

На правах рукописи

СТОЛЯРОВА

Марина Владимировна

**СРАВНИТЕЛЬНАЯ МОРФОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ
ХАРАКТЕРИСТИКА И РЕАКТИВНЫЕ ОСОБЕННОСТИ
ЭПИТЕЛИАЛЬНЫХ СИСТЕМ У ЖИВОТНЫХ РАЗНЫХ УРОВНЕЙ
ОРГАНИЗАЦИИ И ЧЕЛОВЕКА: ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЙ АСПЕКТ**

03.03.04 – клеточная биология, цитология, гистология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени

доктора биологических наук

Санкт-Петербург
2012

Работа выполнена в Государственном бюджетном образовательном учреждении высшего профессионального образования «Санкт-Петербургский государственный педиатрический медицинский университет» Министерства здравоохранения Российской Федерации

Официальные оппоненты: член-корреспондент РАМН,
доктор медицинских наук, профессор
Самойлов Владимир Олегович
Военно-медицинская академия им. С.М. Кирова, Санкт-Петербург

доктор биологических наук, профессор
Дроздов Анатолий Леонидович
Институт биологии моря ДВО РАН, Владивосток

доктор биологических наук
Мартынова Марина Георгиевна
Институт цитологии РАН, Санкт-Петербург

Ведущая организация: Государственное бюджетное образовательное учреждение высшего профессионального образования «Северо-Западный государственный медицинский университет им. И.И. Мечникова» Министерства здравоохранения Российской Федерации, Санкт-Петербург

Защита состоится «29» марта 2013 года в 13 часов на заседании Диссертационного совета Д 002.230.01 на базе Института цитологии РАН по адресу: 194964 Санкт-Петербург, Тихорецкий пр., 4

Факс (812) 297-03-41

Сайт института: <http://www.cytspb.rssi.ru>

Адрес электронной почты института: cellbio@mail.cytspb.rssi.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института цитологии РАН

Автореферат разослан « » февраля 2013 года

Ученый секретарь Диссертационного совета,
кандидат биологических наук

Е.В. Каминская

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы

Становление тканевой организации и возникновение эпителиальных тканей в процессе эволюции многоклеточных животных – одна из фундаментальных проблем современной биологии. Внеклеточному матриксу (ВКМ), в том числе матриксу базальных мембран, придают важное значение в регуляции формообразовательных процессов (Албертс и др., 1987), а эпителии рассматривают как первичные тканевые системы Metazoa (Tyler, 2003).

Согласно теории параллелизмов Заварзина (1934), развитие тканей происходило параллельно в ряду беспозвоночных и в ряду хордовых. Однако теорию параллелизмов не удавалось применить к эпителиям, которые отличаются большим разнообразием. Хлопин (1934) на основании изучения особенностей функционирования эпителиальных тканей млекопитающих и человека создал теорию дивергентной эволюции тканей, поставив на первое место появление отличий и возникновение разнообразия. В настоящее время имеется большой материал по строению эпителиев, указывающий на дивергентное развитие эпителиальных тканей. В то же время на клеточном и тканевом уровнях отмечаются черты сходства, возникающие параллельно и независимо в разных систематических группах (Заварзин, 1976, 2000; Пунин, 1991).

Недостаточно изучены эпителии представителей групп билатерально-симметричных животных (Bilateria), которые можно назвать ключевыми для понимания начальных этапов филогенеза эпителиальных тканей. К ним относятся, прежде всего, бескишечные турбеллярии (Acoela). Базовое положение Acoela среди Bilateria предполагалось многими исследователями, в том числе акад. А.В. Ивановым. По данным молекулярной филогении (Ruiz-Trillo et al., 1999; Telford et al., 2003; Cook et al., 2004; Sempere et al., 2007; Mwinyi et al., 2010), бескишечные турбеллярии представляют собой независимую наиболее рано отделившуюся группу, образующую самую древнюю ветвь Bilateria. По определению Беклемишева (1925, 1964), организация бескишечных турбеллярий близка к дотканевому, паренхимному уровню организации.

Также существенный интерес представляет исследование эпителиев турбеллярий (Turbellaria) и немертин (Nemertini), имеющих дифференцированные ткани. Согласно современным представлениям, основанным на данных молекулярно-генетического анализа, турбеллярии и немертины входят в группу Lophotrochozoa, объединяющую Spiralia (Platyzoa + Trochozoa) и Lophophorata. Турбеллярии относятся к типу Plathelminthes, которые являются базовой группой Spiralia. Строение многих турбеллярий довольно подробно исследовано с использованием различных методов, проведено сравнение их ультраструктурной организации (Иванов, Мамкаев, 1973; Rieger, 1981; Дробышева, 1991, 2010; Райкова, 2004).

Немертины – древняя группа Trochozoa. Немертины рассматриваются как важный источник для установления связей между целомическими и нецеломическими животными (Ruppert, Carle, 1983; Turbeville, Ruppert, 1983, 1985). Эпителиальные ткани немертин изучены недостаточно полно, что требует проведения их подробного исследования.

Особое положение в системе животного царства занимают кишечнодышащие (Enteropneusta), относящиеся к полухордовым (Hemichordata). Молекулярно-биологические исследования показывают, что группа, включающая иглокожих и

полухордовых, является родственной хордовым животным (Turbeville et al., 1994), а сами кишечнодышащие наиболее близки к древним вторичноротым (Bromham, Degnan, 1999; Cameron et al., 2000). В связи с этим кишечнодышащие являются важным объектом сравнительно-морфологических исследований.

Уникальный эволюционный феномен представляют щетинкочелюстные, или морские стрелки (*Chaetognatha*), обладающие многослойным кожным эпителием – единственный случай среди беспозвоночных. На основании некоторых морфологических и эмбриологических признаков щетинкочелюстных сближают с вторичноротыми (Eakin, Westfall, 1964; Reisinger, 1968), однако молекулярно-генетические исследования не подтверждают эту точку зрения (Telford, Holland, 1993; Matus et al., 2007). Иванов (1976) выделяет щетинкочелюстных в качестве особой отдельной ветви *Procoelomata*, произошедших от *Archibilateria*. В современной классификации животных *Chaetognatha* выделены в подотдел (Малахов, 2003).

Среди выбранных для данного исследования объектов бескишечные турбеллярии являются нецеломическими животными; немертину, щетинкочелюстные и кишечнодышащие – целомическими, из них кишечнодышащие – вторичноротые. Перечисленные группы можно рассматривать как модельные объекты для изучения направления и основных закономерностей начальных этапов эволюционного развития эпителиальных тканевых систем.

Важной характеристикой эпителиев являются их реактивные особенности, характер тканевых и клеточных адаптаций. Наличие микроворсинок и пиноцитозная активность в клетках кожного эпителия у бескишечных турбеллярий (Маркосова, 1989) и кишечнодышащих (Benito, Pardos, 1997), интенсивное поглощение аминокислот и глюкозы у немертин (Stephens, Schinske, 1961; Fisher, Oaks, 1978) указывают на структурно-функциональное сходство с реабсорбирующим почечным эпителием позвоночных. В связи с этим представляет специальный интерес рассмотреть ультраструктурные особенности реактивности этих эпителиев в сравнении с высокодифференцированным абсорбирующим почечно-целомическим эпителием млекопитающих и человека на примере почечно-целомического эпителия человека.

Поскольку признается, что именно ультраструктурные признаки наиболее консервативны и поэтому пригодны для филогенетического сравнения (Райкова, 1991; Кусакин, Дроздов, 1994), особенно актуально сравнительное детализированное изучение ультраструктуры клеток и тканей.

Настоящее исследование направлено на изучение эпителиальных систем на тканевом, клеточном и субклеточном уровнях с использованием гистологических, гистохимических методов, иммуноцитохимического метода, электронной микроскопии и эксперимента.

Цель и задачи исследования

Цель настоящей работы — определение основных закономерностей эволюционных преобразований эпителиальных систем и составляющих их элементов у билатерально-симметричных животных, стоящих на начальных ступенях филогенетического развития, в сравнении с эпителиальными тканевыми системами более высоко организованных животных и человека.

ЗАДАЧИ исследования:

1. Изучить гистологическое строение и клеточный состав кожного покрова и пищеварительной выстилки, выявить гистохимические характеристики различных типов клеток у животных разных уровней организации: бескишечных турбеллярий, немертин, кишечнодышащих, щетинкочелюстных. Получить данные о строении целомического эпителия кишечнодышащих и щетинкочелюстных.

2. Изучить ультратонкое строение клеток и межклеточные контакты, производные ВКМ кожного покрова и пищеварительной выстилки объектов исследования. Изучить ультраструктуру целомического эпителия у представителей кишечнодышащих и щетинкочелюстных.

3. Получить морфологические данные о рецепторных элементах, источниках физиологической регенерации (камбиальности) и механизмах регуляции исследуемых тканевых систем.

4. Выявить морфологические особенности реактивных изменений клеток кожного покрова животных при повреждающем воздействии: 1) у бескишечных турбеллярий, немертин и кишечнодышащих – при воздействии гипотонической среды (в эксперименте); 2) у щетинкочелюстных – при воздействии антропогенного радиоактивного загрязнения среды обитания.

5. Изучить на ультраструктурном уровне реактивные изменения почечно-целомического эпителия человека при повреждающем воздействии – в условиях повышенной реабсорбции белка. Провести анализ адаптационных особенностей эпителиев животных разных уровней организации и человека при действии повреждающих факторов.

6. Провести сравнительный анализ общего плана строения эпителиальных тканевых систем и особенностей ультраструктуры клеток, строения их функциональных аппаратов, межклеточных контактов, базальной мембраны у представителей изучаемых групп и других животных и человека, определить основные тенденции их эволюционных изменений. На основании полученных новых данных предложить дополнительные критерии для классификации эпителиальных тканей.

Научная новизна

Работа представляет собой первое сравнительно-морфологическое исследование и обобщение, касающееся начальных этапов эволюционных преобразований эпителиальных тканевых систем.

Установлено наличие структурных связей между корневыми нитями ресничек, цитоплазматическими филаментами и областью промежуточных межклеточных контактов в кожном покрове у представителей бескишечных турбеллярий и немертин, кожном и кишечном эпителиях у кишечнодышащих.

Впервые установлено наличие эпителиально-мышечных клеток в кожном покрове представителей бескишечных турбеллярий, немертин и кишечнодышащих и эпителии средней кишки немертин и кишечнодышащих.

Межклеточные контакты кожного эпителия щетинкочелюстных, названные мостичными (фибрилярными), рассматриваются как новый уникальный тип межклеточных соединений.

Впервые у немертин в цитоплазме клеток кожного эпителия обнаружены множественные базальные тельца. Получены данные о колокализации формирующихся центриолей и аппарата Гольджи у немертин.

Получены морфологические данные о способности эпителиальных клеток изученных животных к делению как источнике физиологической регенерации эпителиальных систем.

Впервые изучены ультраструктурные особенности адаптивных реакций кожного покрова бескишечных турбеллярий, немертин и кишечнодышащих на действие опреснения.

Исследованы реактивные изменения кожного эпителия щетинкочелюстных, вызванные действием радиоактивного загрязнения. Впервые показано на гистологическом уровне, что ткани щетинкочелюстных характерным образом реагируют на радиационное воздействие.

Получены новые данные об ультраструктурных особенностях изменений разных отделов почечно-целомического эпителия человека (эпителий проксимальной и дистальной частей нефрона, эпителий внутреннего листка капсулы нефрона) в условиях повышенной функциональной нагрузки – интенсивной реабсорбции белка.

Доказано двухсегментное строение щетинкочелюстных, которых многие авторы считали трехсегментными животными.

На основании полученных данных об ультраструктурных особенностях строения эпителиальных тканей беспозвоночных предлагается классификация эпителиальных систем, уточняющая и обобщающая существующие классификации других авторов.

Теоретическое и практическое значение работы

Новые данные о широком распространении эпителиально-мышечных клеток изменяют взгляды на организацию животных многих групп. Существование сложной системы корневых нитей мерцательных клеток в кожном, а иногда и в кишечном эпителии дает основу для сопоставлений. Данные о строении уникальных мостичных контактов кожного эпителия щетинкочелюстных являются важными для сравнительно-цитологических исследований. Несомненный научный интерес представляют данные по физиологической регенерации, регуляторным элементам, реактивным особенностям изученных эпителиальных тканевых систем. Многие результаты могут быть использованы в систематике животных. Вывод о двухсегментном строении щетинкочелюстных важен для уточнения систематического положения этой группы.

Морфологические данные, характеризующие аномалии в тканях щетинкочелюстных, возникающие в результате радиационного воздействия, имеют важное прикладное значение. Они могут способствовать изучению возникновения отсроченных эффектов малых доз, часто приводящих к новообразованиям у человека. Эти данные также могут использоваться для радиационного мониторинга акваторий (получен патент на изобретение). Результаты исследования реактивных особенностей эпителия проксимальных канальцев почки человека могут быть применены в нефрологии для диагностики заболеваний и выбора способа лечения.

Как результат проведенного исследования обоснована универсальная, учитывающая новые факты, классификация эпителиальных тканей, систематизирующая имеющиеся данные об их строении.

Полученные результаты могут быть рекомендованы для включения в курсы лекций по гистологии и цитологии биологических и медицинских факультетов университетов и медицинских ВУЗов.

Основные положения, выносимые на защиту

1. Эпителиальные тканевые системы у билатерально-симметричных животных на ранних этапах эволюционных преобразований их структурной организации обнаруживают тенденции к развитию мультифункциональных клеток, взаимодействующих с помощью различных видов межклеточных контактов и примитивных форм тканевой регуляции. Этот процесс идет на основе изменения совокупности ультраструктурных признаков по принципу функциональной целесообразности.

2. Ультраструктура клеток эпителиальных тканевых систем как животных, так и человека демонстрирует универсальность общего плана строения внутриклеточных структур (органOIDов), при этом некоторые клеточные структуры проявляют особенности у представителей разных групп по принципу видовой специфичности и иногда являются характерным признаком группы.

3. Клеточные и тканевые реакции на воздействие повреждающих факторов происходят однотипно в тканях беспозвоночных животных (при гипотоническом воздействии) и человека (при функциональной перегрузке). Почечно-целомический эпителий человека обладает высокой способностью к адаптации.

4. Щетинкочелюстные являются двухсегментными животными, что согласуется с представлением об их обособленном систематическом положении. Тело щетинкочелюстных образовано тремя эпителиями: кожным, кишечным и целомическим. Ткани щетинкочелюстных обладают способностью характерным образом реагировать на радиационное воздействие.

5. На основе данных об ультраструктурных особенностях строения эпителиальных тканей изученных беспозвоночных животных предлагается расширенная и уточненная классификация эпителиальных систем, включающая новые критерии (наличие или отсутствие эпителиально-мышечных клеток, интраэпителиальной нервной системы) и дополнительные категории эпителиев.

Апробация диссертационного материала

Результаты работы опубликованы в отечественных и зарубежных изданиях. Материалы работы докладывались на заседаниях кафедры гистологии и эмбриологии СПбГПМУ и семинарах Группы ультраструктуры клеточных мембран ИЦ РАН; на 10th Int. Cong. Anat. (Тоkyo, 1975); конференции молодых ученых морфологов г. Ленинграда (1975); Всесоюзной конференции по электронной микроскопии (Кишинев, 1979); IX Всесоюзном съезде анатомов, гистологов и эмбриологов (Минск, 1981); II электронномикроскопическом методическом семинаре «Ультраструктура ризосферы и ранние морфофункциональные изменения клеток и тканей» (Ленинград, 1981); II Всесоюзной конференции по морской биологии (Владивосток, 1982); научном совещании «Фундаментальные и прикладные проблемы гистологии» (ВМА, Ленинград, 1983); V Всесоюзной конференции «Биология клетки» (Тбилиси, 1987); Jbl. Zoological Inst. (Hamburg, 1990); Ann. IIIth Int. Conference (Hamburg Univ., 1995); научном совещании, посвященном 125-летию со дня рождения А.А. Максимова «Экспериментально-гистологический анализ соединительных тканей и крови» (ВМА,

С.Петербург, 1999); IV Всероссийском съезде АГЭ (Ижевск,1999); Symposium “Phenotypic changes in epithelial development”, Anat. Soc. of Great Britain and Ireland (London, 2000); 4-м Международном научном симпозиуме «Применение современных методов анализа в изучении структуры и функции клетки» (Архангельск, 2002); межрегиональной научной конференции, посвященной 100-летию со дня рождения проф. Г.А.Меркулова, Тверская государственная медицинская академия (Тверь, 2003); Всероссийской конференции морфологов, посвященной памяти чл.-корр. АМН СССР, проф. Ф.М. Лазаренко (Оренбург, 2003); Sixth IOC/WESTPAC Int. Sci. Symp. Challenges for Marine Science in the Western Pacific (Hangzhou, China, 2004); конференции, посвященной 70-летию Тверской государственной медицинской академии и 100-летию со дня рождения проф. И.С.Кудрина (Тверь, 2006); VIII Конгрессе международной ассоциации морфологов (2006); международной конференции, посвященной 100-летию со дня рождения акад. А.В.Иванова, «Проблемы эволюционной морфологии животных», ЗИН РАН (С.Петербург, 2006); Международном симпозиуме «Клеточные, молекулярные и эволюционные аспекты морфогенеза», ИБР им. Н.К. Кольцова РАН (Москва, 2007); Всероссийской научной конференции «Нейробиологические аспекты морфогенеза и регенерации», посвященной памяти чл.-корр. АМН СССР, проф. Ф.М. Лазаренко (Оренбург, 2008); VI Всеросс. Съезде анатомов, гистологов и эмбриологов (Саратов, 2009); VIII Всероссийской конференции, посвященной 85-летию проф. А.Л. Поленова, «Нейроэндокринология-2010», ИЭФБ им И.М. Сеченова РАН (С.Петербург, 2010); II Всероссийской конференции с международным участием «Современные проблемы эволюционной морфологии животных» к 105-летию со дня рождения академика А.В. Иванова, ЗИН РАН (С.Петербург, 2011); XIV Международном совещании по эволюционной физиологии, посвященном памяти академика Л.А. Орбели, ИЭФБ им И.М. Сеченова РАН (С.Петербург, 2011); XI Конгрессе международной ассоциации морфологов (2012); VIII Всероссийской конференции, посвященной 220-летию со дня рождения академика К.М. Бэра, Институт физиологии им. И.П. Павлова РАН (С.Петербург, 2012).

Публикации

Материалы исследования представлены в 50 научных публикациях. Из них: монография «Морфология, систематика и экология щетинкочелюстных Японского моря и сопредельных акваторий» (в соавторстве с А.П. Касаткиной, 2010), статья в книге «Вопросы общей и частной онкоморфологии» (1985), 1 патент; 1 обзор и 15 статей в журналах, рекомендованных ВАК.

Структура диссертации

Диссертация состоит из введения, 4 глав, включающих обзор литературы, материал и методы исследования, результаты собственных исследований, обсуждение полученных результатов, заключения, выводов, списка литературы и Приложения, содержащего 201 электронномикроскопическую фотографию. Диссертация изложена на 315 страницах и проиллюстрирована 12 схематическими рисунками, 9 таблицами и 266 фотографиями (включая фототаблицы I тома и II том - Приложение).

Финансовая поддержка работы получена от Российского фонда фундаментальных исследований: грант № 10-04-1033.

Благодарности. Выражаю глубокую признательность доктору биологических наук, член-корр. АМН СССР А.Г. Кнорре, определившему направление моих исследований эпителиальных тканей; доктору биологических наук В.Ф. Машанскому, предоставившему возможность работы в Группе ультраструктуры клеточных мембран Института цитологии РАН и совершенствования в области цитологии и электронной микроскопии. Я глубоко благодарна доктору медицинских наук, профессору Э.И. Вальковичу, предложившему тематику исследований адаптивных возможностей почечно-целомического эпителия человека. Моя искренняя благодарность доктору биологических наук, академику АН СССР А.В. Иванову и доктору биологических наук, академику РАЕН Ю.В. Мамкаеву за внимание к моей работе. Глубокая благодарность А.П. Касаткиной за помощь в определении материала, ценные консультации и многолетнее сотрудничество. Благодарю сотрудников Группы ультраструктуры клеточных мембран Института цитологии РАН, оказывавших всемерную помощь и поддержку: доктора биологических наук, профессора Я.Ю. Комиссарчика, доктора биологических наук Е.С. Снигиревскую, Г.В. Сабина. Искренне благодарна сотрудникам Лаборатории эволюционной морфологии ЗИН РАН за научные контакты, обсуждение работы и ценные рекомендации: М.Ю. Пунину, доктору биологических наук О.В. Зайцевой, Т.Г. Маркосовой. Особая благодарность доктору биологических наук, профессору О.И. Подгорной и доктору биологических наук Л.И. Хожай за обсуждение работы, советы и критические замечания. Приношу благодарность сотрудникам биостанции «Старк» и институтам ММБИ РАН, ИБМ ДВО РАН за предоставленную возможность работать в их лабораториях.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал исследования. В качестве объектов исследования выбраны следующие виды беспозвоночных животных:

Convoluta convoluta Abildgaard (тип Plathelminthes, кл. Acoelomorpha, отр. Acoela, сем. Convolutidae) – бескишечные турбеллярии;

Amphiporus lactifloreus Johnston (тип Nemertini, отр. Hoplonemertini, сем. Amphiporidae) – немертины;

Saccoglossus mereschkowskii Wagner (тип Hemichordata, кл. Enteropneusta, сем. Harrimaniidae) – кишечнодышащие;

Aidanosagitta macilenta Kassatkina (тип Chaetognatha, кл. Sagittoidea, отр. Aphaugmophora, сем. Sagittidae) – щетинкочелюстные.

Они широко распространены, что свидетельствует о высокой способности адаптироваться к условиям окружающей морской среды, отражают в основном черты своего таксона.

Для исследования покровного эпителия и пищеварительной выстилки *C. convoluta*, *A. lactifloreus* и *S. mereschkowskii* методами световой микроскопии использовано 60 животных каждого вида (при фиксации 6 различными способами), методами электронной микроскопии – 40 животных каждого вида (при фиксации 3 различными способами), для эксперимента с гипотоническим воздействием – по 25 экземпляров, для выявления кислой фосфатазы – по 25 экземпляров, в общей сложности – 150 экземпляров каждого вида. Материал для исследования *C. convoluta*, *A. lactifloreus* и *S. mereschkowskii* был получен в летний период (июль) на литорали

побережья Баренцева моря в районе Дальних Зеленцов. Работы по сбору и фиксации животных проводились на базе Мурманского морского биологического института.

Для исследования эпителиев *A. macilenta* методами световой микроскопии взято 30 животных IV стадии развития (зрелые особи) и 20 животных 0 стадии развития (молодые особи), методами электронной микроскопии – также 30 животных IV стадии развития и 20 животных 0 стадии развития, для изучения радиоактивного воздействия – 50 животных, всего – 150 экземпляров. Материал для исследования *A. macilenta* собран в летние месяцы (июнь – август) в заливе Петра Великого (Японское море). Сбор и фиксация животных проводились на биостанции «Старк» Института биологии моря ДВО РАН.

Материал по щетинкочелюстным (*Aidanosagitta*) из бухты Чажма залива Петра Великого (Японское море), перенесшим радиационное воздействие, был получен во время океанологического рейса и предоставлен для работы А.П. Касаткиной. Отличительной экологической особенностью бухты Чажма является радиоактивное загрязнение ее донных осадков, которое произошло вследствие аварии атомной энергетической установки подводной лодки в 1985 г. Основным компонентом радиоактивного загрязнения явился коррозионный Co-60 (> 99%), и частично – продукт ядерного деления Cs-137 (Сивинцев и др., 1994; Сивинцев и др., 2005). В зоне аварии в настоящее время максимальные удельные активности Co-60 и Cs-137 в донных осадках довольно велики, они превышают уровни соответственно 107 и 103 Бк/кг. Вследствие этого придонный слой воды неизбежно подвергается интенсивному облучению (Белан, 1998; Sergeev et al., 2000). Как показали радиометрические измерения, интенсивность гамма-излучения в некоторых местах зоны аварии в водной толще снижается до фонового значения только на расстоянии 2 м от дна. Таким образом, морские организмы, которые находятся в придонном слое водной толщи и на дне (а также в толще осадков) зоны аварии, испытывают дополнительную (к природной) радиационную нагрузку.

Для выяснения реактивных особенностей почечно-целомического эпителия человека исследованы случаи идиопатического (первичного) нефротического синдрома с явлениями селективной массивной протеинурии, которые являются уникальной моделью для изучения морфологии адаптационных процессов. Материалом послужили пункционные биоптаты почек при различных формах гломерулонефрита у детей в возрасте от 2,5 до 14 лет. Уровень протеинурии у разных больных колебался от 0,33 до 6,6 г в сутки (нормальный уровень потерь белка с мочой – 100-150 мг), продолжительность болезни – от 6 мес до 4,5 лет. Изучено 35 пункционных биоптатов почки человека.

Методы исследования. Для светооптического исследования *C. convoluta*, *A. lactifloreus* и *S. mereschkowskii* использовались фиксаторы Буэна, Карнуа, формалин - спирт - уксусная кислота, «суза», ценкер-формол и Са-формол по Бэкеру. Фиксированный материал заливали в парафин, изучались серийные срезы толщиной 5-7 мкм. Для получения обзорных картин срезы окрашивали гематоксилином – эозином, железным гематоксилином, азуром – эозином, азаном по Гейденгайну и по методу Новелли (Novelli, 1954). **Гистохимическими методами** выявляли: суммарные белки – реакция тетразониевого сочетания по Берстону, метод с сулемой – бромфеноловым синим (Пирс, 1962), ксантопротеиновая реакция; основные и кислые белки – метод Микель-Кальво (Кононский, 1976); слизь – окраска муцикармином; гликопротеины – метод ШИК; гликоген – ШИК-реакция, окраска кармином по Бесту; гликозаминогликаны – метод с альциановым синим; липиды – окраска суданом

черным В по Лизону (Ромейс, 1953); нуклеиновые кислоты – окраска метиловым зеленым – пиронином; ДНК – реакция Фельгена; для выявления базальных мембран использовалась импрегнация серебром по Карупу (1952).

Иммуноцитохимическими методами определяли локализацию нейропептида FMRFамида в кожном эпителии кишечной дыхательной с целью выявления нейро-сенсорных и регуляторных элементов. FMRFамид-подобные пептиды рассматриваются как нейротрансмиттеры/нейромодуляторы, а их наличие в эндокринных клетках кишечника дает основание предполагать, что они являются гормонами (Haselton et al., 2008). Для иммуноцитохимического исследования использовали животных, фиксированных в жидкости Буэна в течение 24 ч. Иммуноцитохимическое окрашивание проводили на серийных парафиновых срезах толщиной 5-6 мкм. Срезы депарафинировали, промывали 20 мин в воде и помещали на 30 мин в 1%-ную перекись водорода для инактивации эндогенной пероксидазы. После промывки в воде препараты выдерживали 30 мин в 0,1 М фосфатно-солевом буфере (PBS) при pH 7,4, содержащем 0,3%-ный Тритон X-100 (PBS-TX); для устранения неспецифического окрашивания препараты выдерживали в PBS-TX, содержащем 2,5%-ный бычий альбумин (PBS-TX – BSA), в течение 1 ч при комнатной температуре. Затем срезы инкубировали с поликлональными кроличьими антителами к FMRFамиду (ImmunoStar) в разведении 1:1000 – 1:2000 на PBS-TX – BSA в течение 3 ч при комнатной температуре. После промывки в PBS-TX срезы обрабатывали вторыми биотинилированными антителами против иммуноглобулинов кролика в течение 20 мин и стрептавидин – пероксидазой (DAKO) в течение 10 мин. Для визуализации продукта реакции использовали 3,3'-диаминобензидин. Контролем служили срезы, обработанные только вторыми антителами.

Для **электронномикроскопического исследования** животных фиксировали на холоду (при 4°C) 2,5%-ным глутаральдегидом на фосфатном или какодилатном буфере при pH 7,4 в течение 40-60 мин, после чего производили дофиксацию 1-2%-ным раствором четырехоксида осмия. Тоничность фиксирующих жидкостей доводили до уровня тоничности морской воды (для Баренцева моря – 1000 мосМ) добавлением сахарозы или хлористого натрия. Для изучения межклеточных контактов в качестве дополнительного метода использовалась фиксация с электронноплотным красителем – альциановым синим, который добавляли к глутаральдегиду до получения 1%-ного раствора. Мелких конволютов (до 2 мм длиной) фиксировали целиком, более крупные экземпляры непосредственно перед фиксацией разделяли острым лезвием на 2-3 части. Немертин и кишечной дыхательной рассекали в поперечном направлении на небольшие кусочки, причем для фиксации брали фрагменты из области средней части туловища, чтобы захватить одновременно и кожный эпителий и эпителий средней кишки; у кишечной дыхательной, кроме того, фиксировали кусочки хоботка. Зафиксированные фрагменты обезвоживали и заливали в аралдит. Для ориентировки в препарате использовали полутонкие срезы (1-2 мкм), окрашенные толуидиновым синим.

Электронно-цитохимическим методом выявляли гидролитические ферменты и их внутриклеточную локализацию: проводили реакцию на кислую фосфатазу по модифицированной методике Гомори (Gomori, 1952). После префиксации 3%-ным глутаральдегидом на какодилатном буфере и промывки какодилатным, а затем ацетатным буфером кусочки ткани инкубировали в течение 20 мин при 37°C в 0,01 М растворе Na-β глицерофосфата и 0,004 М растворе нитрата свинца на 0,05 М ацетатном буфере (pH 5,0). Для контроля инкубацию проводили в среде, лишенной

субстрата фермента (отсутствовал Na-β глицерофосфат), а также в среде, содержащей ингибитор кислой фосфатазы (к исходной инкубационной среде добавляли фтористый натрий до получения 0,02 М раствора). После инкубации материал промывали ацетатным и какодилатным буферами и дополнительно фиксировали 1%-ной четырехокисью осмия на какодилатном буфере.

Для выяснения адаптивных способностей покровных эпителиев *C. convoluta*, *A. lactifloreus*, *S. mereschkowskii* животных подвергали **экспериментальному гипотоническому воздействию**, помещая на 45-60 мин в опресненную морскую воду, после чего фиксировали для электронномикроскопического исследования. Морскую воду разводили дистиллированной водой в 1,5 раза, полагая, что такая степень опреснения не губительна для животных, переживающих и в естественных условиях значительные колебания солености морской воды (Воронков и др., 1948; Закс, Соколова, 1965), и в то же время достаточна для того, чтобы вызвать регистрируемые морфологическими методами изменения. Также установлено, что в экспериментальных условиях баренцевоморские *Convoluta convoluta* не погибают при разведении морской воды менее, чем в два раза (Серавин, 1959). Беломорские *Convoluta convoluta* и *Amphiporus lactifloreus* также способны переносить сильное опреснение (Хлебович, 1960, 1974). Время выдерживания в гипотонических условиях выбиралось с таким расчетом, чтобы захватить начальные этапы адаптации покровов к новому уровню солености.

A. macilenta фиксировали для **светооптического исследования** жидкостью Буэна или 4%-ным нейтральным формалином и заливали в парафин. Парафиновые срезы толщиной 5-7 мкм окрашивали гематоксилином Бёмера или Майера, гематоксилином – эозином и по методу Ниссля. Для **электронномикроскопического изучения** животных фиксировали на холоду (при 4°C) 2,5%-ным глутаральдегидом на какодилатном буфере при pH 7,4 в течение 40-60 мин с последующей дофиксацией 2%-ным раствором четырехоксида осмия.

С целью изучения реактивных изменений тканей щетинкочелюстных на **воздействие радиации** фиксированных 4%-ным формалином животных (*A. macilenta*), полученных из эпицентра радиоактивного пятна (бухта Чажма), обрабатывали для светооптического исследования и заливали в парафин. В связи с формалиновой фиксацией этот материал был изучен только методом световой микроскопии. Парафиновые срезы толщиной 5-7 мкм окрашивали по методикам, указанным выше для нормальных животных.

Для исследования **почечно-целомического эпителия человека** использован биопсийный материал, имеющийся в распоряжении кафедры гистологии и эмбриологии в виде эпоновых блоков. Биоптаты почек фиксировали для **электронной микроскопии** на холоду (при 4°C) 1%-ной четырехокисью осмия на фосфатном буфере при pH 7,2 методом погружения, после промывки в фосфатном буфере и обезвоживания заключали в эпон.

Гистологические препараты исследовали под световым микроскопом Leica DME (фирмы Leica, Германия), изображения были получены при помощи цифровой видеокамеры Leica EC3 (фирмы Leica, Германия). Для электронномикроскопического исследования тонкие срезы (50-80 нм) получали на ультратоме LKB III и снимали на сетки или бленды. В последнем случае применяли формваровые пленки-подложки. Срезы контрастировали насыщенным спиртовым раствором уранилацетата и цитратом свинца. Просмотр и фотографирование срезов проводили на электронных микроскопах JEM-5G, JEM-7, JEM-100B.

Работа проводилась на кафедре гистологии и эмбриологии СПбГПМУ и значительная часть исследований, связанных с применением метода электронной микроскопии, – в Группе ультраструктуры клеточных мембран Института цитологии РАН.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Общая характеристика эпителиальных систем

Покровные эпителии исследованных видов (кроме *A. macilenta*) – это однослойные мерцательные эпителии, на поверхности которых находятся реснички и слой микроворсинок при отсутствии кутикулы. Данная ультраструктурная особенность, наблюдаемая и у других представителей этих групп, рассматривается как указывающая на филогенетическую связь немертин и турбеллярий (Turbeville, Ruppert, 1985). Что же касается кишечнодышащих, то это сходство скорее является конвергенцией, обусловленной одинаковой средой обитания. По общему плану строения кожный и кишечный эпителии немертин и кишечнодышащих (Атаманова¹, 1976, 1977), характеризующиеся значительной высотой и расположением ядер на разных уровнях, представляют собой однослойные ложномногорядные эпителии. Покровные эпителии состоят из мерцательных и железистых клеток, связанных специализированными межклеточными контактами.

Кожный эпителий *A. macilenta* и других щетинкочелюстных обладает многослойностью, что является уникальным для беспозвоночных. Однако многослойный эпителий щетинкочелюстных не идентичен эпидермису позвоночных (Duvert, Salat, 1979; Столярова, Касаткина, 1988), клетки эпителия связаны особыми «мостичными» контактами (Атаманова, Касаткина, 1983; Столярова, Касаткина, 1987, 1988, 2000, 2001; Касаткина, Столярова, 2010).

Кишечный эпителий у *C. convoluta*, относящейся к бескишечным турбелляриям, отсутствует, пищеварительную функцию выполняет центральная паренхима. У *A. lactiflorens*, *S. mereschkowskii* и *A. macilenta*, а также других видов немертин, кишечнодышащих и щетинкочелюстных кишечный эпителий состоит, как правило, из мерцательных и железистых клеток.

Целомический эпителий *S. mereschkowskii* образован клетками, несущими реснички, что наблюдается и у других видов кишечнодышащих (Benito, Pardos, 1997). Целомическая выстилка *A. macilenta* состоит из плоских клеток, лишенных ресничек, это отмечено также у других представителей щетинкочелюстных (Welsch, Storch, 1982; Березинская, Малахов, 1993; Duvert, Salat, 1995), однако в области латеральных полей функцию целомического эпителия выполняют клетки, имеющие реснички.

Мерцательные клетки

Основным клеточным типом в исследованных тканевых системах беспозвоночных являются мерцательные клетки (исключение составляют центральная паренхима бескишечных турбеллярий, кожный и целомический эпителии щетинкочелюстных). Поверхностные структуры мерцательных клеток представлены мерцательным (ресничным) аппаратом и микроворсинками.

¹ С 1983 г. – Столярова.

Мерцательный аппарат. Общий план строения ресничек у всех исследованных видов одинаков и соответствует классической схеме $9 \times 2 + 2$.

Кожный покров. Реснички мерцательных клеток кожного покрова *C. convoluta* выделяются своеобразной ультраструктурной особенностью – наличием коротких закругленных выступов, располагающихся обычно на каудальной поверхности ресничек, причем часто в виде правильного вертикального ряда (Атаманова, 1979, 1980; Столярова, 2008). Подобные структуры описаны и у других видов бескишечных турбеллярий (Райкова, 1988). Обсуждая значение этих образований, можно допустить, что развитие цитоплазматических выростов создает определенный рельеф поверхности ресничек, возможно, благоприятствующий осуществлению локомоторной функции. Также не исключено, что такие клетки представляют собой разновидность рецепторов.

Концы ресничек у *A. lactifloreus* и *S. mereschkowskii* образуют сужение, которое содержит электронноплотное вещество. Бенито и Пардос (Benito, Pardos, 1997) указывают на большое сходство концов ресничек в эпидермисе у кишечнодышащих и *Xenoturbella bocki* (Franzén, Afzelius, 1987), а также некоторых Acoela (Tyler, 1979). Суммируя собственные данные и данные других авторов о строении ресничек, можно заключить, что строение их дистальной части очень сходно у бескишечных турбеллярий, немертин и кишечнодышащих.

Базальные тельца ресничек. Базальные тельца отличаются высотой и выступают над поверхностью клетки на разное расстояние у представителей разных групп: у *C. convoluta* это расстояние составляет около 0,1 мкм, у *A. lactifloreus* – около 0,3 мкм, у *S. mereschkowskii* – 0,3 – 0,5 мкм. Имеются некоторые отличия и в их внутреннем строении.

Корневой аппарат ресничек. У *C. convoluta* исследование корневых нитей выявило особенности, отмеченные и другими авторами у Acoela. Система корневых нитей Acoela состоит из главной, каудальной и латеральных корневых нитей, осуществляющих связь с корневыми нитями соседних ресничек (Dorey, 1965; Hendelberg, Hedlund, 1974; Райкова, 1989). Наиболее вероятной функцией корневых нитей считают закрепление ресничек (Hendelberg, 1981). Систему корневых нитей бескишечных турбеллярий некоторые авторы называют уникальной и придают ей значение механической структуры в связи с отсутствием внеклеточного матрикса, образующего базальную мембрану (Rieger, 1981). В настоящем исследовании установлено, что филаменты терминальной сети (terminal web) диаметром 10 и 7 нм, соответствующие по диаметру промежуточным и микрофиламентам, связаны с корневыми нитями ресничек и с областью промежуточных межклеточных контактов.

У *A. lactifloreus* имеется главная (осевая) корневая нить, две короткие латеральные корневые нити и базальная ножка (рис. 1А). У других видов немертин от базального тельца отходят две корневые нити (Oaks, 1978; Norenburg, 1985), различают базальную ножку на задней стороне базального тельца. У некоторых видов немертин имеется только осевая корневая нить (Turbeville, Ruppert, 1983). У *A. lactifloreus* при близком расположении ресничек корневые нити соседних ресничек контактируют друг с другом (рис. 1А), а у периферически расположенных ресничек связаны с областью промежуточных межклеточных контактов. Базальные ножки достигают базальных телец соседнего ряда и заканчиваются на них (рис. 1Б), также они могут контактировать с областью межклеточных соединений. Главные корневые нити связаны с цитоплазматическими филаментами диаметром 10 и 7 нм, проходящими параллельно поверхности. Эти филаменты, создающие

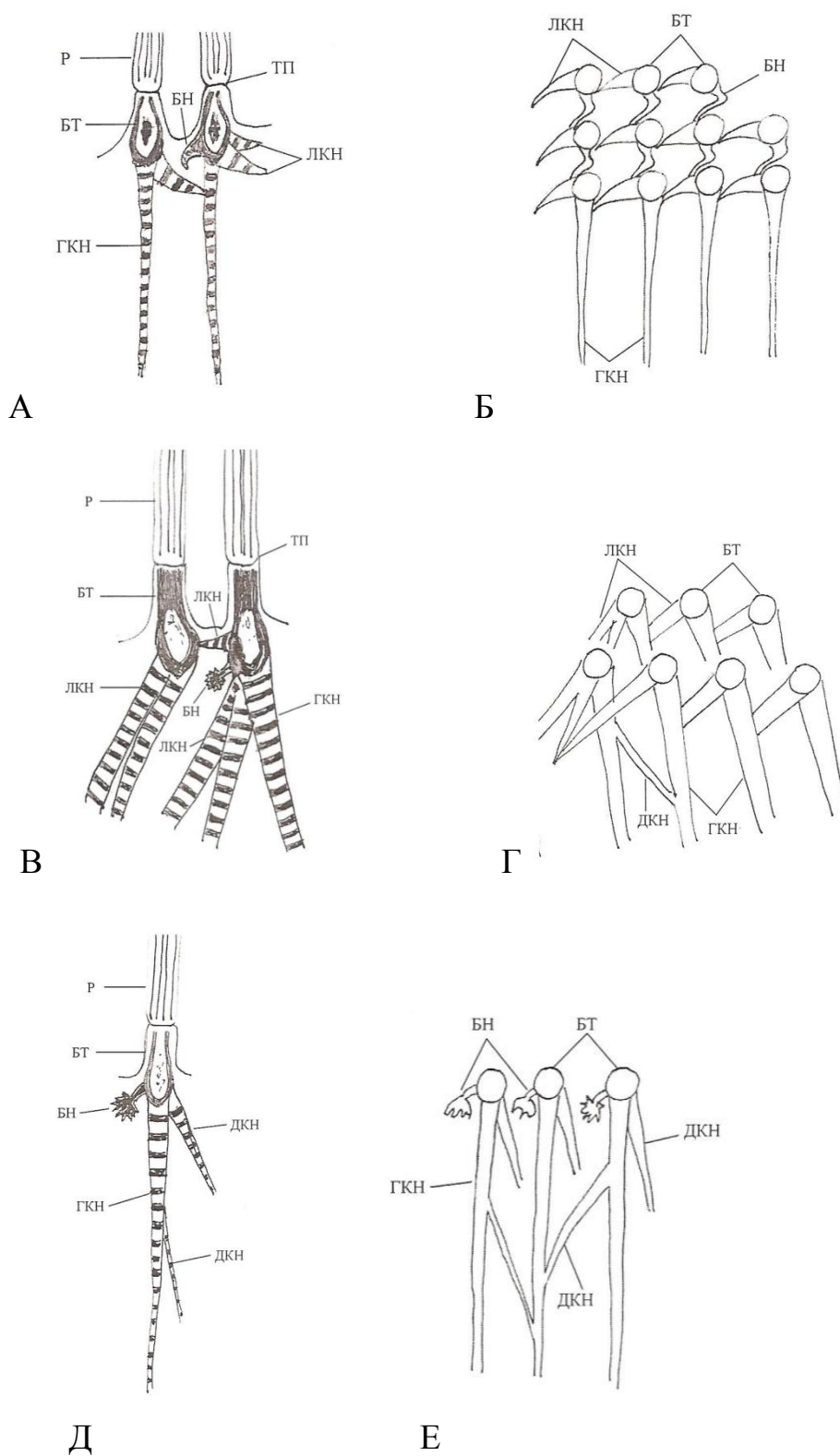


Рис. 1. Строение корневого аппарата ресничек и система взаимосвязей корневых нитей мерцательных клеток кожного эпителия *A. lactiflorens* (А, Б) и *S. mereschkowskii* (В, Г), кишечного эпителия *S. mereschkowskii* (Д, Е). Показаны реснички (Р), терминальные пластинки (ТП), базальные тельца (БТ), корневые нити: главные (ГКН), латеральные (ЛКН), дополнительные (ДКН), базальные ножки (БН).

терминальную сеть, связывают корневые нити между собой и с областью межклеточных контактов.

У *S. mereschkowskii* от базального тельца отходят три корневые нити и базальная ножка (рис. 1В). Базальная ножка при близком расположении ресничек контактирует с базальным тельцем соседней реснички. Дополнительные корневые нити, ответвляющиеся от главных, достигают главных корневых нитей соседних ресничек, образуя с ними соединения (рис. 1Г). Корневые нити могут заканчиваться в области промежуточного межклеточного контакта. У других видов кишечнодышащих от базального тельца ресничек мерцательных клеток кожного эпителия отходят две корневые нити, на латеральной стороне базального тельца часто присутствует базальная ножка (Benito, Pardos, 1997).

У *S. mereschkowskii* цитоплазматические филаменты диаметром 10-12 нм связывают электронноплотные участки соседних корневых нитей друг с другом и с областью промежуточных межклеточных контактов. Таким образом, показано существование системы взаимосвязанных корневых нитей и базальных телец, которая, в свою очередь, крепится к области межклеточных контактов, образуя своеобразный каркас в виде трехмерной решетки.

Кишечный эпителий. В кишечном эпителии *A. lactifloreus* реснички часто расположены под углом к поверхности. Базальные тельца свободно располагаются в цитоплазме, корневые нити отсутствуют. Часто наблюдается базальная ножка, заканчивающаяся двумя сферическими «сателлитами». Базальные тельца, расположенные вблизи промежуточного межклеточного контакта, связаны с областью контакта небольшим тяжом уплотненной цитоплазмы, сходное уплотнение возникает между областью промежуточного контакта и «сателлитом» базальной ножки.

У *S. mereschkowskii* от базального тельца отходят корневая нить и базальная ножка, заканчивающаяся «сателлитом» в виде звездчатого расширения (рис. 1Д). Непосредственно у базального тельца или на некотором расстоянии от поверхности корневая нить может расщепляться, образуя главную (осевую) и дополнительную корневые нити. Дополнительные корневые нити могут соединяться с соседними корневыми нитями (рис. 1Е). Базальные тельца, корневые нити или их ответвления, расположенные вблизи межклеточных контактов, соединяются с этой областью тяжами уплотненной цитоплазмы. Электронноплотные участки соседних корневых нитей связаны тонкими фибриллами диаметром 10 нм, встречаются филаменты диаметром 7 нм. Расщепление корневых нитей и наличие связей между ними, а также их соединение с областью межклеточных контактов свидетельствуют о существовании опорной системы, или каркаса.

В клетках кишечного эпителия *A. macilenta* реснички ориентированы вдоль апикальной поверхности клетки. От базального тельца отходит тонкая корневая нить длиной около 1 мкм, расположенная параллельно поверхности. Для кишечного эпителия щетинкочелюстных характерно наклонное положение ресничек, которые направлены каудально (Shinn, 1997).

Целомический эпителий. В клетках целомического эпителия *S. mereschkowskii* реснички малочисленны, корневые нити не наблюдаются. У *A. macilenta* единичные реснички встречаются в клетках латеральных полей, корневые нити короткие. В почечно-целомическом эпителии нефрона позвоночных мерцательные клетки

имеются у миноги, некоторых рыб, лягушки (Винниченко, 1980), встречаются у млекопитающих и человека (Latta et al., 1961).

Таким образом, мерцательный аппарат отличается особенностями строения у разных видов, что можно определить как принцип видовой специфичности. Наиболее интенсивного развития мерцательный аппарат достигает в клетках кожного покрова, где, очевидно, несет максимальную нагрузку. При интенсивном развитии мерцательного аппарата в мерцательных клетках имеется стабилизирующая система опорных элементов, представленная связанными между собой корневыми нитями, базальными тельцами и цитоплазматическими филаментами. Этот своеобразный каркас имеет связь с областью межклеточных контактов, очевидно, выполняя механическую фиксирующую роль и, возможно, обеспечивая синхронизацию мерцательного движения. Можно допустить, что система опорных элементов участвует в поддержании внутренней организации клетки.

Микроворсинки.

Кожный покров. Микроворсинки мерцательных клеток кожного покрова *C. convoluta* имеют длину 1 мкм, в кожном эпителии *A. lactifloreus* - 1,7 мкм, у *S. mereschkowskii* – около 3 мкм. У других видов немертин высота слоя микроворсинок кожного эпителия составляет 1-1,5 мкм (Norenburg, 1985), у представителя кишечнодышащих *Glossobalanus* – 1,5-3 мкм (Benito, Pardos, 1997). Наличие слоя микроворсинок связано с процессами поглощения веществ.

На апикальной поверхности мерцательных клеток кожного покрова *C. convoluta* встречаются окаймленные ямки, что свидетельствует о способности клеток к пиноцитозу. Эти данные согласуются с результатами электронно-цитохимического исследования кожного покрова *C. convoluta* с введением в среду пероксидазы хрена, которое показало существование эндоцитоза и внутриклеточного пищеварения в эпидермальных клетках (Маркосова, 1989).

В настоящей работе выявлено, что мерцательные клетки кожного эпителия *A. lactifloreus* способны к микрофагоцитозу. Полученные результаты совпадают с данными других авторов об участии кожного эпителия немертин в поглощении веществ. Так, с помощью электронного микроскопа с применением эксперимента показали, что через эпидермис *Lineus ruber* происходит абсорбция некоторых простых питательных веществ – глюкозы, аминокислот (Fischer, Gramer, 1967; Fischer, Oaks, 1978). Установлено поглощение растворенных органических веществ через кожный покров *Carcinonemertes errans* (Roe et al., 1981). Гистохимическими методами в кожном эпителии немертин выявлено наличие пищеварительных ферментов – неспецифических эстераз, экзопептидаз, кислой и щелочной фосфатаз (Jennings, Gibson, 1969; Gibson, 1970, 1974).

В мерцательных клетках кожного эпителия *S. mereschkowskii* обнаружены признаки пиноцитозной активности. Пиноцитозные пузырьки в апикальной части цитоплазмы мерцательных клеток кожного эпителия наблюдаются и у других видов кишечнодышащих (Nørrevang, 1965; Benito, Pardos, 1997). Экстракты хоботка и секрет, покрывающий поверхность хоботка, *Glossobalanus minutus* обладают высокой активностью амилазы (Barrington, 1940). Приведенные данные показывают, что клетки кожного эпителия кишечнодышащих способны к поглощению веществ из окружающей среды.

Таким образом, можно заключить, что у бескишечных турбеллярий, немертин и кишечнодышащих происходит поглощение веществ из внешней среды через кожный покров наряду с обычным способом питания.

Кишечный эпителий. Микроворсинки мерцательных клеток кишечного эпителия *A. lactifloreus* имеют длину около 0,8 мкм, не образуют сплошного слоя.

В кишечном эпителии *S. mereschkowskii* длина микроворсинок мерцательных клеток составляет 3,5-4,0 мкм, они образуют слой на апикальной поверхности несекретирующих мерцательных клеток. У другого вида кишечнодышащих – *Glossobalanus* – также развита каемка из микроворсинок, у апикальной поверхности наблюдаются многочисленные пиноцитозные инвагинации (Welsch, Dilly, 1980; Benito, Pardos, 1997).

В кишечном эпителии *A. macilenta* микроворсинки отсутствуют, но наблюдаются пиноцитозные ямки и пузырьки у апикальной поверхности, что свидетельствует о процессах эндоцитоза (Столярова, Касаткина, 1990). В кишечном эпителии других видов щетинкочелюстных также отмечается отсутствие микроворсинок и большое количество пузырьков, предположительно, пиноцитозных (Welsch, Storch, 1983b; Shinn, 1997).

Целомический эпителий. В клетках целомического эпителия кишечнодышащих и щетинкочелюстных микроворсинки отсутствуют. Почечно-целомический эпителий проксимального отдела нефрона позвоночных и человека имеет хорошо развитую каемку из микроворсинок и обладает пиноцитозной активностью, проявляя в этом сходство с кожным эпителием беспозвоночных. Это поразительное сходство неродственных эпителиев на основе независимого развития одинаковых структур можно расценивать как яркий пример цитологических параллелизмов, по Заварзину (1976).

Таким образом, мерцательные покровные эпителии изученных морских беспозвоночных обеспечивают усвоение ряда веществ путем абсорбции и эндоцитоза, по-видимому, создавая дополнительный механизм питания. В кишечном эпителии немертин и кишечнодышащих можно предполагать поглощение веществ путем абсорбции и эндоцитоза, у щетинкочелюстных – по механизму эндоцитоза.

Особенности строения мерцательных клеток.

Несмотря на сходный план строения мерцательные клетки имеют существенные различия в своей организации у разных исследованных видов.

Кожный покров. В эпидермисе *C. convoluta* мерцательные клетки отличаются сложной конфигурацией, так как образуют многочисленные отростки неправильной формы, направленные вглубь тела (рис. 2). Наиболее крупный и длинный отросток содержит ядро, другие отростки переходят в расширение, содержащее мышечные пучки, состоящие из толстых и тонких филаментов диаметром, соответственно, 25 и 5 нм. Пучки миофиламентов встречаются и в апикальной части клеток. Таким образом, мерцательные клетки кожного покрова *C. convoluta* являются эпителиально-мышечными клетками (Атаманова, 1979, 1980, 1981; Столярова, 2008). Такое строение функционально оправдано, поскольку сомкнутые апикальные части клеток образуют эпителиальный покров, а лежащие глубже отростки обеспечивают сокращение. С сократимыми частями клеток контактируют мелкие нервные окончания. Эти результаты совпадают с данными Поповой (1987) и Райковой (1988), показавших у *C. convoluta* существование клеток с апикальной частью, расположенной в эпидермисе, и базальной частью, переходящей в мышечное волокно. У *C. schultzei*, обладающей погруженным эпителием, обнаружены обособленные мышечные клетки (Райкова, 1992). По-видимому, могут существовать различия в строении кожного покрова даже у близких видов Acoela.

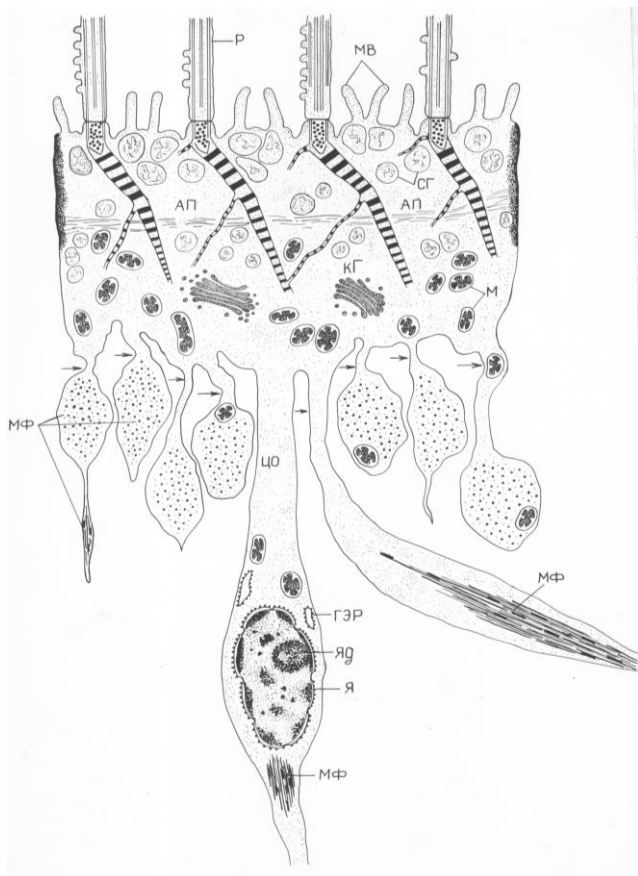


Рис. 2. Строение эпителиально-мышечной клетки кожного покрова *C. convoluta*. Показаны реснички (Р) и микроворсинки (МВ); в апикальной пластинке (АП) – секреторные гранулы (СГ), комплексы Гольджи (КГ) и митохондрии (М); в центральном отростке (ЦО) – ядро (Я) с ядрышком (ЯД), гранулярный эндоплазматический ретикулум (ГЭР), миофиламенты (МФ); в боковых отростках – миофиламенты. Стрелками указаны отходящие от апикальной пластинки цитоплазматические отростки.

Мерцательные клетки *C. convoluta* способны к секреции. В цитоплазме некоторых мерцательных клеток обнаружены гранулы, сходные с гранулами железистых клеток.

Мерцательные клетки кожного эпителия *A. lactifloreus* обладают уникальной особенностью – наличием центриолей и базальных телец ресничек (иногда с корневыми нитями) и их скоплений в самых разных участках цитоплазмы (Атаманова, 1979, 1980; Столярова, 2007, 2011а). Среди формирующихся базальных телец встречаются также плотные гранулы диаметром около 100 нм и плотные тельца диаметром от 0,17 до 0,2 мкм. Очевидно, в клетках кожного эпителия немертин интенсифицирован механизм образования базальных телец ресничек и центриолей. Возможно, интенсивный центриолегенез – один из факторов, обеспечивающих высокую способность немертин к регенерации.

Множественные формирующиеся центриоли и их предшественники наблюдаются в мерцательных клетках эпителиальных тканей различных позвоночных и некоторых беспозвоночных в ходе их эмбрионального (или личиночного) развития. При этом установлено, что в мультицилиарных клетках наряду с центриолярным механизмом центриолегенеза существует и ацентриолярный путь, при котором центрами организации новых центриолей являются фиброзные гранулы (Dirksen, 1991; Dawe et al., 2007; Barr, 2008).

Наблюдаемые у *A. lactifloreus* плотные гранулы и плотные тельца сходны по структуре и диаметру с фиброзными гранулами и дейтеросомами, являющимися предшественниками процентиолей, что указывает на существование ацентриолярного механизма образования центриолей и базальных телец. Среди беспозвоночных фиброзные гранулы и формирующиеся центриоли выявлены в цитоплазме клеток кожного эпителия у некоторых турбеллярий (Cifrian et al., 1992; Дробышева, 1996, 2010), а также у немертины *L. ruber* (Дробышева и др., 2007).

Центриолегенез у *A. lactifloreus* имеет ряд особенностей: он происходит у взрослых животных и не связан с эмбриональным или личиночным развитием;

плотные гранулы немногочисленны; формирующиеся базальные тельца встречаются в любых областях цитоплазмы; образование коротких корневых нитей и базальной ножки происходит на месте формирования, а не у поверхности клетки; мигрирующее к поверхности базальное тельце уже имеет корневую нить, ориентированную перпендикулярно к поверхности; не происходит образования вакуоли на апикальном конце приближающегося к поверхности базального тельца, как это показано для млекопитающих (Sorokin, 1968); интенсивное образование базальных телец и центриолей имеет место и в разных типах железистых клеток, лишенных ресничек. Образование ресничек с корневыми нитями у *A. lactifloreus* происходит даже во внутриклеточной полости интраэпителиальных мерцательных клеток.

Таким образом, в клетках кожного эпителия *A. lactifloreus* и, по-видимому, других немуртин образование базальных телец и центриолей весьма своеобразно и имеет менее упорядоченный характер по сравнению с исследованными в этом отношении позвоночными, а также отличается от центриолегенеза у турбеллярий. Характерно, что формирующиеся базальные тельца и центриолы разной степени зрелости, а также их предшественники локализируются в области комплекса Гольджи.

Другая отличительная черта мерцательных клеток кожного эпителия *A. lactifloreus* – наличие в цитоплазме их центральных и базальных частей пучков филаментов диаметром 25 и 7-8 нм, соответствующих по их морфологии, расположению и диаметру миофиламентам. Таким образом, мерцательные клетки кожного эпителия *A. lactifloreus* представляют собой эпителиально-мышечные элементы.

Расположенные в толще кожного эпителия *A. lactifloreus* особые «интраэпителиальные» мерцательные клетки имеют округлую форму, их реснички обращены во внутриклеточную полость. Схожие элементы, называемые мерцательными тельцами, были обнаружены у многих Acoela в кожном эпителии, а также в паренхиме. Высказываются различные предположения о функции мерцательных телец – что это реституционные (замещающие) клетки (Luther, 1912) или это клетки с экскреторной функцией (Delage, 1886; Беклемишев, 1915; Мамкаев, 1967).

На имеющемся материале обнаружены деградирующие «интраэпителиальные» клетки, что явно противоречит предположению о их возможной замещающей функции. В эпителии имеются «интраэпителиальные» клетки без всяких признаков разрушения. Возможна экскреторная функция этих клеток, после выполнения которой они подвергаются деструкции.

В эпителии *A. lactifloreus* и *S. mereschkowskii* встречаются короткие мерцательные клетки, вероятно, представляющие собой растущие клетки. У этих же видов встречаются реснички вблизи поверхности и реснички с погруженными базальными тельцами, что, по-видимому, отражает разные стадии процесса образования новых ресничек.

В мерцательных клетках кожного эпителия *S. mereschkowskii* имеются пучки миофиламентов диаметром 25 и 5 нм (Столярова, 2011а, б). Они располагаются в апикальной части клеток в тангенциальной плоскости и ассоциированы с промежуточными межклеточными контактами. Таким образом, мерцательные клетки кожного эпителия изученного вида – эпителиально-мышечные. Обнаружен контакт миофиламентов с корневыми нитями ресничек. Миофиламенты в цитоплазме апикальных частей мерцательных клеток описаны в эпителии глотки *S. mereschkowskii* (Ежова, Малахов, 2007).

Мерцательные клетки кожного эпителия *S. mereschkowskii* осуществляют синтез секрета, который выделяется во внешнюю среду (Атаманова, 1979).

Кишечный эпителий. Мерцательные клетки кишечного эпителия *A. lactifloreus* содержат в базальной части мышечные пучки (Атаманова, 1979, 1980; Столярова, 2011б, в). Эти эпителиальные клетки, следовательно, являются эпителиально-мышечными. В цитоплазме апикальных частей клеток обнаруживаются секреторные гранулы.

В мерцательных клетках кишечного эпителия *S. mereschkowskii* в цитоплазме их базальных частей обнаружены мощные мышечные пучки, направленные под углом к базальной мембране (Атаманова, 1979, 1980; Столярова, 2011а, б, в), т.е. эти клетки представляют собой эпителиально-мышечные элементы. У других представителей кишечнодышащих – *S. horsti* и *Harrimania kuppferi* в пищевод и по всей длине кишечника показано наличие эпителиально-мышечных клеток (Welsch, Dilly, 1980). Таким образом, можно заключить, что эпителиально-мышечные клетки типичны для кишечного эпителия кишечнодышащих. Часть мерцательных клеток осуществляет секрецию по баллонообразному типу.

Мерцательные клетки кишечного эпителия *A. macilenta* одновременно являются железистыми (Столярова, Касаткина, 1990).

Целомический эпителий. Клетки целомического эпителия *S. mereschkowskii* и клетки латеральных полей *A. macilenta* содержат пучки миофиламентов и представляют собой ресничные эпителиально-мышечные клетки. Клетки целомического эпителия *A. macilenta*, покрывающие поверхность кишки и лишенные ресничек, также эпителиально-мышечные (Столярова, 2011а).

Мерцательные клетки эпителиальных тканевых систем представителей бескишечных турбеллярий, немертин и кишечнодышащих как в кожном, так и в кишечном и целомическом эпителиях содержат в цитоплазме миофиламенты и являются мультифункциональными эпителиально-мышечными клетками. Это указывает на гораздо более широкое распространение эпителиально-мышечных элементов, чем считалось ранее. Эпителиально-мышечные клетки известны у кишечнополостных, а среди Bilateria найдены у кишечнодышащих в эпителии стомохорда (Balsler, Ruppert, 1990), глотки (Ежова, Малахов, 2007) и кишечника (Атаманова, 1979, 1980; Welsch, Dilly, 1980), а также в кишечном эпителии форонид (Темерева, Малахов, 2002).

Энергетический аппарат. Несмотря на постоянство общего плана строения митохондрий (Машанский и др., 1975), существуют некоторые различия в их организации у разных видов. Наиболее крупные размеры имеют митохондрии у *A. macilenta*, где в кишечном эпителии их длина достигает 5-10 мкм. Наличие крупных митохондрий в клетках *A. macilenta*, по-видимому, связано со способностью щетинкочелюстных к быстрому перемещению в воде резкими скачками благодаря сокращениям мощно развитой мускулатуры тела. Такое объяснение согласуется с принципом консерватизма клеточных структур (Mashansky, Drozdov, 1988), согласно которому схема ультраструктурной организации органелл неизменна в ходе эволюции, но детали строения зависят от функциональной нагрузки. Кристы митохондрий *A. macilenta* и других щетинкочелюстных – трубчатые. Форма митохондриальных крист большинства естественных таксонов эукариот является стабильным признаком (Cavalier-Smith, 1981; Кусакин, Дроздов, 1994). Группы с трубчатыми кристами считаются имеющими более позднее происхождение. Наличие митохондрий с трубчатыми кристами у щетинкочелюстных и отсутствие у

представителей других групп соответствует обособленному систематическому положению Chaetognatha.

Синтетический аппарат.

Интенсивное развитие гранулярный эндоплазматический ретикулум получает в мерцательных клетках кишечного эпителия *A. macilenta*, обладающих секреторной активностью. Он образован многочисленными длинными ориентированными параллельно друг другу цистернами, расположенными вокруг ядра в базальной части клетки.

В мерцательных клетках кожного покрова *C. convoluta* многочисленные диктиосомы концентрируются в апикальных и центральных частях клеток. Обнаружены картины ассоциации вакуолей комплекса Гольджи и скоплений электронноплотных частиц, сходных по плотности и диаметру с миофиламентами.

В мерцательных клетках кожного эпителия *A. lactifloreus* вблизи комплекса Гольджи закономерно обнаруживаются скопления формирующихся базальных телец, центриолей и их предшественников. По-видимому, комплекс Гольджи у немертин играет определенную роль в процессе центриолегенеза, как это предполагается для других животных (Sogokin, 1968).

Эндосомально-лизосомальный аппарат.

Мерцательные клетки кожного и кишечного эпителиев изученных животных способны к эндоцитозу в виде пиноцитоза или микрофагоцитоза (*A. lactifloreus*). Фагосомы, или фаголизосомы, типичны для центральных частей клеток, содержат разнородный материал, в кишечном эпителии кишечнодышащих и немертин они могут достигать крупных размеров – до 5-6 мкм. В кожном покрове и центральной паренхиме бескишечных турбеллярий не выявлены четко выраженные фагосомы. Типичные фагосомы также не обнаружены в клетках кишечного эпителия щетинкочелюстных. По-видимому, отмеченные различия говорят об особенностях метаболизма и разном характере пищеварения.

В клетках почечно-целомического эпителия проксимальных канальцев нефрона человека, отвечающих за реабсорбцию белка, в цитоплазме апикальных, а также центральных частей клеток наблюдаются фаголизосомы с неоднородным электронноплотным содержимым (Валькович, Столярова, 2001).

В эпителиальных клетках проксимальных канальцев поглощение белков из ультрафильтрата происходит по механизму рецепторно-опосредованного эндоцитоза (Brunskill, 2001; Christensen et al., 2009). Мембранные рецепторы мегалин и кубилин, локализованные в клатрин-окаймленных ямках и пузырьках щеточной каемки, способны связывать широкий ряд реабсорбируемых белков (Verroust, Kozyraki, 2001; Zoya et al., 2003).

Цитоскелет.

Пучки микротрубочек встречаются в центральных отростках мерцательных клеток кожного покрова *C. convoluta*, в базальных частях мерцательных клеток кожного эпителия *S. mereschkowskii* и других кишечнодышащих. Цитоплазматические филаменты диаметром 10 и 7 нм в мерцательных клетках кожного покрова изученных представителей бескишечных турбеллярий, немертин и кишечнодышащих, а также кишечного эпителия кишечнодышащих образуют связи между корневыми нитями ресничек и связывают корневые нити с областью промежуточных межклеточных контактов. В многослойном кожном эпителии *A. macilenta* (Столярова, Касаткина, 1988) и других видов щетинкочелюстных филаменты являются доминирующими элементами цитоплазмы эпителиальных

клеток. Диаметр этих филаментов у *A. macilenta* составляет около 7 нм, у *Sagitta elegans* – 8-9 нм, они рассматриваются как промежуточные филаменты, или тонофиламенты (Duvert, Salat, 1979; Welsch, Storch, 1983a). По другим данным (Shinn, 1997), тонофиламенты *Ferrosagitta hispida* имеют диаметр 10 нм. Предполагается, что они образованы кератином (Duvert et al., 1984).

Железистые клетки

Кожный покров. В кожном покрове *C. convoluta* содержится два типа железистых клеток – слизистые и зернистые. Секрет слизистых клеток дает реакцию на гликопротеины и гликозаминогликаны (Столярова, 2008), что совпадает с данными других авторов (Pedersen, 1963; Мамкаев, Маркосова, 1979). Зернистые клетки, судя по высокой электронной плотности гранул, содержат белковый компонент. Апикальную часть слизистых клеток *C. convoluta* окружают микротрубочки, ориентированные в апико-базальном направлении; сходные картины описаны и у других Acoela (Oschman, 1967).

В кожном эпителии *A. lactifloreus* выявляются 4 основные типа железистых клеток: слизистые, бокаловидные, крупнозернистые и мелкозернистые.

Слизистые клетки кожного эпителия *A. lactifloreus* содержат гликозаминогликаны (Столярова, 2007). У гетеронемертин, как предполагается, эти клетки вырабатывают как гликозаминогликаны, так и гликопротеины (Gontcharoff, Lechenault, 1966).

Электронномикроскопическое исследование кожного эпителия *A. lactifloreus* показало, что базальные части слизистых клеток лежат в углублениях между выростами базальной мембраны и заключают небольшое ядро неправильной формы и тяжи уплотненной цитоплазмы, разделяющие гранулы секрета. Таким образом, описываемый у Ноплонемертини «базальный слой», состоящий из вакуолизированных структур (cup-like structures) (Pedersen, 1968; Norenburg, 1985; Чернышев, 2008), представляет собой не что иное как базальные части слизистых клеток. Полученные результаты подтверждают предположение Педерсена (Pedersen, 1968) о том, что наблюдаемые структуры относятся к железистым клеткам.

Бокаловидные клетки кожного эпителия *A. lactifloreus* содержат в составе секрета основные и кислые белки, гликопротеины, липидный компонент. Они соответствуют клеткам других видов немертин, обычно называемым белковыми, а также – бокаловидными (Norenburg, 1985). По данным Норенбурга, секрет этих клеток имеет, преимущественно, протеиновую природу. В апикальной части бокаловидных клеток у *A. lactifloreus* обнаружены микротрубочки, проходящие в апико-базальном направлении и окружающие выводное отверстие клетки.

Гранулы крупнозернистых клеток содержат белки, преимущественно, кислые, а также гликопротеины и липидный компонент. Апикальные части этих клеток окружает система микротрубочек, подобная обнаруженной в бокаловидных клетках. Микротрубочки в апикальной части цитоплазмы железистых клеток описаны и у других видов немертин (Oaks, 1978; Junoy et al., 2000).

Гранулы мелкозернистых клеток содержат основные белки. Возможно, именно зернистые клетки являются источником пищеварительных ферментов, выявленных в кожном эпителии немертин.

В кожном эпителии *S. mereschkowskii* выявлены 4 типа железистых клеток: слизистые, бокаловидные, крупнозернистые и мелкозернистые (Атаманова, 1977, 1978; Столярова, Валькович, 2010).

Слизистые клетки *S. mereschkowskii* содержат гликозаминогликаны, как и у других кишечнодышащих (Barrington, 1940; Benito, 1975a,b).

В составе секрета бокаловидных клеток выявлены основные и кислые белки, гликопротеины, липиды. У других видов кишечнодышащих в составе секрета бокаловидных клеток обнаружены белки (Barrington, 1965) и гликопротеины (Nørrevang, 1965; Macha, Petersen, 1969).

В составе гранул крупнозернистых и мелкозернистых клеток обнаруживаются белки, преимущественно, основные, и гликопротеины. Гистохимическими методами у разных видов кишечнодышащих показано, что гранулы крупнозернистых клеток имеют протеиновую природу (Benito, 1975b). По мнению Бенито (Benito, 1975b), эти клетки по строению соответствуют типичным зимогенным клеткам.

Можно заключить, что обязательно присутствующими железистыми клетками кожного покрова бескишечных турбеллярий, немертин и кишечнодышащих являются слизистые клетки как основной источник муцинов. Таким образом, слизистые клетки представляют собой древние универсальные клеточные элементы, обеспечивающие выработку слизи. Они имеют свои аналоги в составе эпителия слизистых оболочек пищеварительного тракта и воздухоносных путей млекопитающих и человека.

Кожные эпителии немертин и кишечнодышащих обладают сходным набором железистых клеток. Бокаловидные и зернистые клетки у представителей этих групп близки по составу секрета, но отличаются особенностями ультраструктуры. Бокаловидные клетки немертин и кишечнодышащих содержат секрет белковой природы. Таким образом, они не соответствуют слизистым бокаловидным клеткам кишечного эпителия млекопитающих и человека, напоминая их лишь формой. Зернистые клетки, в гранулах которых выявляются белки, вполне сравнимы с зимогенными клетками пищеварительного тракта млекопитающих и человека, поскольку у рассматриваемых беспозвоночных эпидермис участвует в трофике.

Только в слизистых клетках кожного покрова бескишечных турбеллярий и бокаловидных и зернистых клетках кожного эпителия немертин найдена система микротрубочек, окружающая апикальный конец клетки. Функция микротрубочек, вероятно, связана с регуляцией выведения секрета из клеток.

Кишечный эпителий. Пищеварительную функцию у *C. convoluta* выполняет центральная паренхима. Она образована пищеварительными клетками, обеспечивающими расщепление захваченной пищи. Выделение ферментов происходит путем разрушения цитоплазмы пищеварительных клеток.

В кишечном эпителии *A. lactifloreus* имеется один вид железистых клеток – зернистые клетки. В гранулах обнаруживаются основные и кислые белки, гликопротеины, липидный компонент. У разных видов немертин в кишечном эпителии также выделяют один вид железистых клеток, гранулы которых содержат белки (Jennings, 1960, 1962; Gibson, 1970). У *Palaeonemertini* и *Heteronemertini* в железистых клетках обнаруживаются протеолитические ферменты (Reisinger, 1926; Jennings, Gibson, 1969).

У *S. mereschkowskii* в кишечном эпителии выявлены два вида железистых клеток: слизистые и зернистые (Столярова, 2010). У других видов кишечнодышащих различают железистые клетки – слизистые и зимогенные (Welsch, Dilly, 1980).

В кишечном эпителии *A. macilenta* отсутствуют специальные железистые клетки (Столярова, Касаткина, 1990). У более высокоорганизованных щетинкочелюстных в кишечном эпителии имеется один вид железистых клеток (Parry, 1944; Duvert et al., 1980a; Welsch, Storch, 1983b).

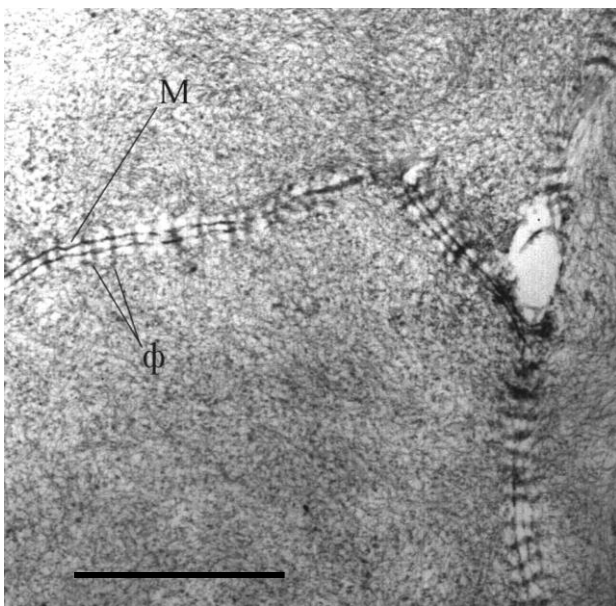
Целомический эпителий. У *A. macilenta* способность к секреции выявлена в клетках латеральных полей. Среди позвоночных у некоторых рыб к секреции способны клетки почечно-целомического эпителия нефрона (Винниченко, 1980).

По мере повышения организации животных увеличивается количество видов железистых клеток как в кожном, так и в кишечном эпителиях и основными направлениями их дифференцировки является формирование слизистых и зимогенных (ферментпродуцирующих) клеток.

Межклеточные контакты.

Кожный покров. Специализированные межклеточные контакты кожного покрова *S. convoluta* представлены промежуточными контактами типа *zonula adhaerens*, за которыми следуют септированные соединения, несколько глубже находятся плотные контакты. Между сократимыми участками клеток обнаруживаются десмосомы. У турбеллярии *Kytorhynchella c.f. meixneri* вблизи поверхности эпидермиса отмечены септированные контакты (Rieger, 1981). У ряда турбеллярий описан апикально расположенный соединительный комплекс, состоящий из промежуточного и септированного контактов (Bedini, Papi, 1974; Tyler, 2003; Дробышева, Тимошкин, 2006).

В кожном эпителии *A. lactifloreus* и *S. mereschkowskii* апикальные части клеток связаны промежуточными контактами типа *zonula adhaerens* и септированными соединениями. Особенность промежуточных контактов кожного эпителия *S. mereschkowskii* – наличие глубоких интердигитаций (Атаманова, 1978), очевидно способствующих увеличению прочности сцепления между клетками. В кожном эпителии *Glossobalanus* (Benito, Pardos, 1997) промежуточные контакты имеют аналогичное строение. Из этого можно заключить, что интердигитации в области промежуточного контакта – характерная черта кожного эпителия кишечнореснитчатых.



Обнаруженные в настоящем исследовании «мостичные» («фибрилярные») межклеточные контакты кожного эпителия щетинкочелюстных (рис. 3), изученные на примере *A. macilenta*, не имеют аналогов среди известных типов межклеточных соединений (Столярова, Касаткина, 1983, 1988, 2001; Stolarova, Kasatkina, 2000).

Рис. 3. Межклеточные мостичные контакты кожного эпителия *A. macilenta*. Видны мембраны соседних клеток (М), пересекаемые толстыми фибриллами (Ф). Увел.: 28000х. Масштабный отрезок: 1 мкм.

Их главные особенности: распространение вдоль всей поверхности контактирующих клеток, широкое расстояние между контактирующими мембранами – 40-50 нм, наличие связующих структур в виде «толстых» фибрилл диаметром 30 нм.

Молекулярно-биохимический состав филаментов цитоплазмы и внеклеточного матрикса щетинкочелюстных остается неизученным. На сегодняшний день клонировано только два гена, кодирующих белки промежуточных филаментов у щетинкочелюстных, но без указания локализации этих филаментов (Erber et al., 1998; GenBank NCBI AJ004932 и AJ005019). Исследование биохимического состава филаментов кожного эпителия *Sagitta sp.* выявило три мажорных белка эпителия с молекулярными массами около 200-230 кДа, к которым были получены поликлональные антитела (Кондратьев и др., 2005), проведено их тестирование на препаратах.

У *S. elegans* в эпидермисе молодых животных обнаружены септированные и щелевые контакты (Welsch, Storch, 1983a). В эпидермисе *S. setosa* и *Ferosagitta hispida* между поверхностными эпителиальными клетками выявлены промежуточные и расположенные несколько глубже септированные и щелевые контакты, в клетках более глубоких слоев *S. setosa* и *Parasagitta elegans* (= *Sagitta elegans*) отмечены щелевые и многочисленные «столбчатые» контакты (columnar junctions) (Duvert et al., 1984; Shinn, 1997). Столбчатые контакты *S. setosa*, судя по описанию и приводимым фотографиям, соответствуют обнаруженным у *A. macilenta* мостичным контактам.

У зрелых щетинкочелюстных, как показывает настоящее исследование, все клетки эпидермиса связаны мостичными контактами по всей их поверхности. Лишь на чувствительных участках между клетками обнаруживаются промежуточные и септированные контакты.

Кишечный эпителий. В кишечном эпителии *A. lactifloreus* апикальные части клеток связаны промежуточными контактами.

Клетки кишечного эпителия *S. mereschkowskii* соединяются промежуточными контактами типа zonula adhaerens, несколько глубже располагаются септированные соединения с небольшим расстоянием между мембранами – около 10 нм. Промежуточные контакты в кишечном эпителии продемонстрированы и у *Glossobalanus* (Benito, Pardos, 1997).

В кишечном эпителии *A. macilenta* специализированные межклеточные контакты представлены апикально расположенными промежуточными контактами типа zonula adhaerens, за которыми следуют септированные контакты. В кишечном эпителии *Sagitta setosa* помимо промежуточных и септированных контактов выявлены многочисленные щелевые контакты (Duvert et al., 1980b).

Целомический эпителий.

Клетки целомического эпителия *S. mereschkowskii*, ограничивающие поверхность кишки, образуют контакты в форме интердигитаций. Поверхностные участки клеток связаны промежуточными контактами, более глубоко расположены септированные контакты значительной протяженности.

В целомическом эпителии *A. macilenta*, прилежащем к кишке, соседние клетки соединяются друг с другом путем наложения тонких краев цитоплазмы.

В почечно-целомическом эпителии проксимальных канальцев нефрона человека кроме апикального соединительного комплекса между эпителиоцитами по всей их высоте отмечены многочисленные мелкие десмосомы.

Можно констатировать существование особого типа межклеточных соединений – «мостичные», или «фибриллярные». Отсутствие данного типа

контактов у представителей других групп животных отражает уникальность строения кожного эпителия щетинкочелюстных и подтверждает гипотезу о раннем отделении щетинкочелюстных от общего ствола животных (Telford, Holland, 1993).

Базальная мембрана.

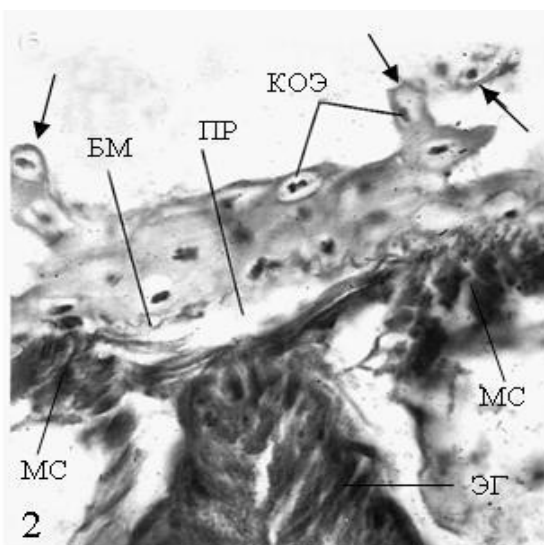
В кожном покрове *C. convoluta* базальная мембрана отсутствует. Базальная поверхность эпителиальных клеток связана с мышечными элементами с помощью адгезивных контактов и, очевидно, играет опорную роль.

Сравнение строения базальных мембран изученных объектов обнаруживает их сходство, но имеются и особенности. Как правило, базальная мембрана имеет два слоя: внутренний электронносветлый более тонкий и наружный электронноплотный более широкий. В кишечном эпителии *A. lactifloreus* два слоя не выражены. Наибольшую толщину имеет базальная мембрана кишечного эпителия *S. mereschkowskii* – около 300 нм. В ее внутреннем слое содержатся расположенные в ряд электронноплотные гранулы, возможно, образованные адгезивными белками (Столярова, 2011). Подобное строение имеет базальная мембрана кожного и целомического эпителиев у этого вида. Появление адгезивных гранул в базальной мембране можно расценивать как усложнение.

Реактивные способности.

На ультраструктурном уровне наблюдаются однотипные клеточные и тканевые реакции в кожном эпителии беспозвоночных животных при гипотоническом воздействии и в почечно-целомическом эпителии человека при интенсивном белковом транспорте (Столярова, Валькович, 2010). Сходство заключается в изменении митохондрий – просветлении и вакуолизации матрикса, в расширении межклеточных пространств. Среди беспозвоночных наиболее высокой способностью к адаптации на действие опреснения обладают *C. convoluta*, наиболее низкой – *S. mereschkowskii*. Высокоспециализированный почечно-целомический эпителий человека обладает значительной адаптивной способностью к повышенному транспорту белка, вероятно, благодаря компенсаторным процессам – новообразование митохондрий, развитие везикулярного транспорта и относительная функциональная лабильность эпителия нефрона (Валькович и др., 1985; Валькович, Столярова, 2000, 2001, 2002а, б, 2005, 2009).

Ткани щетинкочелюстных обладают способностью характерным образом реагировать на радиационное воздействие (Столярова, Касаткина, 2004, 2007, 2010;



Касаткина и др., 2008). Особенно яркие изменения касаются многослойного кожного эпителия на участках, где он утолщен (рис. 4). Ровная поверхность эпителия нарушается, происходит отделение клеток и их групп от общего пласта. Хроматин клеточных ядер значительно уплотнен. Базальная мембрана кожного эпителия собирается в складки.

Рис. 4. Участок поперечного среза *A. macilenta* в области глотки. Виден многослойный кожный эпителий (КОЭ) с отделяющимися от него клетками (стрелки), просвет (ПР) между базальной мембраной (БМ) и мышечным слоем (МС), эпителий глотки (ЭГ). Об. 100х, ок. 10х.

Рецепция.

В кожном покрове *C. convoluta* выявлены специализированные рецепторные клетки, обнаруженные и у других Acoela.

В кожном и кишечном эпителиях *A. lactifloreus* не обнаружено особенностей строения, связанных с рецепцией. В кожном эпителии некоторых немертин описаны моноцилиарные чувствительные клетки (Turbeville, Ruppert, 1985; Montalvo et al., 1996). В кишечном эпителии *Lineus viridis* методом импрегнации серебром выявлены рецепторные клетки, имеющие на апикальной поверхности микроворсинки или реснички (Пунин, 2001; Zaitseva et al., 2004). Можно полагать, что часть мерцательных клеток кожного и кишечного эпителиев *A. lactifloreus* и других видов немертин выполняют рецепторную функцию.

В кожном эпителии *S. mereschkowskii* базальные отростки некоторых эпителиальных клеток, достигая нервного слоя, поворачивают и входят в его состав. Очевидно, эпителиальные клетки с базальными отростками в нервном слое представляют собой рецепторные элементы. На светооптическом уровне в кожном эпителии кишечнодышащих чувствительные клетки выявлены с помощью окраски метиленовым синим (Bullock, 1945) и импрегнации серебром (Silén, 1950). Некоторые авторы рассматривают в качестве рецепторных элементов кожного эпителиа кишечнодышащих мелкозернистые клетки (Knight-Jones, 1952; Welsch, 1984).

В кишечном эпителии *S. mereschkowskii* (Пунин, 2001) и *Glossobalanus marginatus* (Silén, 1950) методом импрегнации серебром выявлены клетки открытого типа. В кожном и кишечном эпителиях представителей многих групп беспозвоночных нейроноподобные, эндокриноподобные и рецепторные клетки могут иметь на поверхности реснички или микроворсинки (Пунин, 1991, 2001; Зайцева, 2006; Zaitseva et al., 2004). Можно предполагать, что среди мерцательных клеток в кишечном эпителии *S. mereschkowskii* присутствуют рецепторные элементы.

У щетинкочелюстных в кожном эпителии функцию рецепции выполняют мерцательные клетки чувствительных участков (Касаткина, 1982), в кишечном эпителии специализированные рецепторные клетки не выявлены.

В изученных эпителиях беспозвоночных рецепция осуществляется с помощью нервных или эпителиальных клеток, имеющих реснички.

В клетках почечно-целомического эпителиа канальцев нефрона у позвоночных и человека рецепцию осуществляют одиночные неподвижные «первичные» реснички (primary cilia) (Pazour, Witman, 2003; Hildebrandt, Otto, 2005; Abou Alaiwi et al., 2009).

Показано, что мембрана всех ресничек содержит рецепторы и ионные каналы, запускающие сигнальные механизмы контроля подвижности ресничек и реакции на внешние стимулы (Самойлов и др., 2006; Satir, Christensen, 2007; Shah et al., 2009).

Тканевая регуляция.

В составе кожного покрова *C. convoluta* отсутствуют специальные регуляторные элементы. По-видимому, функцию регуляции в данной тканевой системе выполняют нервные окончания.

В кожном и кишечном эпителиях *A. macilenta* специальные регуляторные клетки также не выявлены, очевидно, эту функцию осуществляют нейральные элементы интраэпителиальной нервной системы. Возможно, регуляторную функцию способны осуществлять непосредственно клетки кишечного эпителиа, в цитоплазме которых вблизи базальной мембраны обнаруживаются мелкие электронноплотные гранулы.

В кожном и кишечном эпителиях *A. lactifloreus* обнаружены клетки, по-видимому, регуляторные. Они содержат в базальной части электронноплотные гранулы, сходные по размеру и морфологии с гранулами пептидэргических нейросекреторных и эндокриноподобных клеток, описанных у позвоночных и беспозвоночных животных (Пунин, 2001). На основании присутствия нейротензин-иммунореактивных элементов наличие эндокриноподобных клеток в кишечном эпителии у турбеллярий и немертин предполагалось (Пунин, 2001; Zaitseva et al., 2004). Данные гистохимического исследования показывают присутствие в кожном и кишечном эпителиях разных видов немертин клеток открытого и закрытого типа (Зайцева, Маркосова, 2007), которые рассматриваются авторами как нервные элементы, способные осуществлять регуляцию функций железистых и ресничных эпителиальных клеток.

Зернистые клетки кожного эпителия *S. mereschkowskii* выделяют секрет как по экзокринному, так и по эндокринному типу, что дает основание рассматривать их как эндокриноподобные клетки (Столярова, Валькович, 2012). Мелкозернистые клетки, которым придается значение рецепторных, представляют собой, по-видимому, особые рецепторно-эндокриноподобные клетки. В составе нервных волокон кожного эпителия выявлено пять типов гранул. Некоторые из них сходны с гранулами пептидэргических нейросекреторных и эндокриноподобных клеток. Обнаруженные контакты нервных волокон и зернистых клеток свидетельствуют о нейральной регуляции функции зернистых клеток.

Выявленная локализация FMRFамид-иммунореактивного материала в некоторых клетках эпителия и клеточных отростках, идущих в нервный слой, подтверждает данные электронной микроскопии о наличии рецепторных и эндокриноподобных клеток. Иммунореактивность к FMRFамиду проявляют также нейроны, расположенные в нервном слое в основании эпителия.

Можно сделать вывод о существовании в кожном эпителии кишечнодышащих своеобразной нейро-эндокринной регуляторной системы, представленной рецепторными и рецепторно-эндокриноподобными клетками открытого типа и нервными элементами нервного слоя. У представителей кишечнодышащих – *Saccoglossus* и *Ptychodera* иммуноцитохимическими методами в зернистых клетках кожного эпителия, рассматриваемых как нейросекреторные, выявлено присутствие гонадотропин-рилизинг гормона (Cameron et al., 1999).

Типичные эндокринные клетки в кишечном эпителии *S. mereschkowskii* отсутствуют, как и у других видов кишечнодышащих (Welsch, Dilly, 1980; Benito, Pardos, 1997). Однако показана локализация секреторных гранул зернистых клеток как в их апикальных, так и в базальных частях, что позволяет рассматривать эти клетки как выполняющие и экзокринную, и эндокринную функции (Столярова, 2011). В кишечном эпителии *S. mereschkowskii* имеется интраэпителиальный нервный слой, в волокнах которого выявлены гранулы нескольких типов. Некоторые из этих гранул сходны с гранулами пептидэргических нейросекреторных и эндокриноподобных клеток.

По предположению Пунина (Пунин, 2001), кишечная регуляторная система кишечнодышащих образована элементами нервной системы. На основании выведения секрета из гранул нервных отростков через базальную мембрану в кровеносные синусы предполагается нейро-эндокринная секреция (Benito et al., 1993), регулирующая, по мнению авторов, секреторную и всасывающую активность эпителиальных клеток.

Таким образом, можно констатировать наличие в кишечном эпителии кишечнодышащих особой регуляторной нейро-эндокринной системы, состоящей из рецепторных клеток открытого типа, секреторных эндокриноподобных клеток и элементов нервного слоя. Обнаруженные участки контактов нервных волокон с базальными частями зернистых клеток и сократимыми частями мерцательных клеток свидетельствуют о регуляции секреции и сокращения мышечных пучков (Столярова, 2012).

Митозы и камбиальность.

Получены морфологические данные по митотическому делению эпителиальных клеток, свидетельствующие, что в изученных тканевых системах источником физиологической регенерации являются, в основном, мерцательные клетки, железистые клетки (у немертин) также могут вступать в деление. Специальные камбиальные клетки отсутствуют.

Отсутствие камбиальных элементов и поддержание клеточной популяции в кишечном эпителии за счет пролиферации дифференцированных, преимущественно, ресничных клеток имеет место у некоторых полихет (Кагановская, 1989; Заварзин, Пунин, 1981) и двустворчатых моллюсков (Ушева, 1983; Пунин, 1991). У полихет ресничные клетки способны к делению и изменению специализации (Brazil, 1902).

Железистые клетки кожного эпителия *A. lactifloreus* и *S. mereschkowskii* несут микроворсинки, содержат базальные тельца и корневые нити ресничек, проявляя мультифункциональность и сродство с мерцательными клетками. По-видимому, мерцательные и железистые клетки представляют собой близкородственные типы, отличающиеся направлением дифференцировки. В пользу этого заключения свидетельствует секреторная способность мерцательных клеток кожного покрова *C. convoluta* и *S. mereschkowskii*, кишечного эпителия *A. lactifloreus*, *S. mereschkowskii* и *A. macilenta*. По мнению Бенито и Пардоса (Benito, Pardos, 1997), в кожном эпителии кишечнодышащих все клетки являются мерцательными, по крайней мере, на ранних стадиях развития. У амфибий (*Salamandra salamandra*) в эмбриональном развитии в эпителии легкого появляются сначала ресничные клетки, затем – бокаловидные (Goniakowska-Witalińska, 1982).

Целомический эпителий щетинкочелюстных и вопрос о туловищно-хвостовой перегородке. Щетинкочелюстные - животные, состоящие из эпителиев.

Изучение целомического эпителия *A. macilenta* позволило доказать отсутствие так называемой туловищно-хвостовой перегородки, которая была описана Донкастером (Doncaster, 1902). В настоящей работе использование серии срезов, проведенных в разных плоскостях, показало, что в области предполагаемой туловищно-хвостовой перегородки располагаются образованные целомическим эпителием оболочки кишки и гонад, контактирующие друг с другом в отдельных точках (рис. 5). Полученные результаты позволяют сделать заключение о наличии у щетинкочелюстных только двух истинных сегментов, что свидетельствует против сближения щетинкочелюстных с вторичноротыми (Касаткина, Столярова, 2006, 2008).

Уникальность тканевой организации щетинкочелюстных заключается в том, что тело щетинкочелюстных образовано тремя эпителиями: кожным, кишечным и эпителием мезодермального происхождения, дающим мышечные элементы стенки тела и целомическую выстилку (Столярова, Касаткина, 2009).

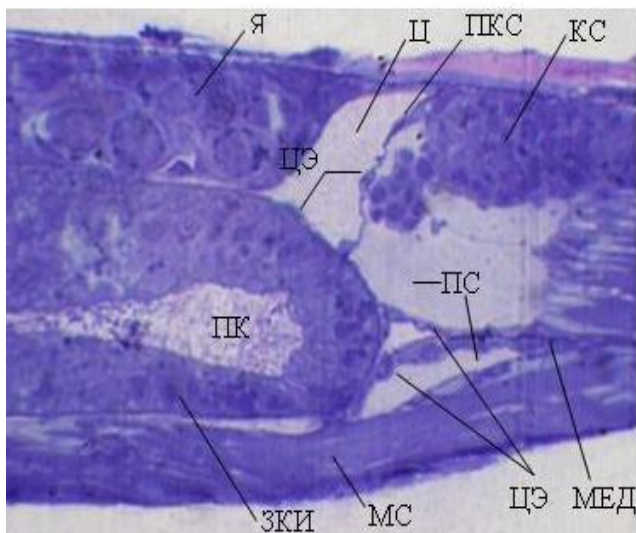


Рис. 5. Горизонтальный полутонкий срез в области задней кишки *A. macilentum*. Толуидиновый синий. Видны задняя кишка (ЗКИ) и ее просвет (ПК), яичники (Я), компактная часть семенника (КС) и просвет семенника (ПС), целомический эпителий, образующий оболочки кишки и семенников (ЦЭ), целом (Ц), медиальная перегородка (МЕД), мышечный слой (МС). Об. 40х, ок. 10х

Преобразование целомического эпителия в соматическую мускулатуру показано и для других групп животных (Benito, Pardos, 1997; Долматов, 1998). Элементы нервной системы располагаются, преимущественно, интраэпителиально; половые клетки входят в состав гонад, окруженных целомическим эпителием. Соединительнотканые элементы представлены лишь тонким слоем коллагеновых волокон, разделяющим базальные мембраны эпидермиса и мышечного слоя. Существование животных с тканевым составом, представленным исключительно эпителиями, является яркой иллюстрацией эволюционной первичности и системообразующей роли эпителиальных тканей.

Закономерности эволюционного развития эпителиальных систем.

Кожный эпителий.

Кожный покров *S. convoluta* и других Acoela характеризуется отсутствием базальной мембраны. Отграничение кожного покрова от подлежащих тканей достигается с помощью базальной мембраны, которая появляется в пределах класса турбеллярий.

Данные, полученные в настоящем исследовании, свидетельствуют о том, что на начальных этапах филогистогенеза у билатеральных животных развитие организации кожного эпителия происходило веерообразно в направлении образования разнообразных типов мультифункциональных клеток, в том числе эпителиально-мышечных, формирования межклеточных соединительных комплексов, развития примитивных механизмов регуляции с помощью нейтральных и эндокриноподобных элементов. Мерцательные клетки кожного покрова изученных видов представляют собой мультифункциональные эпителиально-мышечные клетки. С повышением организации увеличивается количество типов железистых клеток. Мерцательные, а также железистые клетки у представителей разных групп имеют как признаки сходства, так и различия ультраструктурной организации, демонстрируя цитологические параллелизмы и дивергенции, обусловленные, соответственно, функциональной целесообразностью и видовой специфичностью. Появление многослойного кожного эпителия у щетинкочелюстных можно рассматривать как особую линию развития.

Сравнение с имеющимися данными литературы показывает, что у ланцетника (*Branchiostoma lanceolatum*), представляющего, по некоторым данным молекулярной филогении (Winchell et al., 2002), сестринскую группу по отношению к хордовым,

кожный эпителий – однослойный кубический и снабжен кутикулой (Krause, 1923). Происходит усиление защитной функции – клетки эпидермиса ланцетника содержат множество филаментов, сходных с таковыми клеток многослойного эпидермиса позвоночных (Bereiter-Hahn, 1984). У круглоротых и рыб эпидермис представляет собой многослойный плоский эпителий (Whitear, 1984). У амфибий в эпидермисе возникает роговой слой, который у рептилий, птиц и млекопитающих хорошо развит. Появляются локализованные базально специальные камбиальные клетки.

В целом преобразование организации кожного эпителия шло по пути интенсификации защитной функции с помощью различных механизмов: выработки слизи, развития цитоплазматических филаментов, увеличения количества слоев клеток, образования специальных защитных структур – кутикулы или рогового слоя (Столярова, 2002).

Кишечный эпителий.

У *S. convoluta* пищеварительную функцию выполняет центральная паренхима, образованная пищеварительными клетками. У большинства видов турбеллярий выстилка кишки имеет базальную мембрану и эпителиальное строение.

Согласно данным настоящего исследования, на ранних этапах эволюции развитие кишечного эпителия шло по пути формирования мультифункциональных мерцательных эпителиально-мышечных, а также железистых клеток. У кишечнодышащих появляется развитая каемка из микроворсинок. Регуляция функций эпителиальных клеток осуществляется с помощью нейральных и эндокриноподобных элементов.

По известным из литературы данным, у ланцетника и круглоротых мерцательный покров в кишечном эпителии сохраняется, у рыб и всех вышестоящих животных имеется хорошо развитая щеточная каемка. У ланцетника в кишечном эпителии появляются эндокринные клетки (Ван Ноорден, Пирс, 1977; Reinecke, 1981).

Преобразования ультраструктурной организации кишечного эпителия происходили в направлении формирования специализированных всасывающих каемчатых клеток и железистых клеток, продуцирующих слизь и пищеварительные ферменты, кишечной регуляторной эндокринной системы. Возникают камбиальные элементы и четко выраженные камбиальные зоны.

Целомический эпителий. У исследованных представителей кишечнодышащих и щетинкочелюстных, а также у других видов из этих групп целомический эпителий состоит из мультифункциональных эпителиально-мышечных клеток, которые могут иметь реснички. У Pterobranchia мезотелий представлен моноцилиарными эпителиально-мышечными клетками (Benito, Pardos, 1997). В ходе эволюции целомический эпителий утрачивает мерцательные реснички и сократимые структуры, осуществляя разграничительную и транспортную функции.

Мультифункциональность системы имеет большое значение, так как обеспечивает широкую приспособляемость вида (Воронцов, 2004). Представления Воронцова (2004) о мозаичности эволюции на уровне органов и принцип неравномерности темпов преобразований морфологических признаков справедливы для тканевого и клеточного уровней, где не удастся проследить прямые линии эволюционных преобразований.

Классификация эпителиальных тканевых систем.

Полученные данные послужили для создания классификации эпителиальных тканей, объединяющей и дополняющей существующие классификации (таблица).

Установленное в настоящем исследовании **наличие эпителиально-мышечных клеток** во многих эпителиях у беспозвоночных свидетельствует об отсутствии разделения функций – ограничивающей и сократительной, что можно рассматривать как следствие слабой дифференцированности эпителиальных систем на разные функциональные элементы. По этому критерию вводятся следующие категории эпителиев: **слабо дифференцированный** (имеются эпителиально-мышечные клетки), **дифференцированный** (отсутствуют эпителиально-мышечные клетки), **высоко дифференцированный** (отсутствуют эпителиально-мышечные клетки, имеются специализированные отделы). В настоящей работе установлено участие некоторых клеток кожного эпителия *S. mereschkowskii* в формировании интраэпителиального нервного слоя, наличие интраэпителиального нервного слоя в кишечном эпителии *A. macilenta*. **Наличие интраэпителиального нервного слоя**, расположенного топографически в эпителии, является важной характеристикой эпителия. Эпителий, не обособленный от нервной системы, можно рассматривать как **примитивный**.

Таблица.

Предлагаемая морфологическая классификация эпителиальных тканевых систем (эпителиев) с включением критериев наличия или отсутствия эпителиально-мышечных клеток, наличия или отсутствия интраэпителиальной нервной системы

Кол-во слоев клеток	Кол-во рядов ядер	Высота клеток; наличие или отсутствие клеточных границ	Наличие базальной мембраны; наличие мерцательного покрова или кутикулы	Наличие или отсутствие эпителиально-мышечных клеток, наличие специализированных отделов	Наличие интраэпителиальной нервной системы (нервного слоя или нервных стволов)
Однослойный	<i>Погруженный</i> Однорядный Ложномногорядный Многорядный	<i>Синцитиальный</i> Клеточный Плоский Кубический Призматический	Обособленный Мерцательный Кутикулярный	<i>Слабо дифференцированный</i> <i>Дифференцированный</i> <i>Высоко дифференцированный</i>	<i>Примитивный</i>
Многослойный			<i>Кутикулярный</i>		
		<u>Плоский</u> <u>Кубический</u> <u>Призматический</u>	<u>Неороговевающих</u>		
		<u>Плоский</u>	<u>Ороговевающих</u>		
			<u>Переходный</u>		

Примечание. Курсив – типы эпителиев, встречающиеся только у беспозвоночных; подчеркнуто – типы эпителиев, встречающиеся только у позвоночных; выделено жирным – новые критерии или категории эпителиев.

ВЫВОДЫ

1. Мерцательные клетки кожного покрова изученных бескишечных турбеллярий, немертин и кишечнодышащих, кишечного эпителия немертин и кишечнодышащих представляют собой мультифункциональные мерцательные секреторно-всасывающие эпителиально-мышечные клетки, кишечного эпителия щетинкочелюстных – мерцательные секреторно-всасывающие клетки. Целомический эпителий кишечнодышащих и щетинкочелюстных образован эпителиально-мышечными клетками. Слизистые клетки имеют аналоги у вышестоящих животных и человека и являются универсальными, филогенетически древними типами.

2. Мерцательные клетки кожного покрова изученных бескишечных турбеллярий, немертин и кишечнодышащих, а также кишечного эпителия кишечнодышащих имеют стабилизирующую систему опорных элементов, представленную соединенными между собой корневыми нитями, базальными тельцами и цитоплазматическими филаментами. Этот своеобразный каркас имеет связь с областью межклеточных контактов.

3. Мерцательные покровные эпителии изученных морских беспозвоночных, обладающие щеточной каемкой и эндоцитозной активностью, способны к поглощению веществ. Они имеют структурно-функциональное сходство с абсорбирующим почечно-целомическим эпителием человека, что является ярким примером цитологических параллелизмов.

4. Мерцательные клетки кожного эпителия немертины *Amphiporus lactifloreus* и, вероятно, других немертин обладают уникальной особенностью – наличием центриолей и базальных телец ресничек и их скоплений в разных участках цитоплазмы. Наблюдается концентрация формирующихся базальных телец и центриолей, а также их предшественников в области комплекса Гольджи. Центриолегенез у *A. lactifloreus* отличается от известного для исследованных в этом отношении позвоночных и беспозвоночных.

5. Регуляторные элементы в кожном и кишечном эпителиях немертины *Amphiporus lactifloreus* представлены эндокриноподобными клетками. В кожном и кишечном эпителиях кишечнодышащих имеется своеобразная нейро-эндокринная регуляторная система, представленная рецепторными и эндокриноподобными клетками и нервными элементами нервного слоя.

В изученных тканевых системах источником физиологической регенерации являются, в основном, мерцательные клетки, железистые клетки (у немертин) также могут вступать в деление.

6. Мостичные контакты кожного эпителия щетинкочелюстных не имеют аналогов среди известных типов межклеточных соединений и представляют собой новый тип межклеточных контактов. Их главные особенности: распространение вдоль всей поверхности контактирующих клеток, широкое расстояние между контактирующими мембранами – 40-50 нм, наличие связующих структур в виде «толстых» фибрилл диаметром 30 нм.

7. Кожные эпителии бескишечных турбеллярий, немертин и кишечнодышащих проявляют значительную способность к адаптации при гипотоническом воздействии. Изменения ультраструктуры клеток почечно-целомического эпителия человека при усиленном транспорте белка носят неспецифический характер и сходны с изменениями, отмеченными при экспериментальном воздействии у исследованных животных.

Кожный эпителий щетинкочелюстных обладает уникальной способностью реагировать на радиоактивное загрязнение морской среды путем отрыва клеток. Щетинкочелюстные могут рассматриваться как живые биоиндикаторы радиоактивного загрязнения морских акваторий.

8. У щетинкочелюстных туловищно-хвостовая перегородка отсутствует, картину перегородки могут создавать расположенные в этой области контактирующие в некоторых точках оболочки внутренних органов. Таким образом, тело щетинкочелюстных состоит только из двух истинных сегментов. Наличие особых мостичных контактов и митохондрий с трубчатыми кристами соответствует обособленному систематическому положению Щетинкочелюстных.

9. Преобразования ультраструктурной организации эпителиальных систем на ранних этапах филогенеза у билатеральных животных происходили веерообразно в направлении развития спектров мультифункциональных клеток, формирования простых форм регуляции. Имеющиеся сходства и различия в строении одноименных типов клеток определяются функциональной целесообразностью и видовой специфичностью, приводящими к параллелизмам и дивергенциям. Эволюционное развитие кожного эпителия шло в направлении усиления защитной функции путем формирования железистых элементов, кутикулы, многослойности. Развитие кишечного эпителия коррелирует с типом питания. Целомический эпителий в ходе развития утрачивает сократимые структуры, ресничный аппарат и специализируется на разграничительной и транспортной функциях.

10. Полученные в исследовании оригинальные данные позволили выделить дополнительные критерии классификации эпителиальных систем, послужившие основанием для создания новой расширенной классификации эпителиальных тканей. К этим критериям относятся: наличие или отсутствие эпителиально-мышечных клеток, интраэпителиальной нервной системы. Предлагаются 4 новые категории эпителиев.

Список основных работ, опубликованных по теме диссертации

1. Касаткина А.П., Столярова М.В. Морфология, систематика и экология щетинкочелюстных Японского моря и сопредельных акваторий. **Моногр.** Владивосток: Дальнаука, 2010. 260 с.
2. Атаманова (Столярова) М.В. Кожный и кишечный эпителии кишечнодышащих как этап филогенетического развития эпителиев хордовых // **Архив анатомии, гистологии и эмбриологии.** 1977. Т. LXXIII. Вып. 9. С. 55–61.
3. Атаманова (Столярова) М.В. Ультраструктурные особенности кожного эпителия *Saccoglossus mereschkowskii* (Enteropneusta) // **Цитология.** 1978. Т. XX. № 12. С. 1355–1359.
4. Нефротический синдром у детей (клинико-морфологические параллели) / Папаян А.В., Валькович Э.И., Зейтц Л.И., Цыбулькина Г.И., Савенкова Н.Д., Столярова М.В., Батюто Т.Д. // **Педиатрия.** 1985. № 12. С. 37-40.
5. Столярова М.В., Касаткина А.П. Ультраструктурная характеристика кожного эпителия щетинкочелюстных (Chaetognatha) // **Доклады Академии Наук.** 1988. Т. 302. № 5. С. 1232–1233.
6. Столярова (Атаманова) М.В., Касаткина А.П. Ультраструктура кишечного эпителия у примитивного представителя щетинкочелюстных *Aidanosagitta macilenta* // **Цитология.** 1990. Т. 32. № 7. С. 671-676.

7. Валькович Э.И., Столярова М.В. Электронно-микроскопическое исследование реактивных изменений эпителия проксимальных канальцев почки при массивной протеинурии у детей // **Морфология**. 2001. Т. 119. № 1. С. 63-68.
8. Столярова М.В., Касаткина А.П. Сравнительное исследование межклеточных контактов у некоторых беспозвоночных // **Доклады Академии Наук**. 2001. Т. 376. № 5. С. 715-717.
9. Морфологическая оценка эффективности лечения глюкокортикоидами массивной протеинурии / Валькович Э.И., Столярова М.В., Скворцова М.Ю., Батюто Т.Д. // **Морфология**. 2003. Т.124. № 5. С. 45-46.
10. Касаткина А.П., Столярова М.В. Два новых рода (*Paraeukrohnia*, *Praeukrohnia*) и четыре новых вида морских стрелок (*Chaetognatha*) из юго-западной части Берингова моря // **Биология моря**. 2006. Т. 32. № 3. С. 181-187.
11. Валькович Э.И., Столярова М.В. Ультраструктурные особенности изменений тубулярного гистиона в системе реабсорбции белка в нефроне при массивной протеинурии // **Морфология**. 2005. Т. 127. Вып. 2. С. 62–66.
12. Валькович Э.И., Столярова М.В. Реактивные изменения в системе нефрона при массивной протеинурии у детей // **Морфология**. 2009. Т. 136. Вып. 4. С. 27-28.
13. Столярова М.В., Валькович Э.И. Гистохимическая характеристика и функциональное значение железистых клеток кожного эпителия некоторых беспозвоночных – филогенетический аспект // **Морфология**. 2010. Т. 138. Вып. 5. С. 77-85.
14. Столярова М.В., Валькович Э.И. Ультраструктурные особенности тканевой адаптации у некоторых животных и человека // **Морфология**. 2010. Т. 138. Вып. 6. С. 44-47.
15. Столярова М.В. Электронномикроскопическое исследование кишечного эпителия *Saccoglossus mereschkowskii* (Enteropneusta, Hemichordata) // **Цитология**. 2011. Т. 53. № 5. С. 433-443.
16. Атаманова (Столярова) М.В., Касаткина А.П. Сравнительное исследование межклеточных контактов в кожном и кишечном эпителиях некоторых беспозвоночных // **Архив анатомии, гистологии и эмбриологии**. 1983. Т. 85. № 9. С. 102.
17. Kassatkina A.P., Stolarova M.V. Histological examination of the chaetognatha morphological structure in the region of a supposed trunk-tail septum // **Zoosystematica Rossica**. 2008. V. 17. N 2. P. 61-70.
18. Valkovich E.I., Stolarova M.V. Ultrastructural changes of the epithelium of proximal tubules of kidneys under massive proteinuria // Abstracts of Symposium “Phenotypic changes in epithelial development”. Anatomical Society of Great Britain and Ireland. London, 2000. P. 19.
19. Stolarova M.V., Kasatkina A.P. The ultrastructural pattern of skin epithelium in Chaetognats: presence of an unusual type of cell junction // Abstracts of Symposium “Phenotypic changes in epithelial development”. Anatomical Society of Great Britain and Ireland. London, 2000. P. 19-20.
20. Stolarova M.V., Kassatkina A.P. The histology analysis of Chaetognathen morphological anomalies from the radioactivity region of the Chajma bay (the Japan/east sea) // Sixth IOC/WESTPAC Int. Sci. Symp. Challenges for Marine Science in the Western Pacific. Hangzhou, China, 2004. P. 98.
21. Клинико-морфологическое изучение нефротического синдрома у детей по

- материалам биопсий почек / Валькович Э.И., Папаян А.В., Батюто Т.Д., Столярова М.В., Зейтц Л.И. // **Вопросы общей и частной онкоморфологии** [под ред.]. М., Л.: Медицина. 1985. С. 51-54.
22. **Атаманова (Столярова) М.В.** Кожный и кишечный эпителии *Saccoglossus mereschkowskii* и вопрос о «немертиновом» эпителии // Сборник научных Трудов «Эволюционная морфология беспозвоночных животных». Л., 1976. С. 20–22.
 23. **Атаманова (Столярова) М.В.** Взаимоотношения между эпителиальными и мышечными элементами в кожном покрове некоторых беспозвоночных // IX Всесоюзный съезд анатомов, гистологов и эмбриологов. Минск, 1981. С. 31-32.
 24. **Столярова М.В.**, Касаткина А.П. Сравнительное исследование межклеточных контактов в кожном и кишечном эпителиях беспозвоночных // V Всесоюзная конференция «Биология клетки», часть 2. Тбилиси, 1987. С. 881-883.
 25. Валькович Э.И., **Столярова М.В.** Ультрамикроскопические основы реактивности эпителия почечных канальцев // Сборник научных трудов «Актуальные вопросы экспериментальной и клинической морфологии». Томск, 2002. Вып. 2. С. 196-197.
 26. Валькович Э.И., **Столярова М.В.** Электронномикроскопическое исследование реактивных изменений системы реабсорбции белка в нефроне при массивной протеинурии у детей // 4-й Международный научный симпозиум «Применение современных методов анализа в изучении структуры и функции клетки». Архангельск, 2002. С. 14–17.
 27. **Столярова М.В.** К происхождению и эволюции эпителиальных тканей // Сборник статей, посвященный 70-летию кафедры гистологии и эмбриологии Санкт-Петербургской государственной педиатрической медицинской академии. СПб, СПбГПМА, 2002. С. 45-49.
 28. **Столярова М.В.** Ультраструктурная организация и возможные механизмы обновления кожного эпителия *Amphiporus lactifloreus* (Nemertini) // Международный симпозиум «Клеточные, молекулярные и эволюционные аспекты морфогенеза». Москва, Ин-т биол. разв. им. Н.К. Кольцова РАН, 2007. С. 153-155.
 29. **Столярова М.В.**, Касаткина А.П. Морфологические отклонения и аномалии морфогенеза у морских стрелок (*Chaetognatha*) под влиянием радиоактивного загрязнения // Международный симпозиум «Клеточные, молекулярные и эволюционные аспекты морфогенеза». Москва, Ин-т биол. разв. им. Н.К. Кольцова РАН, 2007. С. 155-157.
 30. Касаткина А.П., Сергеев А.Ф., **Столярова М.В.** Влияние антропогенных факторов (радиоактивного загрязнения) и естественной флуктуации морской среды на ткани морских стрелок (*Chaetognatha*) // Сборн. научных трудов «Проблемы и перспективы современной науки». Томск, 2008. Вып. 1. С. 27-28.
 31. **Столярова М.В.** Кожный покров бескишечной турбеллярии *Convoluta convoluta* как пример примитивной эпителиальной тканевой системы // Сборник научных трудов «Проблемы и перспективы современной науки». Томск, 2008. Вып. 1. С. 45-46.
 32. **Столярова М.В.**, Касаткина А.П. Значение эпителиальных тканей в общей организации животных // Сборник научных трудов «Проблемы и перспективы современной науки». Томск, 2009. Т. 2. № 1. С. 22-23.
 33. **Столярова М.В.** Нейро-мышечные взаимоотношения в кишечном эпителии у кишечнодышащих (*Enteropneusta*) // **Морфология**. 2012. Т.141. № 3. С. 150-151.

34. **Столярова М.В.**, Валькович Э.И. Зернистые клетки кожного и кишечного эпителиев кишечнодышащих (Enteropneusta) как регуляторные элементы // **Морфология**. 2012. Т.141. № 3. С. 151.
35. **Столярова М.В.** Гистология, гистохимия и ультраструктура кишечного эпителия *Amphiporus lactifloreus* (Nemertini) // Тезисы докл. VIII Всероссийской конференции с международным участием, посвященной 220-летию со дня рождения академика К.М. Бэра «Механизмы функционирования висцеральных систем». Институт физиологии им. И.П. Павлова РАН. С.Петербург, 2012. С. 221-222.
36. **Столярова М.В.**, Касаткина А.П. Способ определения радиоактивного загрязнения акваторий // Патент на изобретение № 2441215. Опубликовано: 27.01.2012. Бюл. № 3, 18 с.

Список цитируемой литературы

- Албертс Б., Брей Д., Льюис Дж. и др.** Межклеточная адгезия и внеклеточный матрикс //Молекулярная биология клетки. [Пер. с англ.] М.: Мир, 1987. Т. 3. С. 201 – 243.
- Беклемишев В.Н.** О паразитных турбелляриях Мурманского моря. I. Acoela //Тр. имп. Петрогр. общ. естествоисп., 1915. Т. 43, в. 4. С. 103-172.
- Беклемишев В.Н.** Морфологическая проблема животных структур. (К критике некоторых из основных понятий гистологии) // Изв. научн.-иссл. инст. при Пермск. унив., 1925. Т. 3, прилож. 1. С. 1-74.
- Беклемишев В.Н.** Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. М.: Наука, 1964. Т. 1. Проморфология. 432 с. Т. 2. Органология. 446 с.
- Белан Т.А.** Экологические исследования в заливе Стрелок и бухте Рифовой // Сб. Гидрометеорологические процессы на шельфе: оценка воздействия на морскую среду. Тр. ДВНИГМИ. Владивосток: Дальнаука, 1998. С. 125-131.
- Березинская Т.Л., Малахов В.В.** Ультраструктура туловищного и хвостового целома *Serratosagitta pseudoserratodentata* (Chaetognatha) //Зоол. журн., 1993. Т. 72, вып. 5. С. 36-47.
- Ван Ноорден С., Пирс А.Г.Е.** Локализация иммунореактивности к инсулину, глюкагону и гастрину в кишечнике ланцетника (*Branchiostoma lanceolatum*)// Эволюц. эндокринология поджелудочной железы. Л.: Наука,1977. С. 97-104.
- Винниченко Л.Н.** Сравнительная ультраструктура нефрона. Атлас. Л.: Наука, 1980. 136 с.
- Воронков П.П., Уралов Н.С., Черновская Е.Н.** Основные черты гидрохимического режима прибрежной зоны Баренцева моря в районе Центрального Мурмана // Тр. Мурман. биол. ст., 1948. Т. I. С. 39-101.
- Воронцов Н.Н.** Эволюция. Видообразование. Система органического мира // Избран. труды. М.: Наука, 2004. 365 с.
- Долматов И.Ю.** Происхождение и становление соматической мускулатуры в филогенезе Deuterostomata // Известия АН, сер. биол., 1998. № 6. С. 645-657.
- Дробышева И.М.** Камбиальность эпидермиса у турбеллярий // Морфологические основы филогенетики плоских червей. Тр. Зоол. инст. АН СССР. Спб, 1991. Т. 241. С. 53-87.
- Дробышева И.М.** Ацентриолярный способ образования базальных телец в эпидермисе *Friedmaniella* sp. (Prolecithophora, Plathelminthes) // Докл. РАН, 1996. Т. 346, № 3. С. 415-418.
- Дробышева И.М.** (Drobysheva I.M.). Replication of basal bodies during ciliogenesis in the epidermis of Prolecithophora and Lecithoepitheliata (Plathelminthes)// Belg. J. Zool., 2010. V. 140 (Suppl.). P. 127-131
- Дробышева И.М., Зайцева О.В., Мамкаев Ю.В.** Электронно-микроскопическое исследование мерцательных клеток в покровах *Lineus ruber* (Heteronemertini) из Белого моря// Мат-лы 2-й Междунар. конф. «Экологические исследования беломорских организмов». СПб, 2007. С. 36-38.
- Дробышева И.М., Тимошкин О.А.** Ультраструктурные особенности эпидермиса у байкальской турбеллярии *Geocentrophora wagini* (Lecithoepitheliata, Plathelminthes)// Цитология, 2006. Т. 48, № 3. С. 184-198.

Ежова О.В., Малахов В.В. Эпителиально-мышечные клетки в кишечнике представителя полухордовых *Saccoglossus mereshkowskii* (Hemichordata, Enteropneusta) // Докл. РАН, 2007. Т. 14, № 1. С. 137-139.

Заварзин А.А. Об эволюционной динамике тканей // Арх. биол. наук, 1934. Т. 36, сер. «А», в. 1. С. 3-65.

Заварзин А.А. Основы частной цитологии и сравнительной гистологии многоклеточных животных. Л.: Наука, 1976. 411 с.

Заварзин А.А. Сравнительная гистология. СПб: Изд-во СПб унив-та, 2000. 518 с.

Заварзин А. А., Пунин М. Ю. Кинетика репродукции и дифференцировки клеток в эпителии кишки и ее производных у афродитид. I. Эпителий средней кишки // Цитология, 1981. Т. 23, вып. 3. С. 283-291.

Зайцева О.В. Нервные клетки в эпителии пищеварительного тракта брюхоногих моллюсков // Докл. РАН, 2006. Т. 408, № 2. С. 280-282.

Зайцева О.В., Маркосова Т.Г. NADF-диафоразная активность в периферической нервной системе беломорских немертин // Ученые записки Казанского гос. ун-та, 2007. Т. 149, кн. 3. С. 142-147.

Закс М.Г., Соколова М.М. О механизме адаптации к опреснению среды у некоторых литоральных организмов // Журн. эвол. биохим. физиол., 1965. Т. I, № 6. С. 538-542.

Иванов А.В. О соотношении между Protostomia и Deuterostomia и система животного мира // Зоол. журн., 1976. Т. 55, № 8. С. 1125-1137.

Иванов А.В., Мамкаев Ю.В. Ресничные черви (Turbellaria), их происхождение и эволюция. Филогенетические очерки. Л.: Наука, 1973. 221с.

Кагановская Э. А. Некоторые морфофункциональные особенности пищеварительной системы полихет // Арх. анат., 1989. Т. 96, вып. 4. С. 84-92.

Карупу В.Я. Удобный способ импрегнации аргирофильных волокон. Арх. анат., 1952, Т. 62, вып. 6. С. 88-89.

Касаткина А.П. Щетинкочелюстные морей СССР и сопредельных вод. Л.: Наука, 1982. 136 с.

Кондратьев Г.В., Малиновская Е.Ю., Шадрин А.Б. Использование поликлональных антител для изучения белков эпителиальных микрофиламентов *Sagitta* sp // Тезисы докл. студ. научн. конф. СПбГПИМА, 2005. СПб, СПбГПИМА. С. 28-29.

Кононский А.И. Гистохимия. Киев. «Вища школа», 1976.

Кусакин О.Г., Дроздов А.Л. Филема органического мира. Том I. Прологомены к построению филемы. СПб: Наука, 1994. 282 с.

Малахов В.В. Высшие уровни (до классов включительно) классификации царства ANIMALIA (Животные) // Система В.В. Малахова. М., МГУ, 2003. URL: BioDiv - Malakhov's Phyla & Classes www.zin.ru/BioDiv/classall.asp?Node=C10590&LATNAM (Дата обращения: 10.12.2011).

Мамкаев Ю.В. Очерки по морфологии бескишечных турбеллярий // Тр. Зоол. инст. АН СССР. Л., 1967. Т. 44. С. 26-108.

Мамкаев Ю.В., Маркосова Т.Г. Электронномикроскопическое исследование паренхимы представителей бескишечных турбеллярий // Эволюционная морфология беспозвоночных. Тр. Зоол. инст. АН СССР. Л., 1979. Т. 84. С. 7-12.

Маркосова Т.Г. Электронно-цитохимическое исследование эндоцитоза и внутриклеточного пищеварения в эпидермальных клетках *Convoluta convoluta* (Turbellaria, Acoela) // Морфология ресничных червей. Тр. Зоол. инст. АН СССР. Л., 1989. Т. 195. С. 26-35.

Машанский В.Ф., Боброва И.Ф., Дроздов А.Л., Рижмадзе Н.А. Консерватизм в ультраструктуре мембранных компонентов митохондрий // Структура и функции биологических мембран. М., 1975. С. 45-58.

Пирс Э. Гистохимия [пер. с англ.]. М.: Изд. иностр. лит., 1962. 962 с.

Попова Н.В. Ультраструктура нервной системы и органов чувств бескишечной турбеллярии *Convoluta convoluta* (Turbellaria, Acoela) // Автореф. дис. ...канд. биол. наук. Л., 1987. 18 с.

Пунин М.Ю. Гистологическая организация кишечных эпителиев приапулид, брахиопод, двустворчатых моллюсков и полихет. СПб: Наука, 1991. 232 с.

Пунин М.Ю. Кишечная регуляторная система беспозвоночных животных и ее предполагаемая эволюция у многоклеточных. Тр. Зоол. инст. РАН. СПб, 2001. Т. 290. 165 с.

Райкова О.И. Сравнительное исследование ультраструктуры бескишечных турбеллярий. Дисс. ...канд. биол. наук. Л., 1988.

- Райкова О.И.** Ультраструктура нервной системы и органов чувств бескишечных турбеллярий // Морфология ресничных червей. Тр. Зоол. инст. АН СССР. Л., 1989. Т. 195. С. 36-46.
- Райкова О.И.** О филогенетическом значении ультраструктурных признаков турбеллярий // Морфологические основы филогенетики плоских червей. Тр. Зоол. инст. АН СССР. Спб, 1991. Т. 241. С. 26-52.
- Райкова О.И.** Сравнительное исследование ультраструктуры покровов бескишечных турбеллярий // Цитология, 1992. Т. 34, № 1. С. 43-49.
- Райкова О.И.** (O.I. Raikova). Neuroanatomy of basal bilaterians (Xenoturbellida, Nemertodermatida, Acoela) and its phylogenetic implications. Department of Biology, Åbo Akademy University. Åbo, Finland, 2004. 86 p.
- Ромейс Б.** Микроскопическая техника. М.: Изд-во иностр. лит., 1953. 718 с.
- Самойлов В.О., Бигдай Е.В., Руденко Я.Н.** Механизмы хемосенсорной чувствительности самого тонкого анализатора химических агентов // Тезисы IV Международного конгресса "Слабые и сверхслабые поля и излучения в биологии и медицине", 2006. С. 76. www.biophys.ru/archive/congress2006/abs-p76.
- Серавин Л.Н.** Изменение резистентности морской турбеллярии *Convoluta borealis* Sabuss в условиях опреснения // Научн. докл. высш. шк., 1959. Сер. биол., № 2. С. 50-52.
- Сивинцев Ю.В., Высоцкий В.Л., Данилян В.А.** Радиоэкологические последствия радиационной аварии на атомной подводной лодке в бухте Чажма // Атомная энергия, 1994. Т. 76, вып. 2. С. 158-160.
- Сивинцев Ю.В., Вакуловский С.М., Васильев А.П., Высоцкий В.Л., Губин А.Т., Данилян В.А., Кобзев В.И., Крышев И.И., Лавковский С.А., Мазокин В.А., Никитин А.И., Петров О.И., Пологих Б.Г., Скорик Ю.И.** Техногенные радионуклиды в морях, омывающих Россию. Радиоэкологические последствия удаления радиоактивных отходов в арктические и дальневосточные моря // Белая книга – 2000. М.: изд. АТ, 2005. 720 с.
- Темерева Е.Н., Малахов В.В.** Форониды имеют эпителиально-мышечные клетки в кишечнике // Докл. Акад. наук, 2002. Т. 386, № 4. С. 570-573.
- Ушева Л. Н.** Гистоморфология и пролиферация клеток эпителия задней кишки у приморского гребешка // Биология моря, 1983. Т. 3. С. 17-24.
- Хлебович В.В.** О скорости гибели некоторых пресноводных и морских беспозвоночных в солоноватой воде различных концентраций // Докл. Акад. наук, 1960. Т. 135, № 3. С. 732-735.
- Хлебович В.В.** Критическая соленость биологических процессов. Л.: Наука, 1974. 120 с.
- Хлопин Н. Г.** Эволюция эпителиальных тканей и их взаимоотношения с внешней и внутренней средой // Арх. биол. наук, 1934. Т. 36, сер. «А», вып. 1. С. 65-94.
- Чернышев А.В.** Сравнительная морфология, систематика и филогения немертин. Дисс. ...докт. биол. наук. Владивосток, 2008. 366 с.
- Abou Alaiwi W.A., Lo S.T., Nauli S.M.** Primary cilia: highly sophisticated biological sensors // Sensors, 2009. V. 9, N 9. P. 7003-7020.
- Balsler E.J., Ruppert E.E.** Structure, ultrastructure, and function of the preoral heart-kidney in *Saccoglossus kowalevskii* (Hemichordata, Enteropneusta) including new data on the stomochord // Acta zool. (Stockh.), 1990. V. 71. P. 235-249.
- Barr F.A.** Cilia – the masterplan // J. Cell Science, 2008. V. 121, N 1. P. 5-6.
- Barrington E.J.W.** Observations on feeding and digestion in *Glossobalanus minutus* // Quart. J. Micr. Sci., 1940. V. 82, N 326. P. 227-260.
- Barrington E. J. W.** The biology of Hemichordates and Protochordates. San Francisco, Freeman a. Co., 1965. 176 P.
- Bedini C., Papi F.** Fine structure of the turbellarian epidermis // Biology of the Turbellaria. N.Y. a. o., Mc Graw Hill, 1974. P. 108-147.
- Benito J.** Estudio histológico y ultrastructural de la pared del cuerpo de *Glossobalanus minutus* (Kowalewsky) (Enteropneusta) // Bol. R. Soc. Española Hist. Nat. (Biol.), 1975a. V. 73. P. 207-228.
- Benito J.** Estudio histoquímico de la epidermis de *Glossobalanus minutus* (Kowalewsky). (Ptychoderidae, Enteropneusta, Hemichordata) // Bol. R. Soc. Española Hist. Nat. (Biol.), 1975b. V. 73. P. 229-235.
- Benito J., Fernández I., Pardos F.** Fine structure of the hepatic sacculations of *Glossobalanus minutus* (Enteropneusta, Hemichordata) // Acta Zool. (Stockh.), 1993. V. 74, N 2. P. 77-86.
- Benito J., Pardos F.** Hemichordata // Microscopic Anatomy of Invertebrates. New-York: Wiley-Liss, 1997. V. 15. P. 15-101.

- Bereiter-Hahn J.** Cephalochordata // Biology of the integument [Bereiter-Hahn J., Matoltsy A. G., Richards K. S. (eds)]. Berlin: Springer, 1984. V. 1. P. 817-824.
- Brazil L.** Notes sur l'intestine de la pectinaire (*Lagis koreni* Malmgren) // Arch. Zool. Exp. Gen., 1902. Ser. 3, N 10. P. 1-7.
- Bromham L.D., Degnan B.M.** Hemichordates and deuterostome evolution: robust molecular phylogenetic support for a hemichordate + echinoderm clade // Evol. Dev., 1999. V. 1, N 3. P. 166-71.
- Brunskill N.J.** Mechanisms of albumin uptake by proximal tubular cells // Am. J. Kidney Dis., 2001. V. 37, N 1, Suppl 2. P. 17-20.
- Bullock T. H.** The anatomical organization of the nervous system of Enteropneusta // Quart. J. Micr. Sci., 1945. V. 86. P. 55-111.
- Cameron C.B., Garey J.R., Swalla B.J.** Evolution of the chordate body plan: new insights from phylogenetic analyses of deuterostome phyla // Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 2000. V. 97, N. 9. P. 4469-4474.
- Cameron C.B., Mackie G.O., Powell J.F., Lescheid D.W., Sherwood N.M.** Gonadotropin-releasing hormone in mulberry cells of *Saccoglossus* and *Ptychodera* (Hemichordata, Enteropneusta) // Gen. Comp. Endocrinol., 1999. V. 114, N. 1. P. 2-10.
- Cavalier-Smith T.** Eukaryote Kingdoms: seven or nine? // Biosystems. 1981. V. 14. P. 461-484.
- Christensen E.I., Verroust P.J., Nielsen R.** Receptor-mediated endocytosis in renal proximal tubule // Pflugers Arch., 2009. V. 458, N 6. P. 1039-1048.
- Cifrian B., García-Corrales P., Martínez-Alos S.** Intracytoplasmic ciliary elements in epidermal cells of *Syndesmis echinorum* and *Paravortex cardii* (Platyhelminthes, Dalyellioida) // J. Morphol., 1992. V. 213. P. 147 - 157.
- Cook C.E., Jiménez E., Akam M., Saló E.** The Hox gene complement of acoel flatworms, a basal bilaterian clade // Evol. Dev., 2004. V. 6, N 3. P. 154-163.
- Dawe H. R., Farr H., Gull K.** Centriole/basal body morphogenesis and migration during ciliogenesis in animal cells // J. Cell Sci., 2007. V. 120. P. 7-15.
- Delage Y.** Études histologiques sur les Planaires Rhabdocoeles Acoeles (*Convoluta schulzii* [O. Schm.]) // Arch. Zool. exp. gén., 1886. Sér. 2. T. 4, N 1-2. P. 109-160.
- Dirksen E.R.** Centriole and basal body formation during ciliogenesis revisited // Biol. Cell, 1991. V. 72. P. 31-38.
- Doncaster L.** On the development of *Sagitta*, with notes on the anatomy of the adult // Quart. J. Microsc. Sci., 1902. V. 46. P. 1-267.
- Dorey A.E.** The organization and replacement of the epidermis in acoelous turbellarians // Quart. J. Micr. Sci., 1965. V. 106, pt. 2. P. 147-172.
- Duvert M., Bouligand Y., Salat C.** The liquid crystalline nature of the cytoskeleton in epidermal cells of the chaetognath *Sagitta setosa* // Tissue Cell, 1984. V. 16. P. 469-481.
- Duvert M., Gros D., Salat C.** The junctional complex in the intestine of *Sagitta setosa* (Chaetognatha): An ultrastructural study // J. Cell Sci., 1980a. V. 42. P. 227-246.
- Duvert M., Gros D., Salat C.** Ultrastructural studies of the junctional complex in the musculature of the arrowworm *Sagitta setosa* (Chaetognatha) // Tissue Cell, 1980b. V. 12. P. 723-738.
- Duvert M., Salat C.** Fine structure of muscle and other components of the trunk of *Sagitta setosa* (Chaetognatha) // Tissue Cell, 1979. V. 11. P. 217-230.
- Duvert M., Salat C.** Ultrastructural studies of the visceral muscles of chaetognaths // Acta Zool., 1995. V. 76. P. 75-87.
- Eakin R.M., Westfall J.A.** Fine structure of the eye of a Chaetognath // J. Cell Biol., 1964. V. 21, N 1. P. 115-132.
- Erber A., Riemer D., Bovenschulte M., Weber K.** Molecular Phylogeny of Metazoan Intermediate Filament Proteins // J. Mol. Evol., 1998. V. 47. P. 751-762.
- Fisher F. M., Gramer N. M.** New observations on the feeding mechanism in *Lineus ruber* (Rhynchocoela) // Biol. Bull., 1967. V. 133, N 2. P. 464.
- Fisher F. M., Oaks J. A.** Evidence for a nonintestinal nutritional mechanism in the rhynchocoelan, *Lineus ruber* // Biol. Bull., 1978. V. 154, N 2. P. 213-225.
- Franzén Á., Afzelius B.A.** The ciliated epidermis of *Xenoturbella bocki* (Platyhelminthes, Xenoturbellida) with some phylogenetic considerations // Zool. Scripta, 1987. V. 16. P. 9-17.
- Gibson R.** The nutrition of *Paranemertes peregrina* (Rhynchocoela: Hoplonemertea). II. Observations on the structure of the gut and proboscis, site and sequence of digestion, and food reserves // Biol. Bull., 1970. V. 139, N 1. P. 92-106.

- Gibson R.** Histochemical observations on the localization of some enzymes associated with digestion in four species of Brazilian nemerteans // *Biol. Bull.*, 1974. V. 147, N 2. P. 352-368.
- Gomori G.** Microscopic histochemistry. Chicago: Univ. Press, 1952. 273 p.
- Goniakowska-Witalińska L.** Development of the larval lung of *Salamandra salamandra* L // *Anat. Embryol.*, 1982. V. 164. P. 113-137.
- Gontcharoff M., Lechenault H.** Ultrastructure et Histochemie des Glandes sous Épidermiques chez *Lineus Ruber* et *Lineus Viridis* // *Histochimie*, 1966. Bd. 6, H. 4. S. 320-335.
- Haselton A.T., Yin C., Stoffolano J.G.** FMRamide-like immunoreactivity in the central nervous system and alimentary tract of the non-hematophagous blow fly, *Phormia regina*, and the hematophagous horse fly, *Tabanus nigrovittatus* // *J. Insect Science*, 2008. V. 8, Art. 65, 17pp., available online: insectscience.org/8.65.
- Hendelberg J.** The system of epidermal ciliary rootlets in Turbellaria // *Hydrobiologia*, 1981. V. 84, N 1. P. 240.
- Hendelberg J., Hedlund K.-O.** Electron microscope studies of the junctions between ciliary rootlets and the orientation of ciliar-axonemes in the epidermis of acoelous turbellarians // *J. Ultrastruct. Res.*, 1973. V. 44. P. 440.
- Hildebrandt F., Otto E.** Cilia and centrosomes: a unifying pathogenic concept for cystic kidney disease? // *Nature Reviews Genetics*, 2005. V. 6. P. 928-940.
- Jennings J. B.** Observations on the nutrition of the rhynchocoelan *Lineus ruber* (O. F. Müller) // *Biol. Bull.*, 1960. V. 119, N. 2. P. 189-196.
- Jennings J. B.** A histochemical study of digestion and digestive enzymes in the rhynchocoelan *Lineus ruber* // *Biol. Bull.*, 1962. V. 122, N. 1. P. 63-72.
- Jennings J. B., Gibson R.** Observations on the nutrition of seven species of rhynchocoelan worms // *Biol. Bull.*, 1969. V. 136, N. 3. P. 405-433.
- Junoy J., Montalvo S., Roldán C., Garsia-Corrales P.** Ultrastructural study of the bacillary, granular and mucoid proboscoidal gland cells of *Riseriellus occultus* (Nemertini, Heteronemertini) // *Acta Zool. (Stockholm)*, 2000. V. 81. P. 235-242.
- Knight-Jones E. W.** On the nervous system of *Saccoglossus cambrensis* (Enteropneusta) // *Philos. Trans. Roy. Soc. London*, 1952. Ser. B. V. 236, N 634. P. 315-354.
- Krause R.** Mikroskopische Anatomie der Wirbeltiere in Einzeldarstellungen. Berlin u. Leipzig: W. de Gruyter u. Co., 1923. Abt. 4.
- Latta H., Maunsbach A.B., Maden S.C.J.** Cilia in different segments of the rat nephron. // *J. Biophys. Biochem. Cytol.*, 1961. V. 11, N 1. P. 248-252.
- Luther A.** Studien über Acöle Turbellarian aus dem Finnischen Meeresbusen // *Acta Soc. Fauna Flora fenn.*, 1912. V. 36, N 5. S. 1-60.
- Macha N., Petersen J. A.** A histochemical study of epidermal mucous secretion in Enteropneusta (Hemichordata) // *Acta histochem.*, 1969. V. 32, N 2. P. 305-309.
- Mashansky V.F., Drozdov A.L.** The principle of conservatism at the level of cellular ultrastructures and the problem of the appearance of life on Earth // *Lectures in theoretical biology*. Tallinn, 1988. P. 113-120.
- Matus D.Q., Halanych K.M., Martindale M.Q.** The Hox gene complement of a pelagic chaetognath, *Flaccisagitta inflata* // *Integr. Comp. Biol.*, 2007. V. 47, N 6. P. 854-864.
- Montalvo S., Junoy J., Roldán C., García-Corrales P.** Ultrastructural study of sensory cells of the proboscoidal glandular epithelium of *Riseriellus occultus* (Nemertea, Heteronemertea) // *J. Morphology*, 1996. V. 229, issue 1. P. 83-96.
- Mwinyi A., Bailly X., Bourlat S.J., Jondelius U., Littlewood D.T. J., Podsiadlowski L.** The phylogenetic position of Acoela as revealed by the complete mitochondrial genome of *Symsagittifera roscoffensis* // *BMC Evol. Biology*, 2010. 10:309.
- Nørrevang A.** On the mucous secretion from the proboscis in *Harrimania kupfferi* (Enteropneusta) // *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, 1965. V. 118, Art. 24. P. 1052-1069.
- Novelli A.** La comportement fonctionnel des cellules dans les tissus démontré par une nouvelle méthode de coloration // *Bull. Micr. Appliquee*, 1954. Ser. 2, T. 4, N 7-8. P. 89-94.
- Norenburg J.L.** Structure of the nemertine integument with consideration of its ecological and phylogenetic significance // *Am. Zool.*, 1985. V. 25. P. 37-51.
- Oaks J.A.** Ultrastructure of *Lineus ruber* (Rhynchocoela) epidermis // *Tissue and Cell*, 1978. V. 10, N 2. P. 227-242.

- Oschman J.L.** Microtubules in the subepidermal glands of *Convoluta roscoffensis* (Acoela, Turbellaria) // Trans. Amer. Micr. Sci., 1967. V. 86, N 2. P. 159-162.
- Parry D.A.** Structure and function of the gut in *Spadella cephaloptera* and *Sagitta setosa* // J. Marin. Biol. Assoc. U. K., 1944. V. 26. P. 16-36.
- Pazour G.J., Witman G.B.** The vertebrate primary cilium is a sensory organell // Current Opinion in Cell Biology, 2003. V. 15. P. 105-110.
- Pedersen K.J.** Cytological and cytochemical observations on the mucous cells of *Convoluta convoluta* // XVI Intern Congr. Zool., Proceedings, 1963. Vol. 1. P. 82.
- Pedersen K.J.** Some morphological and histochemical aspects of nemertine connective tissue // Z. Zellforsch. Mikrosk. Anat., 1968. Bd. 90. S. 570-595.
- Reinecke M.** Immunohistochemical localization of polypeptide hormones in endocrine cells in the digestive tract of *Branchiostoma lanceolatum* // Cell Tissue Res., 1981. Vol. 210. P. 445-456.
- Reisinger E.** Nemertini. Schnurwürmer // Biol. d. Tiere Deutschlands, 1926. Lf. 17, Tl. 7. S. 1-24.
- Reisinger E.** Ultrastrukturforschung und Evolution // Physico-Medica. Würzburg, 1968. S. 1-50.
- Rieger M.** Morphology of the Turbellaria at the ultrastructural level // Hydrobiologia, 1981. V. 84. P. 213-229.
- Roe P., Crowe J.H., Crowe L.M., Wickham D.E.** Uptake of amino acids by juveniles of *Carcinonemertes errans* (nemertea). Comp. Biochem. Physiol., 1981. Part A: Physiology. V. 69, issue 3. P. 423-427.
- Ruiz-Trillo I., Riutort M., Littlewood D.T., Herniou E.A., Bagaña J.** Acoel flatworms: earliest extant bilaterian Metazoans, not members of Platyhelminthes // Science, 1999. V. 283, N 5409. P. 1919-1923.
- Ruppert E.E., Carle K.J.** Morphology of metazoan circulatory system // Zoomorphology, 1983. V. 103. P. 193-208.
- Satir P., Christensen S.T.** Overview of Structure and Function of Mammalian Cilia // Annu. Rev. Physiology, 2007. V. 69. P. 377-400.
- Sempere L.F., Martinez P., Cole C., Bagaña J., Peterson K.J.** Phylogenetic distribution of microRNAs supports the basal position of acoel flatworms and the polyphyly of Platyhelminthes // Evol. Dev., 2007. V. 9, N 5. P. 409-415.
- Sergeev A.F., Goryachev V.A., Soyfer V.N., Rubtsov N.P., Matveev V.I., Kotenko V.A., Gorin I.S., Makarov V.G.** The oceanography aspect of radiation situation in Chazma bay of Japan sea // CREAMS-2000. Proc. Intern. Symp. on Oceanography of the East Asian Marginal Seas. Vladivostok, 2000. P. 39.
- Shah A.S., Ben-Shahar Y., Moninger T.O., Kline J.N., Welsh M.J.** Motile Cilia of Human Airway Epithelia Are Chemosensory // Science, 2009. V. 325, N 5944. P. 1131-1134.
- Shinn G. L.** Chaetognatha // Microscopic Anatomy of Invertebrates. New-York: Wiley-Liss, 1997. V. 15. P. 103-220.
- Silén L.** On the nervous system of *Glossobalanus marginatus* Meek (Enteropneusta) // Acta Zool. (Stockh.), 1950. Årg. 31. P. 149-175.
- Sorokin S. P.** Reconstructions of centriole formation and ciliogenesis in mammalian lungs // J. Cell Sci., 1968. V. 3. P. 207-230.
- Stephens G. C., Schinske R. A.** Uptake of amino acids by marine invertebrates // Limnology and Oceanography, 1961. V. 6, N 2. P. 175-181.
- Telford M. J., Holland P. W. H.** The Phylogenetic Affinities of the Chaetognaths: A Molecular Analysis // Mol. Biol. Evol., 1993. V. 10, N 3. P. 660 – 676.
- Telford M.J., Lockyer A.E., Cartwright-Finch C., Littlewood D.T.** Combined large and small subunit ribosomal RNA phylogenies support a basal position of the acoelomorph flatworms // Proc. Biol. Sci., 2003. V. 270, N 1519. P. 1077-83.
- Turbeville J.M., Ruppert E.E.** Epidermal muscles and peristaltic burrowing in *Carinoma tremaphoros* (Nemertini): correlates of effective burrowing without segmentation // Zoomorphology, 1983. V. 103. P. 103-120.
- Turbeville J.M., Ruppert E.E.** Comparative ultrastucture and evolution of nemertines // Amer. Zool., 1985. V. 25. P. 53-71.
- Turbeville J.M., Schultz J.R., Raff R.A.** Deuterostome phylogeny and the sister group of the chordates: evidence from molecules and morphology // Mol. Biol. Evol., 1994. V. 11, N 4. P. 648-655.
- Tyler S.** Distinctive features of cilia in metazoans and their significance for systematics // Tissue Cell, 1979. V. 11, N 3. P. 385-400.

Tyler S. Epithelium – the primary building block for metazoan complexity // *Integr. Comp. Biol.*, 2003. V. 43. P. 55-63.

Verroust P.J., Kozyraki R. The roles of cubilin and megalin, two multiligand receptors, in proximal tubule function: Possible implication in the progression of renal disease // *Curr. Opin. Nephrol. Hypertens.*, 2001. V. 10. P. 33-38.

Welsch U. Hemichordata // *Biology of the Integument* [J. Bereiter-Hahn, A.G. Maltotsy and K.S. Richards (eds.)]. V. I. Invertebrates. Berlin: Springer, 1984. P. 790-799.

Welsch U., Dilly P.N. Elektronenmikroskopische Beobachtungen am Epithel des Verdauungstraktes der Hemichordaten. Ein Beitrag zur Evolution des Darmtraktes niederer deuterostomier (Hemi- und Protochordaten) und seiner nervösen und hormonalen Steuerung // *Zool. Jb. Anat. Jena*, 1980. Bd. 104, H. 1, N 5. S. 25-39.

Welsch U., Storch V. Fine structure of the coelomic epithelium of *Sagitta elegans* (Chaetognatha) // *Zoomorphology*, 1982. V. 100. P. 217-222.

Welsch U., Storch V. Fine structural and enzyme histochemical observations on the epidermis and the sensory cells of *Sagitta elegans* (Chaetognatha) // *Zoomorphology*, 1983a. V. 100. P. 217-222.

Welsch U., Storch V. Enzyme histochemical and electron microscopical observations on the digestive tract of *Sagitta elegans* // *Zool. Jb. Anat.*, 1983b. Bd. 109. S. 23 – 33.

Whitear M. The skin of fishes including Cyclostomes. 2. Epidermis // *Biology of the integument* [Bereiter-Hahn J., Matoltsy A. G., Richards K. S. (eds)]. Berlin: Springer, 1984. V. 2. P. 8-38.

Winchell C.J., Sullivan J., Cameron C.B., Swalla B.J., Mallatt J. Evaluating Hypotheses of Deuterostome Phylogeny and Chordate Evolution with New LSU and SSU Ribosomal DNA Data // *Mol. Biol. Evol.*, 2002. V. 19, No 5. P. 762–776.

Zaitseva O.V., Marcosova T.G., Smirnov R.V., Soboleva V.S. Investigation of cell composition of the intestinal nervous system in gastropods, nemertines and priapulids // *Proc. Zool. Inst. Russ. Acad. Sci.*, 2004. V. 300. P. 175-184.

Zoya C., Morigi M., Remuzzi G. Proteinuria and phenotypic change of proximal tubular cells // *J. Amer. Soc. Nephrol.*, 2003. V. 14. P. S36-S41.