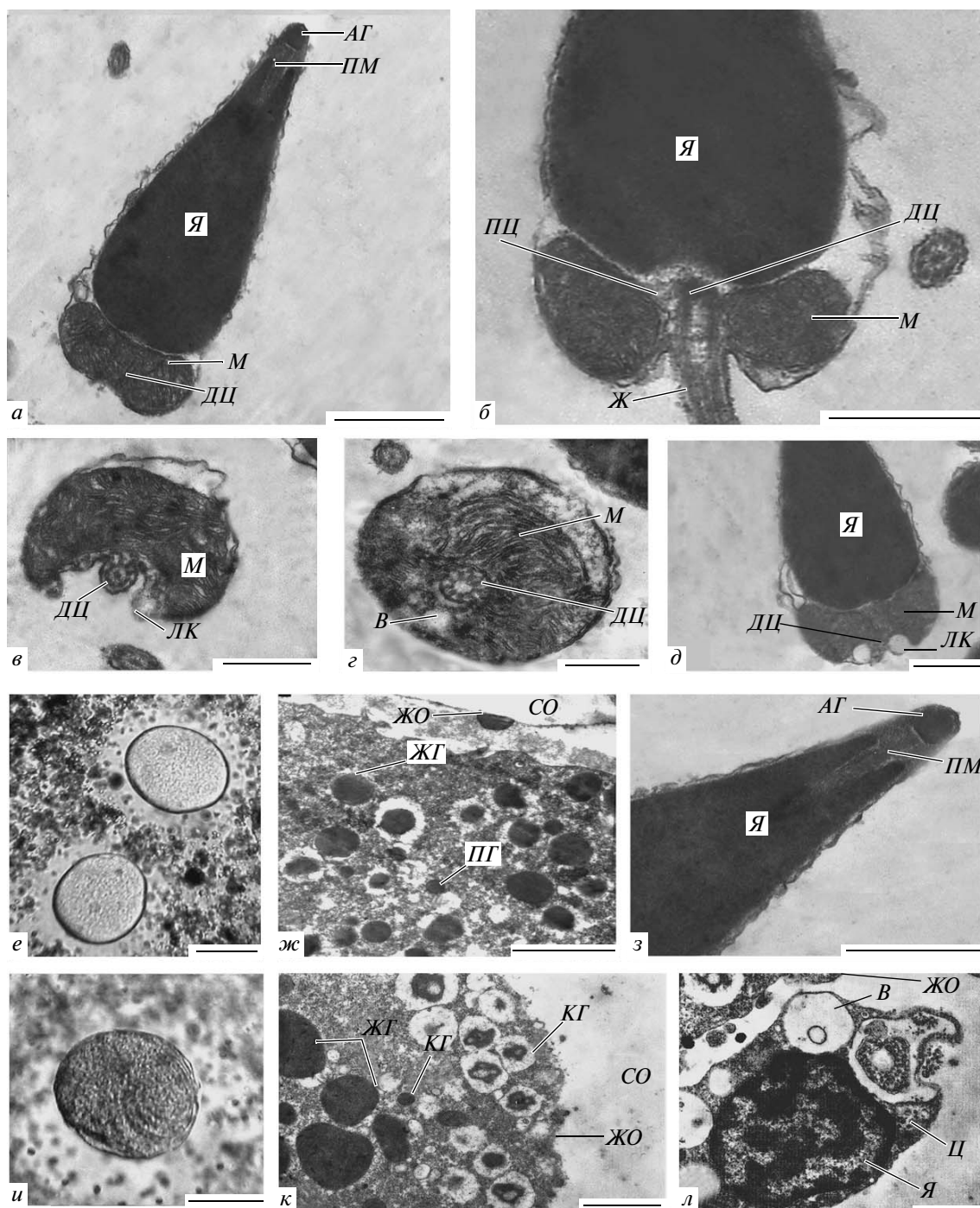


Рис. 3. Гаметы сердцевидного морского ежа *Echinocardium cordatum* и яйцеклетки обыкновенного плоского морского ежа *Echinarachnius parma*.

a, б, д, з – продольные срезы спермиев *Ech. cordatum*, *в, г* – поперечный срез спермиев *Ech. cordatum* через митохондрию, *е, ж* – яйцеклетки *Ech. cordatum*, *и–л* – яйцеклетки *E. parma*.

ПЦ – проксимальная центриоль, ост. обозначения см. на рис. 1, 2. Масштаб: *a–д, з* – 1, *е* – 50, *ж, к* – 0.25, *и* – 25, *л* – 0.35 мкм.

Палумби обнаружили наличие репродуктивного барьера между представителями рода *Echinometra*, обусловленного несовместимостью гамет (Palumbi, Metz, 1991; Palumbi et al., 1997). Иначе говоря, то, что

считалось одним видом *E. mathaei*, в действительности представляет собой комплекс из четырех видов-двойников (Palumbi, Metz, 1991). Таким образом, эти четыре вида, по мнению авторов, представляют со-

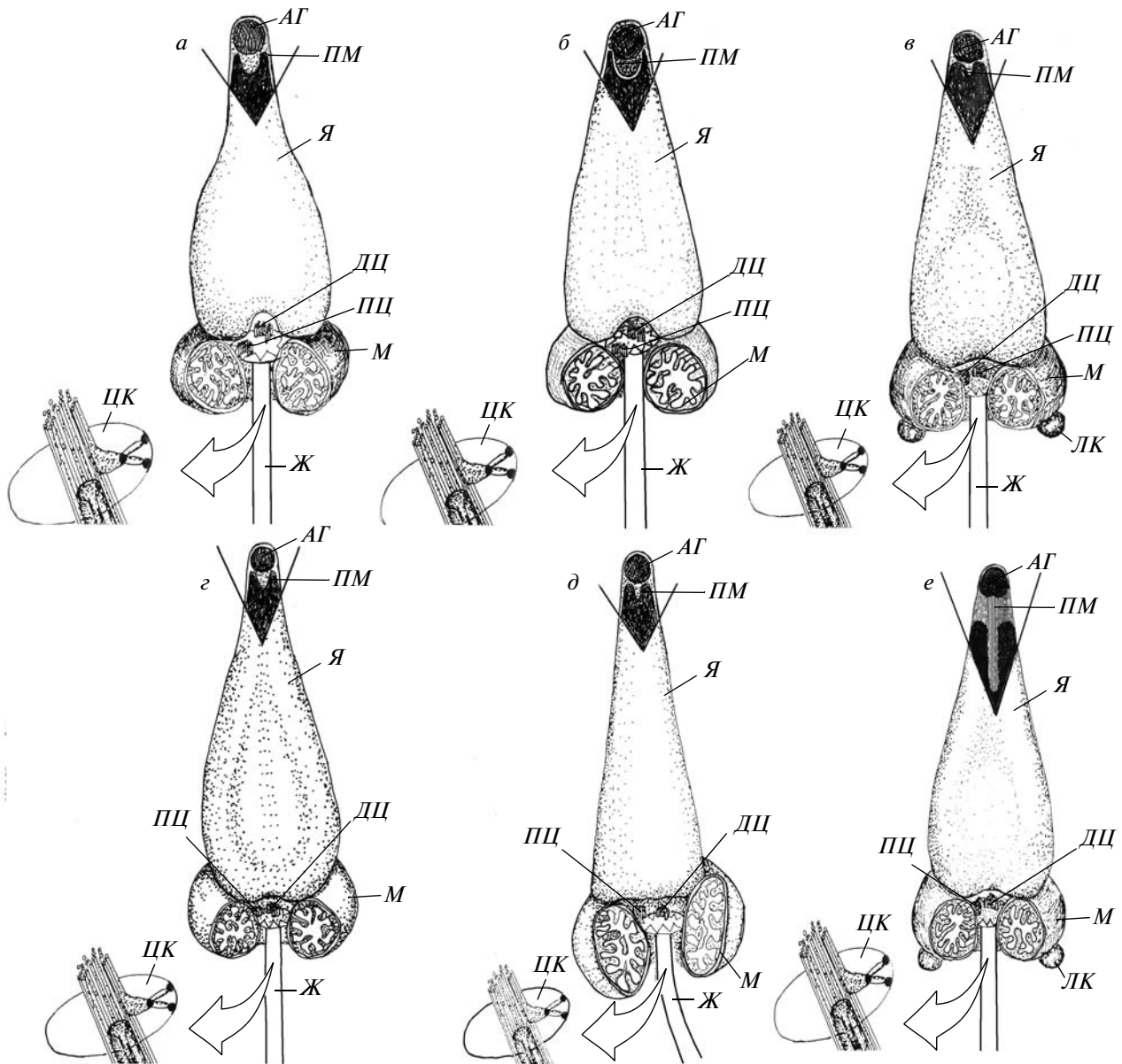


Рис. 4. Схема строения спермиев морских ежей Японского моря: а — *Strongylocentrotus nudus*, б — *S. intermedius*, в — *Scaphechinus griseus*, г — *Sc. mirabilis*, д — *Echinarachnius parma*, е — *Echinocardium cordatum*. ЦК — центриольный комплекс, ост. обозначения см. на рис. 1, 2. Масштаб: 1 мкм.

бой наиболее близкородственные виды морских ежей. Однако, несмотря на это, существует репродуктивный барьер, препятствующий межвидовому оплодотворению. С помощью микроскопических исследований показано, что в этих случаях нарушается механизм прикрепления сперматозоида к яйцеклетке.

Как показано на рис. 1, а, в, г; 2, а-в, е, ж; 3 а-д, з; 4, спермии *Strongylocentrotus nudus*, *S. intermedius*, *Scaphechinus mirabilis*, *Sc. griseus*, *Echinarachnius parma* и *Echinocardium cordatum* имеют классическое

строение. Они состоят из головки и хвоста, представленного жгутиком. Головка представлена акросомой, ядром, кольцевой митохондрией и центриольным аппаратом. Отличия касаются формы головки спермиев, строения и расположения некоторых органелл, что вместе с другими характеристиками четко разграничивает спермии разных видов и в очередной раз подтверждает общепринятое мнение о видоспецифичности мужских гамет.

Йессен с соавторами описали ультраструктуру спермиев морского ежа *Echinocardium cordatum*, вы-

ловленного в Элсиноре на Атлантическом побережье Дании (Jessen et al., 1973). По данным, представленным этими авторами, спермий сердцевидного морского ежа выделяется среди спермиев других видов класса Echinoidea формой акросомного комплекса, состоящего из длинного (1.5 мкм) постакросомного стержня, который идет из глубокого переднего впячивания ядра к акросомному пузырьку, вынесенному этим стержнем на расстояние около 1 мкм от апикальной поверхности ядра.

Исследовав ультраструктуру спермиев *Ech. cordatum*, выловленного в заливе Восток Японского моря, мы обнаружили их резкое отличие от спермиев сердцевидного ежа из Атлантики, описанных Йессеном с соавторами. По нашим данным, головка спермия имеет меньшее соотношение длины и ширины (3 : 1). Расстояние между акросомным пузырьком и апикальной поверхностью ядра не превышает 0.5 мкм. Также в средней части спермия были обнаружены две липидные капли, располагающиеся под митохондрией.

Как уже было сказано ранее, считается, что морской еж *Ech. cordatum* обитает преимущественно в умеренных широтах северного и южного полушарий Тихого и Атлантического океанов. Попытки разделить по морфологическим признакам столь широко распространенный вид на несколько отдельных видов не привели к успеху (Higgins, 1974, 1975).

На основании столь значительных различий данных Йессена с соавторами и наших мы предполагаем, что на Атлантическом побережье Дании и в Японском море обитают два разных вида рода *Echinocardium*.

В работе Крюковой и Соловьева (1975) рассматривается становление личиночного скелета морских ежей *Strongylocentrotus nudus* и *S. intermedius*. Были обнаружены различия в строении базальных игл ларвального скелета у плутеусов этих двух видов. Авторы подчеркивают, что столь разительные отличия на всех стадиях развития этих видов заставляют усомниться в их близости и правомочности отнесения к одному роду.

Оценивая совокупность морфологических и эмбриологических данных, а также результаты сравнения геномов стронгилоцентротид, указывающие на эволюционные связи внутри семейства, Татаренко и Полтораус (1993) полагают, что *Strongylocentrotus nudus* и *S. franciscanus* стоят достаточно обособленно от других представителей рода *Strongylocentrotus*. Авторы считают необходимым выделить *S. nudus* и *S. franciscanus* в самостоятельный таксон родового ранга — *Mesocentrotus* gen. n., Tatarenko et Poltarau.

Согласно нашим данным, ультраструктура спермиев этих двух видов морских ежей (*Strongylocentro-*

tus nudus и *S. intermedius*) различается. Оба они имеют спермии с головкой вытянутой формы (рис. 1, а, в, г; 4, а, б), средние размеры которой приблизительно одинаковы. Передний заостренный конец конической головки увенчан акросомой, которая состоит из двух компонентов — акросомного пузырька, окруженного мембраной, и периакросомного аморфного материала, располагающегося во впячивании ядра на переднем конце. Средняя часть спермия образована одной кольцевой митохондрией и центриольным аппаратом. От дистальной центриоли отходит хвостовой жгут.

Различия обнаружены также в форме ядер и митохондрий. Спермии *Strongylocentrotus intermedius* имеют бутылковидную форму головки и удлиненную на продольном срезе митохондрию. Спермии же *S. nudus* имеют колбовидную форму головки и округлую на продольном срезе митохондрию.

Представляется, что различия формы головок и митохондрий этих морских ежей достаточны для отнесения их к разным родам, хотя этот вопрос требует более тщательного изучения. Наши данные согласуются с выводами Крюковой и Соловьева (1975) и Татаренко и Полторауса (1993) о выделении черного морского ежа в новый род. Однако для окончательного определения статуса рода *Mesocentrotus* необходимо исследовать спермии других видов рода *Strongylocentrotus*, равно как и ультраструктуру спермиев представителей предполагаемого нового рода *Mesocentrotus*, в частности *M. franciscanus*.

Ультраструктура спермиев специфична для каждого из трех изученных семейств: Strongylocentrotidae, Scutellidae и Loveniidae. Для представителей семейства правильных морских ежей Strongylocentrotidae характерны спермии с конической головкой и симметрично расположенной кольцевой митохондрией. Спермии плоских морских ежей семейства Scutellidae имеют вытянутую копьевидную головку с небольшим количеством постакросомного материала. Для семейства сердцевидных морских ежей Loveniidae характерно наличие пучка актиновых филаментов в постакросомном материале спермиев.

Мы описали также в настоящей работе строение яйцеклеток морских ежей *Strongylocentrotus nudus*, *S. intermedius*, *Echinocardium cordatum*, *Scaphechinus mirabilis*, *Sc. griseus*, *Echinarachnius parma*.

Важную роль в защите зародыша играют яйцевые оболочки, структура которых варьирует у видов из разных семейств. Яйца морских ежей покрыты двумя оболочками — желточной и студенистой. Желточная оболочка у всех изученных нами видов представлена выростами плазмалеммы — микроворсинками длиной не более 5 нм. От них отходит фибриллярный гликокаликс, который и формирует

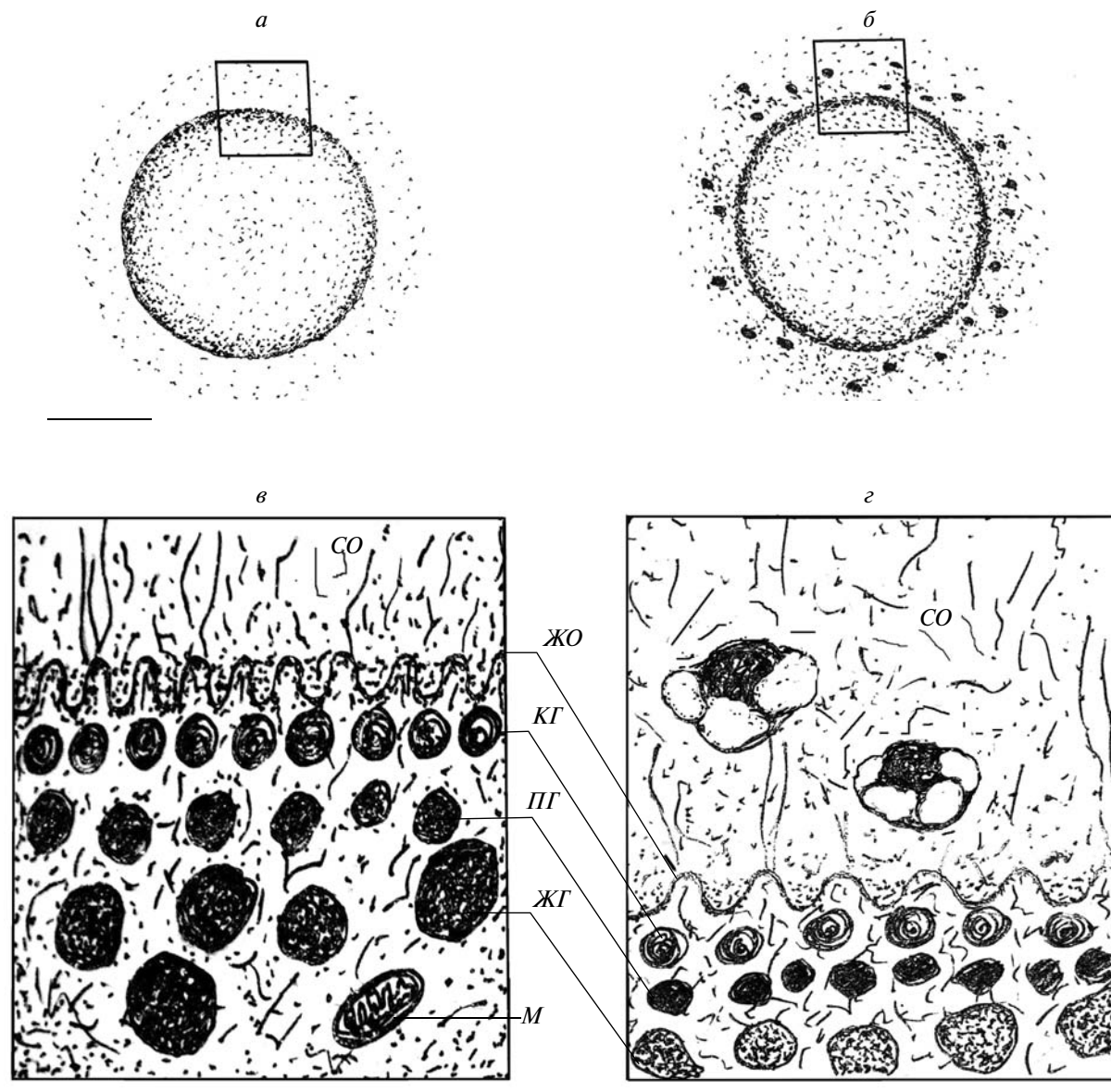


Рис. 5. Схема строения яйцевых оболочек шаровидных и плоских морских ежей Японского моря: а, в — *Strongylocentrotus intermedius*, б, з — *Scaphechinus mirabilis*.

Условные обозначения см. на рис. 1. Масштаб: а, б — 30, в, з — 1 мкм.

желточную оболочку. От апикальных участков микроворсинок тянутся длинные микрофибриллы, формирующие студенистую оболочку, толщина которой варьирует у представителей разных семейств. В студенистой оболочке яиц морских ежей семейства Scutellidae имеются округлые структуры — хроматофорные тельца, представленные ядром, цитоплазмой и вакуолями. Предполагается, что это деградировавшие вспомогательные клетки.

В студенистых оболочках яиц морских ежей семейства Strongylocentrotidae (рис. 5, а) и Loveniidae хроматофорные тельца не были обнаружены. У раз-

ных видов семейства число хроматофорных телец варьирует. Наибольшее количество этих структур обнаружено у *Scaphechinus mirabilis* — до 40 (рис. 5, б). Количественные вариации хроматофорных телец *Scaphechinus griseus* и *Echinarachnius parma* (15 и 20 соответственно) сопоставимы с описанным ранее у *Dendraster excentricus* из семейства Dendrasteridae — 25 (Burke, Bouland, 1989).

У яиц *Echinarachnius parma* хроматофорные тельца в студенистой оболочке сосредоточены ближе к желточной оболочке, а у яиц *Scaphechinus mirabilis* — ближе к периферии. При помещении яиц этих двух

видов в суспензию туши было замечено, что тушь быстрее проходит через студенистую оболочку *E. parma*, чем *Sc. mirabilis*, что, возможно, обусловлено ее меньшей плотностью и отсутствием “периферийных” хроматофорных телец в студенистой оболочке.

Ультраструктура яйцевых оболочек изучена у плоского морского ежа *Dendraster excentricus* (сем. Dendrasteridae) (Chia, Atwood, 1982; Burke, Bouland, 1989). Ооциты этого морского ежа окружены фолликулярными клетками, которые содержат вакуоли с пигментными гранулами. Перед нерестом у зрелых яйцеклеток эти фолликулярные клетки уменьшаются в размерах и мигрируют на периферию студенистой оболочки. Мы изучили яйцевые оболочки трех видов плоских морских ежей из семейства Scutelidae, отр. Clypeasteroidea, к которому относится и семейство Dendrasteridae. У всех изученных представителей этого семейства (*Scaphechinus mirabilis*, *Sc. griseus* и *Echinarachnius parma*) в студенистой оболочке зрелых яиц содержатся хроматофорные тельца, равно как и у *D. excentricus* из другого семейства, но из того же отряда. Таким образом, наличие хроматофорных телец в яйцевых оболочках характерно для представителей всего отряда Clypeasteroidea.

Количественная оценка хроматофорных телец свидетельствует, что их число варьирует у разных видов плоских морских ежей от 15 до 40. Больше всего хроматофорных телец обнаружено в оболочках яиц *S. mirabilis*. По-видимому, их число коррелирует с общим содержанием пигментов эхинохромов у морских ежей. Больше всего этих пигментов именно у *S. mirabilis*, из которых выделяют фармакологический препарат гистохром, используемый в кардиологии и офтальмологии (Мищенко и др., 2003). Возможно, эхинохромы, локализованные в яйцевых оболочках, имеют функциональное значение, но оно пока непонятно.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Адрианов А.В., Кусакин О.Г. Таксономический каталог биоты залива Петра великого Японского моря. Владивосток: Дальнаука, 1998. 350 с.
- Дроздов А.Л., Иванков В.Н. Морфология гамет животных. Значение для систематики и филогении. М.: Круглый год, 2000. 460 с.
- Дроздов А.Л., Касьянов В.Л. Размеры и форма гамет у иглокожих // Онтогенез. 1985. Т. 16. № 1. С. 49–59.
- Дроздов А.Л., Бойко Э.В., Сергеева О.С., Тюрин С.А. Сосудистые растения юга Приморья. Макрофиты и морские беспозвоночные залива Петра Великого. Владивосток: Изд-во Дальневост. ун-та, 2007. 116 с.
- Крючкова Г.А., Соловьев А.Н. О личиночной стадии морских ежей // Палеонтол. журн. 1975. № 4. С. 63–71.
- Мищенко Н.П., Федорев С.А., Багирова В.Л. Новый оригинальный отечественный препарат Гистохром ТМ // Хим.-фармацевт. журн. 2003. Т. 37. № 1. С. 49–53.
- Пащенко С.В., Дроздов А.Л. Ультраструктура гамет и акросомная реакция спермиев у двустворчатого моллюска глицимериса японского *Glycymeris yessoensis* // Цитология. 1991. Т. 32. № 4. С. 325–330.
- Татаренко Д.Е., Полтапуха А.Б. Принадлежность морского ежа *Pseudocentrotus depressus* к семейству Strongylocentrotidae и выделение в этой группе нового рода *Mesocentrotus* по данным ДНК-ДНК-гибридизации и сравнительной морфологии // Зоол. журн. 1993. Т. 72. № 2. С. 61–72.
- Afzelius B.A. Fine structure of sperm cell. V. 10. Bazel: S. Karger, 1976. 250 p.
- Burke R.D., Bouland C. pigment follicle cells and the maturation of oocytes in the sand dollar, *Dendraster excentricus* // Devel. Growth Differ. 1989. V. 31. № 5. P. 431–437.
- Chia Fu-Shiang, Atwood A. Pigment cells in the jeally coat of sand dollar eggs // Echinoderms proceedings of the International conference / Ed. Lawrence J.M. Tampa Bay: Balkema (Rotterdam), 1982. P. 481–484.
- Chia Fu-Shiang, Atwood A., Crawford B. Comparative morphology of echinoderm sperm and possible phylogenetic implications // Am. Zool. 1975. V. 15. P. 553–565.
- Higgins R.S. Specific status of *Echinocardium cordatum*, *E. australic* and *E. zealandicum* (Echinoidea: Spatangoida) around New Zealand, with comments on the relation of morfological variation to environment // J. Zool. 1974. V. 173. № 4. P. 451–775.
- Higgins R.S. Observations on the morphology of *Echinocardium cordatum* (Echinoidea: Spatangoida) from diverse geographical areas // Ibid. 1975. V. 177. № 4. P. 507–515.
- Jessen H., Behnke O., Wingstrand K.G., Rostgaard J. Actin like filaments in the acrosomal apparatus of spermatozoa of a sea urchin // Exp. Cell. Res. 1973. V. 80. № 1. P. 47–54.
- Mita M., Uehara T., Nakamura M. Comparative studies on the energy metabolism in spermatozoa of sour closely related species of sea urchins (Genus *Echinometra*) in Okinawa // Zool. Sci. 2002. V. 19. № 4. P. 419–427.
- Monroy A., Rosati F. A comparative analysis of sperm egg interaction // Gamete Res. 1983. V. 7. P. 85–102.
- Palumbi S.R., Metz E.C. Strong reproductive isolation between closely related tropical sea Urchins (genus *Echinometra*) // Mol. Biol. Evol. 1991. V. 8. № 22. P. 227–239.
- Palumbi S.R., Grabowsky G., Duda T. et al. Speciation and population genetic structure in tropical pacific sea Urchins // Evolution. 1997. V. 51. № 5. P. 1506–1517.
- Summers R., Hylander B.L. An ultrastructural analysis of early fertilization in the sand dollar *Echnarachnius parma* // Cell Tiss. Res. 1974. V. 150. P. 343–368.

Morphology of Gametes in Sea Urchins from Peter the Great Bay, Sea of Japan

A. L. Drozdov and V. V. Vinnikova

*Zhirmunsky Institute of Marine Biology, Far East Division, Russian Academy of Sciences,
ul. Palchevskogo 17, Vladivostok, 690041 Russia
e-mail: anatoliyld@mail.ru*

Abstract—The fine structure of the gametes in six sea urchin species of the Sea of Japan was studied. The spermatozoons in *Strongylocentrotus nudus*, *S. intermedius*, *Echinocardium cordatum*, *Scaphechinus mirabilis*, *Sc. griseus* and *Echinarachnius parma* are species-specific. The conical head and symmetrically disposed ring-shape mitochondrion are common to regular sea urchin sperm cells. *S. nudus* is characterized by the bulb-shaped head of the zoosperm; *S. intermedius*, by a bullet-shaped one. The zoosperm spearhead and small amount of postacrosome material are common to irregular sea urchins; the sperm width : length ratio varies for different species, with the highest for *Sc. mirabilis*. The zoosperm of *Sc. griseus* is characterized by two lipid drops in the cell center. Asymmetrical mitochondrion disposal is usual for *E. parma*. Actin filaments are found in the postacrosome material in the zoosperm of cordiform sea urchins. The differences in the fine structure of zoosperm in eurybiont species *Ech. cordatum* inhabiting the Sea of Japan and coastal areas of the Northeast Atlantic may bear record to the complex existence of species *Ech. cordatum*. The fine structure of zoosperm is unique for each of the studied families, Strongylocentrotidae, Scutellidae, and Loveniidae. The eggs of all the species are characterized by vitelline and tremelloid membranes. The vitelline membrane is formed by cytoplasm protrusions; the area between them is filled with fubrillary material. The tremelloid membrane is formed by fubrillary material associated with apical parts of microvilli of the vitelline membrane. The irregular sea urchins *Sc. griseus*, *Sc. mirabilis* and *E. parma* are characterized by chromatophores situated in the tremelloid membrane, with the highest abundance in *Sc. mirabilis*.

Key words: sea urchins, sperm cells, egg membranes.