

*на правах рукописи*



**Водопьянов Степан Сергеевич**

**ЭПИДЕРМАЛЬНЫЕ ПАПИЛЛЫ ПОЛИХЕТ: СТРОЕНИЕ,  
ПРОИСХОЖДЕНИЕ, ВОЗМОЖНЫЕ ФУНКЦИИ**

03.02.04 – зоология

**АВТОРЕФЕРАТ**

диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Москва 2014

Работа выполнена на кафедре зоологии беспозвоночных биологического факультета Московского государственного университета имени М.В.Ломоносова

Научный руководитель: кандидат биологических наук

**Жадан Анна Эльмировна**

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор

**Слюсарев Георгий Сергеевич**

Санкт-Петербургский государственный университет

кандидат биологических наук

**Ржавский Александр Владимирович**

Институт проблем экологии и эволюции

им. А.Н. Северцова Российской академии наук

Ведущая организация: Институт океанологии РАН имени П.П. Ширшова

Защита диссертации состоится 21 апреля 2014 года в 17.00 на заседании диссертационного совета Д 501.001.20 при Московском государственном университете имени М.В.Ломоносова по адресу: 119991, Москва, Ленинские горы, МГУ, биологический факультет, ауд. М-1

Факс: 8(495)9394309; e-mail: ira-soldatova@mail.ru

С диссертацией и авторефератом можно ознакомиться в Фундаментальной библиотеке МГУ имени М.В.Ломоносова.

Автореферат разослан            марта 2014 года.

Ученый секретарь диссертационного совета

кандидат биологических наук



И.Б. Солдатова

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

### Актуальность исследования

Многощетинковые черви (*Polychaeta*) – большая группа первичноротых животных. Они имеют важное экологическое значение в бентосных сообществах Мирового Океана. Несмотря на продолжительную историю изучения группы, задача построить согласованную систему, которая бы отражала морфологическое разнообразие полихет и филогенетические взаимоотношения монофилетических таксонов внутри нее, остается актуальной.

Полихет на сегодня насчитывают порядка 80 семейств и 9000 видов (Rouse, Pleijel, 2001), возможно, еще столько же, если не больше, видов остаются неописанными. Они являются важным компонентом разнообразия морской жизни. Большинство научных работ по полихетам – это описание их разнообразия: описания новых таксонов, попытки систематизировать собранные данные. Кроме того, со второй половины XIX в. и до сих пор велись и ведутся детальные морфологические и анатомические исследования отдельных полихет. Но несмотря на это сравнительно-анатомических работ между далеко отстоящими друг от друга представителями полихет явно недостаточно. Еще меньше информации о том, как те или иные черты строения полихет «работают» в процессе жизни животных, по каким их свойствам они отбирались в процессе естественного отбора.

Одним из примеров модификации строения полихет являются различные преобразования эпидермиса. Он может быть гладким или морщинистым, полностью или на отдельных участках тела. Из эпидермального пласта могут формироваться папиллы различной формы и размеров. Такие эпидермальные папиллы описаны у различных семейств полихет, таких как *Flabelligeridae*, *Sphaerodoridae*, *Sternaspidae*, некоторые *Syllidae*, *Poeobiidae*, *Acrociiridae*, *Polynoidae*, *Opheliidae* (*Travisiinae*). Морщинистый эпидермис представлен, например, у *Arenicolidae*, *Scalibregmatidae*, *Capitellidae*. В рамках данной работы изучалась тонкая структура морщинистого эпидермиса *Scalibregma inflatum* Rathke, 1843 (*Scalibregmatidae*), эпидермальных папилл *Travisia forbesii* Johnston, 1840 и *Brada inhabilis* Rathke, 1843 (*Flabelligeridae*). Тонкое строение папилл у некоторых представителей *Travisia*, *Flabelligeridae* и *Sphaerodoridae* описано в литературе (см. например, Haswell, 1892; Borodin, 1929; Rudemann, 1911; Reimers, 1933 и др.), но упомянутые работы сделаны с помощью световой микроскопии и не позволяют детально сравнить их строение. Подробное описание эпидермальных образований позволит выдвигать гипотезы о возможных случаях гомологии и конвергенции, что может помочь в построении филогенетических деревьев, отражающих родство различных семейств полихет.

## **Цель и задачи исследования**

Цель работы состояла в том, чтобы выявить особенности строения и изучить процесс формирования эпидермальных папилл у некоторых полихет (на примере *Travisia forbesii*, *Scalibregma inflatum* (*Scalibregmatidae sensu lato*) и *Brada inhabilis* (*Flabelligeridae*). В рамках поставленной цели были определены следующие задачи:

1. Получить данные о тонком строении покровов *Travisia forbesii*, *Scalibregma inflatum* и *Brada inhabilis*.
2. Определить, имеются ли синапоморфии в строении эпидермиса *T. forbesii* и *S. inflatum*.
3. Предложить гипотезы о функциях видоизмененного эпидермиса (эпидермальных папилл и щитков) изучаемых полихет.
4. Построить морфологический ряд преобразований типичного однослойного эпидермального эпителия аннелид в сложные эпидермальные папиллы.

## **Научная новизна**

В ходе работы впервые получены подробные данные об ультраструктуре эпидермиса и железистых эпидермальных папилл *T. forbesii*, *S. inflatum* и *B. inhabilis*. Изучена ультраструктура эпикутикулы, кутикулы, поддерживающих и железистых эпидермальных клеток, элементов интраэпидермальной нервной системы, базальной пластинки и базального волокнистого внеклеточного матрикса *T. forbesii*, *S. inflatum* и *B. inhabilis*. Показано, что при формировании модифицированного эпидермиса не нарушается целостность эпидермального пласта клеток. Впервые показано, что ножка эпидермальной папиллы *T. forbesii* состоит из клетки-ножки, пучков аксонов нервных клеток и сердцевины, построенной из высокой складки базальной пластинки и базального внеклеточного матрикса, отмечено усложнение формы базальной пластинки. По результатам изучения ультраструктуры эпидермиса трех видов полихет построен гипотетический морфологический ряд преобразования типичного однослойного эпидермального пласта, в железистые щитки и в сложные железистые папиллы. Сравнение ультраструктуры эпидермальных железистых щитков *S. inflatum* и эпидермальных папилл *T. forbesii* показывает, что морщинистость (шероховатость) эпидермиса не является синапоморфией для представителей семейства *Scalibregmatidae sensu lato* (включая род *Travisia*).

**Теоретическое и практическое значение работы.** Материалы диссертации могут использоваться при обосновании гипотез о путях эволюции внутри полихет, о гомологиях и случаях конвергентного сходства. Новые сведения дополняют картину морфологического разнообразия полихет и могут быть использованы при преподавании на лекциях и практикуме по зоологии беспозвоночных в разделе о кольчатых червях.

**Апробация работы.** Результаты и выводы исследования представлены на четырех международных и двух всероссийских конференциях, а также на семинаре кафедры зоологии беспозвоночных биологического факультета МГУ. По теме диссертации опубликовано 6 научных работ: 1 – статья в рецензируемом журнале, 5 – материалов конференций.

**Структура и объем диссертации.** Диссертация изложена на 106 страницах машинописного текста и состоит из введения, 4 глав, выводов и списка литературы. Приложение включает 45 таблиц иллюстраций.

**Благодарности.** Автор благодарит научных руководителей Анну Эльмировну Жадан и Александра Борисовича Цетлина за терпение, ценные указания, помощь и внимательное отношение. Одногоруппников и одногоруппниц за теплую, по-настоящему дружескую атмосферу на протяжении всего обучения на кафедре. Всех сотрудников, руководство, аспирантов и преподавателей кафедры зоологии беспозвоночных, особенно, Галину Павловну Салькову и Наталью Михайловну Бисерову. За помощь в сборе материала благодарю Плющеву Марию Викторовну, Семенова Александра Александровича, Ворцепневу Елену Владимировну, Новикова Константина Николаевича, Соловьева Константина Алексеевича, Колбасова Григория Александровича. Семенова Александра Александровича благодарю отдельно за прекрасные макрофотографии живых червей. Салькову Галину Павловну, Ежову Ольгу Владимировну, Бисерову Наталью Михайловну, Пятаеву Софью Владимировну, Косевича Игоря Арнольдовича, Богомолу Екатерину Валерьевну, Доморацкого Константина Евгеньевича – за консультации по микротехнике и необходимые реактивы. Ивановскую Татьяну Николаевну за обеспечение хим. реактивами и расходными материалами. Сотрудников межкафедральной лаборатории электронной микроскопии Богданова Анатолия Георгиевича, операторов СЭМ Юлию и Алсу, Агалакову Нину Янкелевну, Косенко Яну Валерьевну за помощь в работе с электронными микроскопами и изготовление прекрасных ультратонких срезов. Отдельное спасибо сотруднику ИБВВ им. Папанина (г. Борок) Сергею Ивановичу Метелеву.

Большое спасибо учителям, наставникам и друзьям: Евгению Анатольевичу Дунаеву, Виктору Евгеньевичу Хрисанфову, Андрею Андреевичу Прокудину, Эдуарду Владимировичу Бубунцу, Григорию Георгиевичу Ахманову, Валентине Петровне Керштейн, Дмитрию Николаевичу Степанову и еще очень многим.

## **СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ**

**Введение.** Во введении обоснована актуальность темы, поставлены цели и задачи исследования.

**Обзор литературы.** В данном разделе приводятся сведения о подходах к изучению разнообразия полихет, рассказывается о группах полихет, у которых

описаны видоизменения эпидермиса в виде эпидермальных папилл. Такие папиллы встречаются в самых различных семействах, некоторые из которых могут считаться родственными, некоторые, напротив, далеко отстоят друг от друга на филогенетическом древе: Syllidae (San-Martin, 2005), Sphaerodoridae (Fauchald, 1974, Rudeman, 1911, Reimers, 1933), Polynoidae (Imajima, 2006), Sigalionidae (Pettibone, 1997), Sternaspidae (Reitsch, 1882), Pilargidae (Salazar-Vallejo, Harris, 2007), Acrocirridae (Laubier, 1974), Flabelligeridae (Borodin, 1929), Fauveliopsidae и др.. Приводятся литературные сведения об ультраструктуре эпидермиса различных аннелид (см. Richards, 1978; Storch, 1988; Gardiner, 1992). Отдельно рассматриваются эпикутикула, кутикула, поддерживающие эпидермальные клетки, железистые клетки и их секреты, базальная пластинка, межклеточные контакты. Особый случай строения эпидермиса, сложенного из эпидермальных папилл описан у *Travisia* (McIntosh, 1885, Du Reau, 1908), но работы, выполненные с помощью методов гистологии и световой микроскопии, не согласуются с имеющимся в литературе описанием ультраструктуры «уникального, стратифицированного» эпидермиса этой полихеты (Storch, 1988). Результаты работ по молекулярной филогенетики (Bleidorn et al., 2003; Paul et al., 2010) свидетельствуют о переносе рода *Travisia* из семейства Opheliidae в семейство Scalibregmatidae, из морфологических черт модифицированный морщинистый эпидермис рассматривают как возможную синапоморфию *Travisia* и Scalibregmatidae, но имеющиеся в литературе данные о тонком строении покровов этих полихет не позволяют судить об этой синапоморфии.

**Материалы и методы.** Материал. Материалом для исследования послужили особи *T. forbesii* (12 экз.), *S. inflatum* (7 экз.) и *B. inhabilis* (5 экз.), собранные легким водолазным методом, с помощью траления и на литорали Белого моря в окрестностях ББС МГУ.

Световая микроскопия. Для гистологических исследований материал был зафиксирован жидкостью Буэна по стандартной гистологической методике и окрашен гематоксилином по Караччи.

Трансмиссионная электронная микроскопия. Фрагменты червей фиксировали в 2,5% глутаровом альдегиде с 0,3% формалина на 0,01М фосфатном буфере. После отмывки шла постфиксация в 1% OsO<sub>4</sub> и проводки объектов по восходящей концентрации спиртов и ацетона следовала заливка в смолу Епон. Полученные с блоков ультратонкие срезы были отконтрастированы уранил-ацетатом, покрашены цитратом свинца и изучены на ТЭМ JEM 100В и JEM 1011.

Сканирующая электронная микроскопия. Экземпляры после фиксации жидкостью Буэна были проведены по восходящей концентрации спиртов до ацетона, высушены в жидком СО<sub>2</sub> методом критической точки, размещены на

предметные столики и после напыления платино-палладиевым сплавом изучены на СЭМ Camscan S2 и JSM-6380LA.

Конфокальная микроскопия. Материал по *T. forbesii* был подготовлен по методики Отта (Ott, 2008): зафиксирован в ZnFA, покрашен первичными антителами на серотонин, вторичными антителами с флуоресцентной меткой и изучен на конфокальном микроскопе Nikon A1.

Чиста туники *B. inhabilis* от песка: 1-й вариант. После фиксации глутаровым альдегидом и отмывки в буфере червей помещали в смесь 70% этанола с 5% уксусной кислотой в соотношении 1:1 (Salazar-Vallejo et. al, 2008) и механическое удаление туники, при этом папиллы часто отрываются вместе с туникой. После чистки червей дофискировали тетраоксидом осмия и после соответствующей проводки заключали в смолу. 2-ой вариант – после фиксации глутаровым альдегидом и тетраоксидом осмия и перед заливкой в смолу образцы помещали в смесь 25% плавиковой кислоты (HF) на H<sub>2</sub>O<sub>дист.</sub> и 70% этанола в соотношении 1:1 на 1 сутки. Второй способ представляется предпочтительным, потому что позволяет сохранить и клеящее вещество туники, и кутикулу, и эпидермальные папиллы.

## **Результаты**

*Travisia forbesii* Johnston, 1840. Изученные особи достигают 5 см в длину, имеют вальковатое тело с острым коническим простомиумом и узким цилиндрическим пигидием. При разборе проб среди песка, ила и остатков растительности экземпляры *T. forbesii* обычно встречаются заключенные в чехлик из песчинок, скрепленных прозрачной слизью. Задние сегменты не цилиндрические, а имеют форму усеченного конуса (равнобедренной трапеции) – последующий сегмент «вставлен» более узким передним концом в расширенный задний конец сегмента, расположенного перед ним, ближе к простомиуму. Пигидий цилиндрический, усиков не несет, разделен на несколько лопастей продольными бороздами.

Поверхность тела червя неровная, шершавая, сложена из бугорков, которые тесно прижаты друг к другу, как булыжники на мостовой (Рис. 1 А). Каждый такой бугорок в дальнейшем описании мы будем называть «эпидермальной папиллой». У изученных экземпляров папиллы имеют размер 30 – 50 мкм в диаметре. Папиллы несут округлые поры. Порой из поры тянется тонкий тяж вещества. Эти тяжи образуют сложную ячеистую сеть. Среди тонких волокон встречаются крупные капли секрета.

**Тонкое строение эпидермальных папилл *T. forbesii*.** Под поверхностью тонкого слоя внешней кутикулы лежат (1) сферические группы клеток – эпидермальные папиллы, глубже них лежит (2) мощный слой кутикулы («внутренний слой кутикулы», «внутренняя кутикула»), еще ниже – пласт эпидермальных клеток на базальной пластинке, ограничивающей эпидермис от мус-

кулатуры стенки тела (Рис. 2). Каждая папилла соединена с ниже лежащим эпидермальным пластом ножкой, которая проходит сквозь толстую внутреннюю кутикулу. Эпидермальные папиллы сложены из поддерживающих и железистых клеток, между ними расположены обширные электронно-прозрачные области с обрывками мембран и сгустками цитоплазмы. Боковые и нижнюю стенки папиллы образуют уплощенные дистальные отростки поддерживающих клеток. Такие пограничные клетки лежат словно 1-2 слоя листьев кочана капусты. Остальные поддерживающие клетки имеют сложную форму с большим количеством отростков. Своими боковыми отростками они окружают железистые клетки и переплетаются между собой.

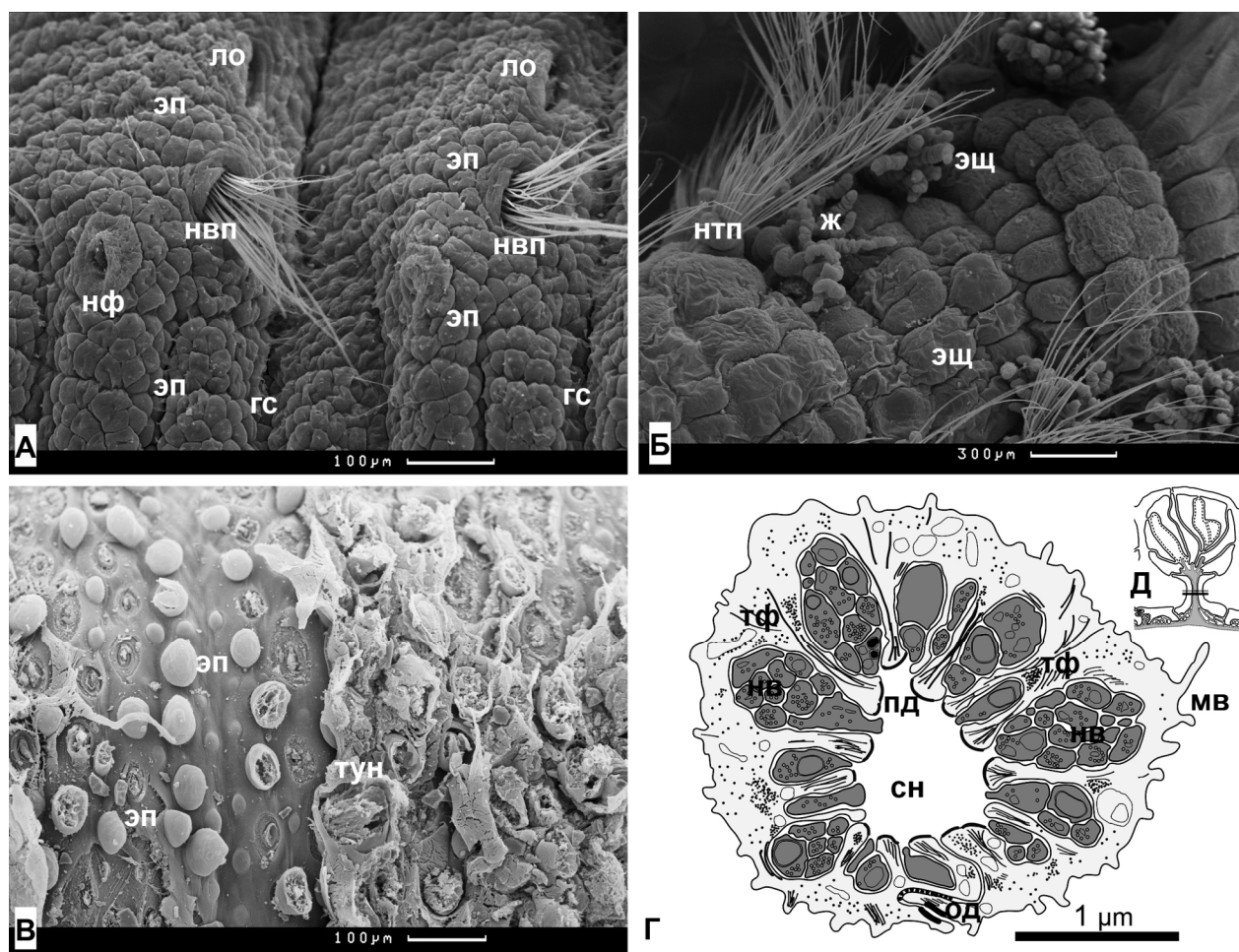


Рис. 1. А – В – СЭМ. А – поверхность эпидермиса *T. forbesii*, сложенная из эпидермальных папилл; Б – поверхность эпидермиса *S. inflatum*, состоящая из эпидермальных щитков; В – поверхность эпидермиса *B. inhabilis*, покрытая туникой, в которую погружены эпидермальные папиллы. Г – ножка эпидермальной папиллы *T. forbesii* на поперечном срезе; Д – схема папиллы *T. forbesii*, двойная линия указывает место среза, показанного на рисунке Г. (гс – граница сегментов; ж – жабры; ло – латеральный орган; мв - микровилли; нв - нервные клетки; нвп – щетинки невроподии; нТП – щетинки нотоподии; нф – нефропор; од – опоясывающая десмосома; пд – полудесмосомы; сн – сердцевина ножки папиллы; тун – туника; тф-тонофиламенты; эп – эпидермальные папиллы, эщ – эпидермальные щитки.)



**Железистые клетки** вытянутые с узким апикальным протоком, по форме некоторые из них напоминают бутылку. В железистых клетках мощно развит синтетический аппарат – аппарат Гольджи и грЭПР. Чаще остальных встречаются железистые клетки, заполненные плотно упакованными округлыми электронно-плотным каплями секрета. Попадают также железистые клетки, заполненные концентрическими структурами. Тяжи вещества в этих «клубках» расположены по концентрическим окружностям, которые соединены перемычками. Попадают клубки разной степени сжатия, встречаются словно бы расплывшиеся и распустившиеся клубки и капли секрета с исчерченностью, напоминающей тяжи вещества в клубках. Железистые клетки соединены поддерживающими клетками эпидермальной папиллы апикальными клеточными контактами. В базальной части папиллы между отростками клеток заметны тонкие электронно-плотные отростки базальной пластинки, к ним от отростков клеток, расположенных непосредственно рядом, тянутся тонофиламенты, которые крепятся к базальной пластинке через полудесмосомы.

**Ножка эпидермальной папиллы *T. forbesii*.** Внутреннюю кутикулу пронизывают ножки эпидермальных папилл. Каждая ножка имеет сложную структуру (Рис. 1 Г, Д). Можно выделить три компонента ножки: 1) клетка ножки, 2) пучки тонких отростков других клеток (аксоны нейронов) и 3) сердцевина ножки из базальной пластинки и внеклеточного матрикса. Клетка ножки имеет форму полого цилиндра, она окружает сердцевину ножки и пучки «аксонов». Клеточным контактом – опоясывающей десмосомой – клетка ножки соединяется и с ниже лежащими эпидермальными клетками, и с клетками, образующими нижнюю стенку папиллы. Сторона клетки, обращенная к сердцевине ножки, имеет многочисленные выросты-гребни, которые отделяют друг от друга пучки аксонов. Значительную часть цитоплазмы клетки-ножки занимают мощные пучки элементов цитоскелета (предположительно, это промежуточные (тоно-)филаменты). Они лежат вдоль и поперек клетки, проходят в гребнях на «внутренней» стороне клетки и через хорошо выраженные полудесмосомы крепятся к базальной пластинке сердцевины ножки. Между гребнями клетки-ножки лежат пучки тонких отростков других клеток (около 250 нм в диаметре), это аксоны нейронов интрезпидермального нервного плексуса. После окраски стенки тела на серотонин и исследовании на лазерном конфокальном микроскопе мы обнаружили, что от окрашенного антителами интразпидермального нервного плексуса под каждой папиллой (примерно по ее центру) отходят пучки нервов. Сердцевина ножки состоит из мощных волокон базальной пластинки эпидермиса. Она непосредственно отходит от базальной пластинки эпидермального пласта, идет перпендикулярно поверхности червя, а в основании шарообразной части папиллы, где та соединяется с ножкой, базальная пластинка дает треугольное (коническое) расширение неправильной формы с несколькими отро-

стками, направленными в разные стороны внутрь папиллы, как опорные лучи, (таких лучей около 7). И к этому расширению, и к сердцевине ножки через полудесмосомы крепятся мощные пучки тонофиламентов опорных эпидермальных клеток.

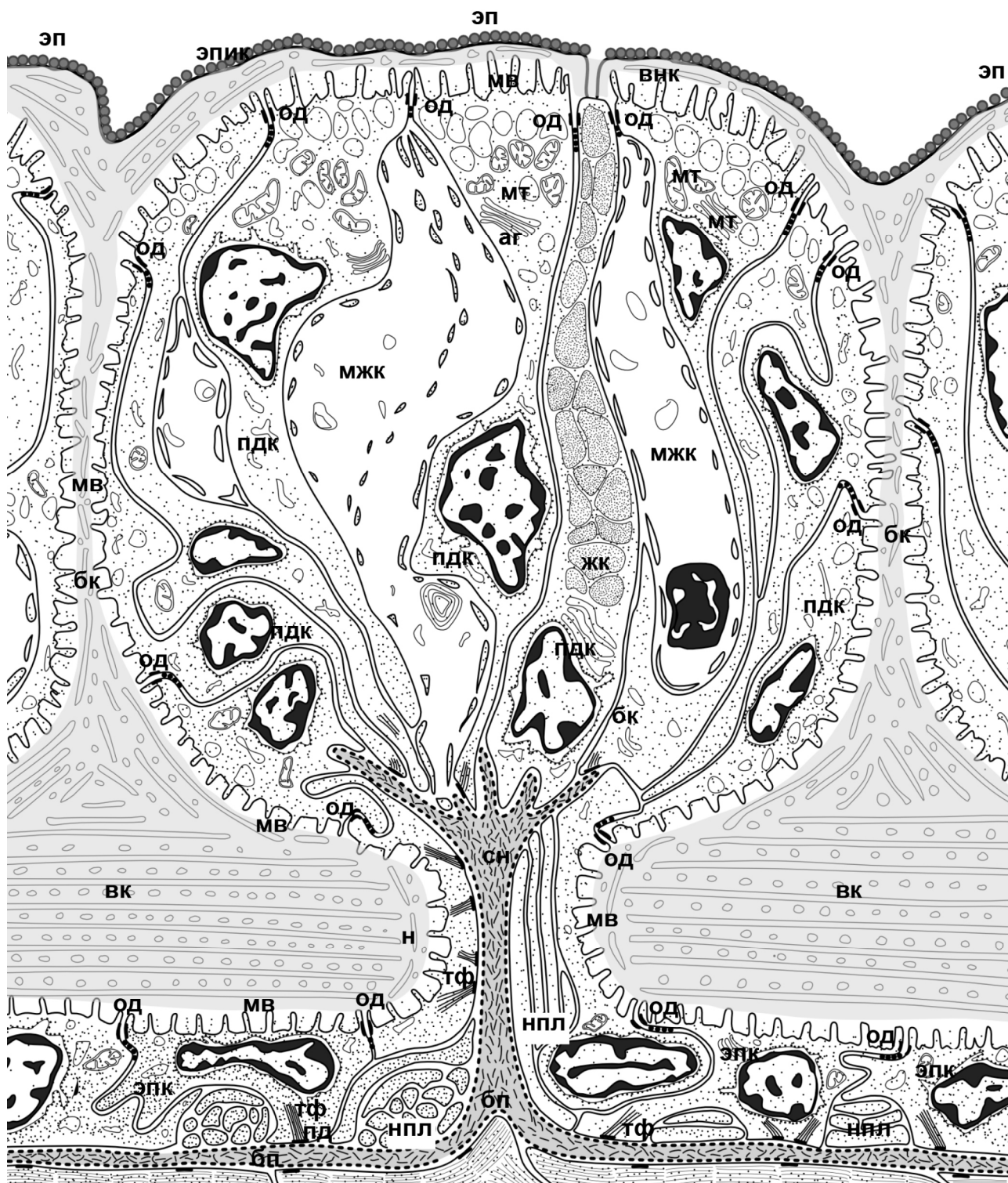


Рис. 2. Схема строения эпидермальной папиллы *T. forbesii*. (аг – аппарат Гольджи; бк – боковая кутикула; бп – базальная пластинка; вк – внутренняя кутикула; внк – внешняя кутикула; жк – железистые клетки; кут – кутикула; мв – микровилли; мжк – межклеточные пространства, мертвые железистые клетки; мт – митохондрии; н – ножка папиллы; нпл – интраэпидермальный нервный плексус; од – опоясывающая десмосома; пд – полудесмосомы; пдк – подживающие клетки; сн – сердцевина ножки папиллы. ; тф – тонофи-

ламенты; **эп** – эпидермальная папилла; **эпик** – эпикутикула; **эпк** – эпидермальные клетки; **я** – ядра эпидермальных клеток)

Между внутренней кутикулой и базальной пластинкой эпидермиса лежат эпидермальные клетки и элементы интраэпидермального нервного плексуса. Эпидермальные клетки имеют неправильную форму, в целом вытянутую в ширину, несут большое количество боковых отростков, которыми переплетаются между собой и с элементами нервной системы. Апикальная поверхность эпидермальных клеток несет большое число пальцевидных микровилл. Ниже микровилл клетки окружены и соединены между собой опоясывающей десмосомой. Клетки часто дают базальные отростки, окружающие пучки нервных клеток и тянущиеся к базальной пластинке, эти отростки содержат пучки тонофиламентов, которые через полудесмосомы крепятся к базальной пластинке. Элементы интраэпидермального нервного плексуса собраны в пучки, расположенные в базальной части эпидермального пласта.

От мускулатуры стенки тела эпидермис *Travisia* отделен мощной базальной пластинкой, она достигает в толщину 300-500 нм, волокна тонкие, поперечно исчерченные, переплетаются между собой, направлены параллельно поверхности тела. Периферия базальной пластинки более плотная – имеются две плотные пластинки (одна обращена к эпидермису, вторая – к мускулатуре). С помощью полудесмосом к верхней крепятся клетки эпидермиса, к нижней – мышечные клетки. Светлая пластинка (*lamina lucida*) отчетливо не выявляется. Плотная пластинка (*lamina densa*) достигает порядка 50 нм в толщину. Более рыхлый волокнистый слой мы относим к ретикулярной пластинке (*lamina reticulosa*), она развита мощно и составляет основную толщину базальной пластинки. Обобщенная схема строения эпидермальной папиллы эпидермального пласта под внутренней кутикулой представлена на Рис. 2.

Эпидермис пигидия образует продольные складки, они сложены поддерживающими и небольшим числом железистых клеток, эпидермальные папиллы не сформированы, мощный слой кутикулы также не развивается.

Задние сегменты червя (относительно недавно сформировавшиеся) несут боковые лопасти, которые нависают на соседний сегмент. Эпидермис сегмента, закрытый лопастью другого, не несет сформированных эпидермальных папилл. Эпидермальные клетки столбчатые, широкие, цитоплазма электронно-прозрачная, с округлыми митохондриями, цистернами грЭПР. Пучки тонофиламентов развиты слабо. Железистые клетки не найдены. Элементы интраэпидермального нервного плексуса также присутствуют, небольшие пучки аксонов лежат в базальной части эпидермального пласта, порой рядом с немногочисленными складками базальной пластинки. Базальная пластинка ровная, выростов в сторону мускулатуры не образует, редкие невысокие гребни направлены в сторону эпидермальных клеток.

*Scalibregma inflatum* Rathke, 1843. Живые особи окружены не сплошной прозрачной тонкой слизистой оболочкой. У *S. inflatum* хорошо выражено деление тела на передний расширенный и задний «хвостовой». Покровы сложены из правильных поперечных рядов округло-квадратных щитков; каждый сегмент тела состоит из 3-4 рядов, они образуют кольца вторичной кольчатости (Рис. 1 Б). На сегментах в средней части тела эпидермальные щитки немного увеличены около мест выхода пучков параподиальных щетинок. Размеры щитков отличаются на различных участках тела и в зависимости от степени растяжения-сжатия этого участка. Приблизительные средние размеры – около  $80 \times 40$  мкм и  $60 \times 60$  мкм, максимальные – до  $230 \times 100$  мкм. Щитки часто разделены глубокими промежутками, их боковые стенки не соприкасаются. На поверхности эпидермиса различимы многочисленные поры железистых клеток.

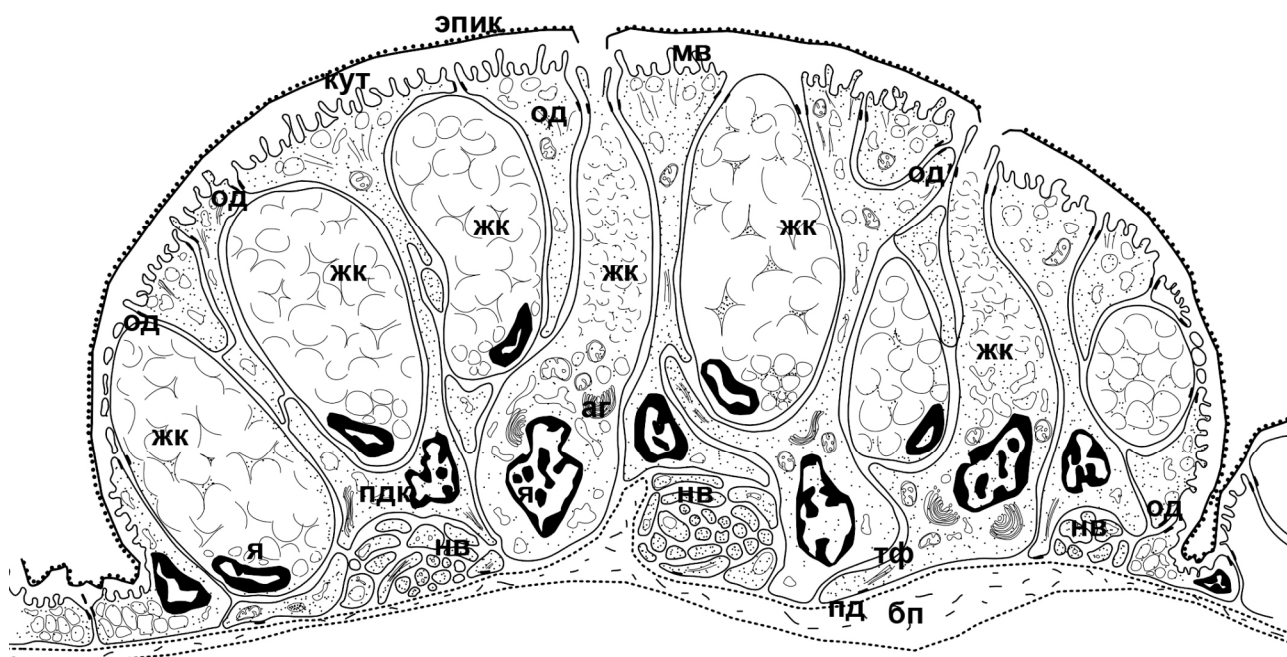


Рис. 3. Схема тонкого строения эпидермального щитка *S. inflatum* (бп – базальная пластинка; жк – железистые клетки; кут – кутикула; мв – микровилли; нв – нервные клетки; од – опоясывающая десмосома; пд – полудесмосомы; пдк – поддеживающие клетки; тф – тонофиламенты; эпик – эпикутикула; я – ядра эпидермальных клеток.

Кутикула тонкая (около 1 мкм толщиной), гомогенная, волокна коллагена не выявляются. Эпидермис *Scalibregma* складывают поддерживающие и железистые клетки, они сгруппированы в железистые щитки (Рис. 3), в базальной части встречаются элементы интраэпидермального нервного прекуса. Поддерживающие клетки имеют неправильную форму, цитоплазма содержит митохондрии, грЭПР, вакуоли, пучки промежуточных филаментов. Отростки соседних эпидермальных клеток часто неплотно примыкают друг к другу, между ними остаются электронно-прозрачные зазоры межклеточного вещества. В толще эпидермальных щитков встречены различные железистые клетки. Большую часть эпидермиса складывают крупные и широкие железистые клетки.

Значительная часть их цитоплазмы занята тесно лежащими округлыми вакуолями с электронно-прозрачным содержимым, разделенными тонкими тяжами электронно-плотной цитоплазмы. В базальной части таких клеток лежат мелкие ядра и многочисленные вакуоли различного размера с разнородным содержимым. Встречены также узкие железистые клетки. Их секрет представлен округлыми гранулами средней и высокой электронной плотности, либо округлыми ажурными электронно-плотными «клубками» секрета, либо тонко волокнистым веществом средней электронной плотности, в котором встречаются более плотные перегородки. Поры таких узких железистых клеток окружены микровиллями. Базальная пластинка эпидермиса состоит из двух плотных пластинок, между которыми лежит электронно-прозрачный матрикс с очень редкими тонкими волокнами. Через полудесмосомы к базальной пластинке крепятся эпидермальные и мышечные клетки. Схема тонкого строения эпидермального щитка *S. inflatum* представлена на Рисунке 3.

*Brada inhabilis* (Rathke, 1843). Основное вещество туники не является продолжением кутикулы *B. inhabilis*, это две отдельные структуры. Между песчинками туники заметны эпидермальные папиллы, чтобы разглядеть их форму необходимо счистить песок. Эпидермальных папиллы либо низкие полушаровидные, либо вытянутые, цилиндрические или грушевидные на более узком или более широком основании-ножке и с суженным коротким кончиком. Среди крупных (порядка 100 мкм высотой) встречаются и более мелкие (30 мкм) папиллы (Рис. 1 В). Кутикула *Brada* сложена из слоев коллагеновых волокон, направленных параллельно поверхности эпидермиса, встречаются также перпендикулярные волокна, пронизывающие толщину кутикулы. Кутикула, покрывающая папиллы, отличается по толщине и по своей тонкой структуре от кутикулы, покрывающей эпидермис между папиллами. Кроме того, кутикула различных частей самой папиллы на ТЭМ выглядит по-разному. В кутикуле нижней части папиллы лежат довольно крупные волокна коллагена, идущие вдоль поверхности папиллы, и крупные сгустки аморфного электронно-плотного вещества вперемешку с микровиллями. Эпикутикула не очерчена тонким электронно-плотным слоем, рыхлая подложка эпикутикулы местами неплотно примыкает к кутикуле, на подложке довольно редко сидят округлые эпикутикулярные выросты (кончики микровиллей). В «переходной зоне» между нижней и верхней частями папиллы в кутикуле полностью исчезают крупные волокна коллагена, представлен лишь тонко волокнистый электронно-светлый матрикс, в котором лежат зернистые сгустки электронно-плотного вещества и проходят многочисленные ветвящиеся микровилли. Под подложкой эпикутикулы выявляется электронно-плотный слой, сама подложка сначала (чуть ниже по высоте папиллы) всё еще рыхлая, а ближе к вершине папиллы более плотная. Ее пронизывают микровилли, тянутся за пределы эпикутикулы и там ветвятся, их



Между тонкими боковыми отростками эпидермальных клеток остаются обширные округлые «каналы» – межклеточные пространства, заполненные электронно-прозрачным содержимым. Порой такие «каналы» содержат гранулы с гетерогенным электронно-плотным зернистым содержимым или овальные капли гомогенного электронно-плотного вещества.

Эпидермальные клетки соединены опоясывающей десмосомой и плотным септированным клеточным контактом. В базальной части клетки несут очень большое количество полудесмосом, которые имеют характерную дуговидную форму. К полудесмосомам по цитоплазме клеток подходят мощные пучки тонофиламентов. Порой клетки дают длинные и широкие базальные отростки, которые переплетаются друг с другом и уже сообща закрепляются в толще базальной пластинки. Базальная пластинка бороды развита хорошо, может достигать 2 мкм в толщину, в толщу базальной пластинки часто погружены небольшие пучки мышечных клеток и нервов. Структура базальной пластинки волокнистая: в электронно-светлом матриксе рыхло лежат тонкие переплетающиеся волокна. Вдоль базальной поверхности эпидермальных клеток, проходит плотная пластинка. Верхняя граница базальной пластинки не плоская, а разветвленными «шпильками» входит в толщу эпидермиса, проникая между многочисленными базальными отростками клеток.

Ножка папиллы бороды сложена из, по крайней мере, двух эпидермальных клеток. Они эс-образно завернуты вокруг сердцевины ножки, образованной базальной пластинкой. Вдоль сердцевины в базальной части клеток ножки (в их желобках) и непосредственно в толще сердцевины проходят тонкие отростки клеток, напоминающие аксоны нервов. Клетки ножки несут микровиллы и содержат тот же самый набор органоидов, что остальные эпидермальные клетки, в т.ч. пучки тонофиламентов, которые через полудесмосомы крепятся к сердцевине ножки. Клетки ножки соединены друг с другом апикальным контактом, опоясывающей десмосомой.

Эпидермальные папиллы *Brada* построены из поддерживающих и железистых эпидермальных клеток, железистые клетки не найдены вне папилл (Рис. 4). В основании папиллы сердцевина ножки образует крупное пирамидальное расширение и к базальной пластинке посредством тонофиламентов и полудесмосом прикрепляются клетки папиллы. Все клетки папиллы соединены с соседними клетками апикальными контактами. Между клетками с электронно-плотной цитоплазмой встречаются электронно-прозрачные области, они тоже разграничены мембранами, но эти мембраны часто оборваны и разрушаются. Очертания таких областей напоминают очертания железистых клеток. Железистые клетки с секреторными гранулами вытянуты вдоль продольной оси папиллы. Встречаются округлые секреторные гранулы двух типов: (1) средней и низ-

кой электронной плотности (более электронно-плотные гранулы мельче) и (2) электронно-непрозрачные капли секрета. Клетки несут длинные лентовидные стопки цистерн аппарата Гольджи, вытянутыми вдоль продольной оси папиллы. Встречаются и небольшие участки клеток с разветвленными цистернами грЭПР в базальной части папиллы. Поры железистых клеток не найдены.

В толще базальной пластинки бразды лежат крупные пучки тонких отростков, предположительно, нервных клеток. Они встречаются непосредственно под эпидермальными клетками, а также глубже, под мышечными клетками, лежащими в толще базальной пластинки.

### Обсуждение

Приведенные в настоящей работе сведения по ультраструктуре папилл *Travisia* хорошо согласуются с описанием Дю Ру (Du Reau, 1908) и с описанием папилл *T. kergulensis* (McIntosh, 1885). Кроме того, ранее высказывалось мнение, что ножка папиллы, содержит нервные волокна (Pruvot, 1885), вновь полученные данные подтверждают это предположение.

Шторх (Storch, 1988) не упомянул об эпидермальных папиллах *Travisia*, назвав эпидермис *T. forbesii* стратифицированным. Наше исследование показывает, что такое толкование ошибочно, клетки эпидермиса *Travisia* объединены в один единый слой, как обычно у полихет, но эпидермис сильно модифицирован и может быть назван псевдостратифицированным. Он сложен из двух частей: (1) железистых папилл, которые своими ножками связаны со (2) всеми остальными эпидермальными клетками. Как обычно клетки соединены апикальными клеточными контактами между собой и через полудесмосомы крепятся к базальной пластинке. Ножка папиллы – сильно видоизмененная эпидермальная клетка, но и она соединяется с соседними клетками через апикальные контакты и через полудесмосомы закреплена к сердцевине ножки из базальной пластинки. Мы полагаем, что срез, показанный на схеме у Шторха (Storch, 1988) прошел косо и не показывает всей толщины эпидермиса. И в нашей работе, и в предыдущей отмечены обширные электронно-прозрачные области между клетками, толстый слой коллагеновых волокон (внутренняя кутикула), пучки тонофиламентов в эпидермальных клетках. Также мы обнаружили плотно расположенные ограниченный мембраной везикулы в эпикуттикуле, о которых Шторх упомянул, как о возможных артефактах. Наш основной вклад в понимание ультраструктуры эпидермиса *Travisia* – это описание тонкого строения ножек папилл и того факта, что все клетки в составе эпидермальных папилл связаны клеточными контактами. Мы полагаем, что обширные электронно-прозрачные межклеточные пространства в эпидермальной папилле – это места отмерших железистых клеток, возможно, перед нами голокриновые железы, полностью разрушающиеся после выброса секрета. Также возможно, что вместе с желези-



стой клеткой отмирают и прилежащие к ней поддерживающие клетки, так как очертания электронно-прозрачных областей часто довольно широкие.

В кутикуле *Scalibregma* почти не выявляются волокна. Возникает вопрос, какие нагрузки такая кутикула может выдерживать, как противостоит истиранию, как защищает животное от инфекции. Мы полагаем, что слизь из эпидермальных желез покрывает тело *Scalibregma* поверх кутикулы дополнительной защитной пленкой, которая может постоянно возобновляться.

Наши данные хорошо согласуются с предыдущим описанием гистологии эпидермальных папилл *Brada* (Borodin, 1929). «Шейку» папиллы мы называем ножкой, в основании тела папиллы лежит воронка из базальной пластинки и внеклеточного матрикса. Сердцевину ножки папиллы Бородин описывает как кровеносный капилляр (Borodin, 1929). Стенка этого капилляра – базальная пластика, что соответствует морфологии кровеносных сосудов аннелид (Ruppert, Carle, 1983).

Мы полагаем, что эпидермальные папиллы формируются постепенно, так как на теле *Travisia* есть участки эпидермиса, где они не развиты. В первую очередь, это пигидий, эпидермис здесь образует узкие складки, которые сложены высокими поддерживающими клетками. Железистые клетки лежат между ними, но встречаются редко. Эпидермальные папиллы не образуются на участках эпидермиса, которые скрыты нависающим выростом соседнего сегмента. Возможно, железистые папиллы здесь не нужны, так как эти участки обращены в узкую щель пространства между соседними сегментами, выделяемый секрет здесь без надобности. Железистые клетки на этих участках эпидермиса вовсе не найдены. Можно предположить, что формирование папиллы начинается с обособления будущей клетки ножки, рядом с которой группируются железистые клетки. Клетка ножки должна быть прочно связана с базальной пластинкой, которая в месте роста папиллы сформирует сердцевину ножки с узкими отростками в толще папиллы. К тому же, отростки нервных клеток устремляются вдоль ножки внутрь папиллы. Мы полагаем, что нервы регулируют выброс секретов железистых клеток. Каждая папилла может гипотетически управляться независимо от соседних, ведь к каждой идут свои пучки аксонов.

**Функции эпидермальных папилл *Travisia*.** В папиллах вырабатывается большое количество, прежде всего, слизистого секрета. Он служит для скрепления песчинок, которые складывают вокруг червя защитный чехол. Возможно, он защищает нежную внешнюю кутикулу от трения об острые песчинки. Чехлик можно рассматривать, например, как защитную трубку, которую *Travisia* постоянно носит с собой. Секрет некоторых желез этой полихеты имеет резкий чесночный или сероводородный запах. Возможно, точечное управление через нервы, идущие по ножке каждой папиллы, обеспечивает выброс этого пахучего секрета именно в том месте, где он особенно необходим (например, если хищ-

ник нападает с какой-то одной стороны). Возможно, такой пахучий секрет может быть использован для коммуникации. В толще песка полагаться на зрение не приходится, глаз у *Travisia* нет, зато хорошо развиты латеральные (между ветвями параподий) и нухальные органы на простомииуме. Поэтому можно полагать, что *Travisia* ориентируется в пространстве по химическим сигналам, в том числе на пахучий секрет других особей.

Так как подавляющее большинство описанных видов и подвидов *Travisia* несут эпидермальные папиллы (Dauvin, Bellan, 1994; Kudenov, 1975), мы предлагаем считать их синапоморфией всех видов этого рода.

По более ранним описаниям гистологии покровов *Travisia* и по результатам нашей работы по ультраструктуре покровов *T. forbesii* и *S. inflatum* мы видим, что они сильно отличаются. У *Scalibregma* морщины-щитки-вздутия эпидермиса сложены железистыми клетками, промежутки между ними заняты низкими эпидермальными клетками. Железистые клетки в эпидермисе *Scalibregma* не собраны в сферические папиллы, никакого мощного слоя внутренней кутикулы не развивается. Напротив, кутикула *Scalibregma* тонкая, волокна в ней плохо различимы, а у *Travisia* кутикула мощная, с хорошо заметными слоями коллагеновых волокон. Отличается ультраструктура железистых клеток эпидермиса *Scalibregma* и *Travisia*. У *S. inflatum* не найдены отмирающие железистые клетки (голокриновые железы), после которых бы оставались обширные электронно-прозрачные области. Сильно отличается строение базальной пластинки. У *Travisia* она электронно-плотная, с большим количеством переплетающихся волокон, у *Scalibregma* – узкая, электронно-светлая, волокна внеклеточного матрикса редкие. Морщинистый облик эпидермиса *Scalibregma* и *Travisia* – это лишь поверхностное сходство, при детальном рассмотрении тонкой структуры эпидермиса этих полихет мы видим, что он устроен принципиально по-разному, и не может рассматриваться как синапоморфия для *Scalibregmatidae sensu lato*.

### **Конвергентное сходство в ультраструктуре папилл *Brada* и *Travisia***

Дю Ру (Du Reau, 1908) предположил, что тесное расположение эпидермальных папилл у *Travisia* в процессе эволюции могло образоваться как результат сближения отдельно стоящих папилл сферических папилл, как, например, у *B. inhabilis*. Мы можем согласиться с таким предположением. Бородин (Borodin, 1929) называет воронкообразное расширение в основании папиллы *Brada* кровеносным сосудом, капилляром, через которое идет питание железистых клеток папиллы. Таким образом, сердцевину ножки папиллы и *Brada*, и *Travisia* можно было бы назвать капилляром. По сути это пространство, ограниченное со всех сторон базальной пластинкой. Существует описание слепо замкнутых капилляров в вентральных железах другой полихеты – *Sabella penicillum* (Kryvi, 1972). Описано, что стенка этих капилляров состоит из со-

единительно-тканного слоя клеток «эндотелия». Эти листовидные клетки неплотно примыкают друг к другу и на внутренней, смотрящей в просвет сосуда, стороне несут булавовидные (на поперечном срезе) гребни. Гребни-ребра окружены так называемым «гомогенным слоем» – мы полагаем, что это базальная пластинка, так как он всегда отделяет внутреннюю полость сосуда от плазматической мембраны «эндотелиальных клеток». Кроме того, у *Sabella* «эндотелиальные клетки» содержат пучки филаментов цитоскелета, напоминающие миофиламенты (Kryvi, 1972), за счет чего, как предполагает автор, обеспечивается пульсация такого капилляра. И у *Travisia*, и у *Brada* клетки, слагающие ножку, имеют общие черты, с описанными «эндотелиальными» клетками *Sabella*. Клетки ножки несут продольные ребра-гребни, которые смотрят в просвет ножки – ее сердцевину, ограничены от нее хорошо заметной базальной пластинкой. Клетки содержат мощные пучки тонофиламентов, прикрепленные к базальной пластинке через полудесмосомы – возможно, сокращаясь, они подтягивают базальную пластинку, расширяя таким образом просвет «капилляра» и обеспечивая его пульсацию.

На филогенетических деревьях, предполагающих родственные связи различных семейств полихет, Flabelligeridae не сближаются ни с Scalibregmatidae, ни с Opheliidae (например, Bleidorn et al., 2003, Struck et al., 2007, Struck et al., 2011). Сходство тонкого строения папилл *Travisia* и *Brada*, скорее всего, конвергентное, это случай гомоплазии, а не гомологии.

Главное отличие в росте папилл у *Brada* и *Travisia* – в первом случае они отстоят друг от друга, не соприкасаются, а во втором – папиллы более многочисленны, тесно сближены и погружены в кутикулу. Мы не обнаружили папилл на теле *Travisia*, которые бы росли на отдалении от соседних. Мы полагаем, что у *Travisia* все папиллы формируются практически одновременно, они растут параллельно друг с другом, разброс в их размерах небольшой. Если и происходит появление новых папилл, то они, скорее всего, втискиваются между уже сформированными тесно лежащими папиллами или приходят на смену разрушенным. У *Brada* папиллы различного размера, одни из них только начинают расти, другие уже полностью сформированы, скорее всего, их формирование в разных точках начинается независимо.

Можно вслед за Ду Ру (Du Reau, 1908) предположить, что у предка *Travisia* без сформированного папиллярного эпидермиса сначала формировались отдельные папиллы, похожие на папиллы *Brada*, а затем, у более близкого к современным *Travisia* предка папилл стало очень много и все они начинали расти одновременно.

**Функции эпидермальных папилл.** Эпидермальные папиллы и щитки значительно увеличивают поверхность эпидермиса. В изученных случаях увеличивается железистая поверхность. Секрет желез служит для строительства

защитных образований, таких, как песчаный чехлик и туника, а также для выстилки стен норок.

Возможно, что через увеличенную эпидермальную поверхность может идти газообмен, но в изученных случаях имеются специализированные жабры. Через кутикулу и эпидермис полихет может происходить также всасывание растворенного органического вещества (РОВ) (Storch, 1988). Все изученные в работе виды имеют хорошо развитые глотки, кишечник *Travisia*, *Scalibregma* забиты песком и илом соответственно. Если питание изученных полихет и идет через поглощение РОВ, то это, скорее всего, лишь дополнительный, не основной тип питания.

Таким образом, наиболее вероятным эволюционным преимуществом видоизмененного эпидемиса у изученных видов является увеличение железистой поверхности. У *Travisia* она позволяет строить защитный чехол, у *Brada* – тунику.

Все изученные виды обитают в толще грунта и, как мы полагаем, активно роются в нем. Построенные с помощью секрета желез эпидермальных папилл туника и песчаный чехол *Brada* и *Travisia*, соответственно, увеличивают сцепление полихет с субстратом в его толще – например, позволяют полихете «не проваливаться», «не тонуть» в текучем осадке, сохранять вектор движения.

Об образе жизни других полихет с хорошо развитыми папиллами известно не так много. Syllidae, несущие папиллы (подсемейство Ehogoninae), часто встречаются на мягких грунтах (San-Martin, Aguado, 2009), возможно, они тоже ведут роющий образ жизни, к их папиллами часто приклеиваются частички осадка, но цельный чехол вокруг тела Syllidae не описан. Другие полихеты с папиллами – Sphaerodoridae – встречаются и на твердых субстратах, и в толще осадка, с помощью чувствительных папилл они ориентируются в пространстве, а функция железистых секретов их папилл не описана. Acrociiridae с эпидермальными папиллами (например, *Flabelligella*) обитают в илах, к их папиллами, так же как у Syllidae, часто приклеиваются частички осадка (Rouse, Pleijel, 2001), возможно, это тоже служит для механической защиты и для увеличения трения о субстрат. Pilargidae ведут роющий образ жизни и тоже несут сферические и грушевидные эпидермальные папиллы (Salazar-Vallejo, Harris, 2007), правда, они указаны в основном рядом с параподиями, напротив кишечных дивертикулов. Возможно, здесь папиллы связаны с процессом выброса экскретов, каких-либо веществ из кишечных дивертикулов (из них в кровь, далее в эпидермис и через папиллы во внешнюю среду).

Слизь в большом количестве образуется и без эпидермальных папилл, например, у Phyllodocidae (Rouse, Pleijel, 2001). Эти полихеты ведут, предположительно, эпибентосный образ жизни, активно ползая по поверхности осадка,

Есть предположение, что слизь Phyllodocidae служит в том числе и для защиты от хищников (Prezant, 1980): хищнику, скорее всего, трудно схватить полихету, покрытую скользким слизистым чехлом.

Существует множество других роющих полихет, например, Lumbrineridae, Nephtyidae, Orbiniidae, Opheliidae (Rouse, Pleijel, 2001), у которых не описаны модификации эпидермиса и приспособление к роющему образу жизни, скорее всего, обеспечивается какими-то другими структурами. Мы считаем, что наиболее вероятное предположение состоит в том, что секреторные эпидермальные папиллы связаны с роющим образом жизни и секрет желез играет защитную роль.

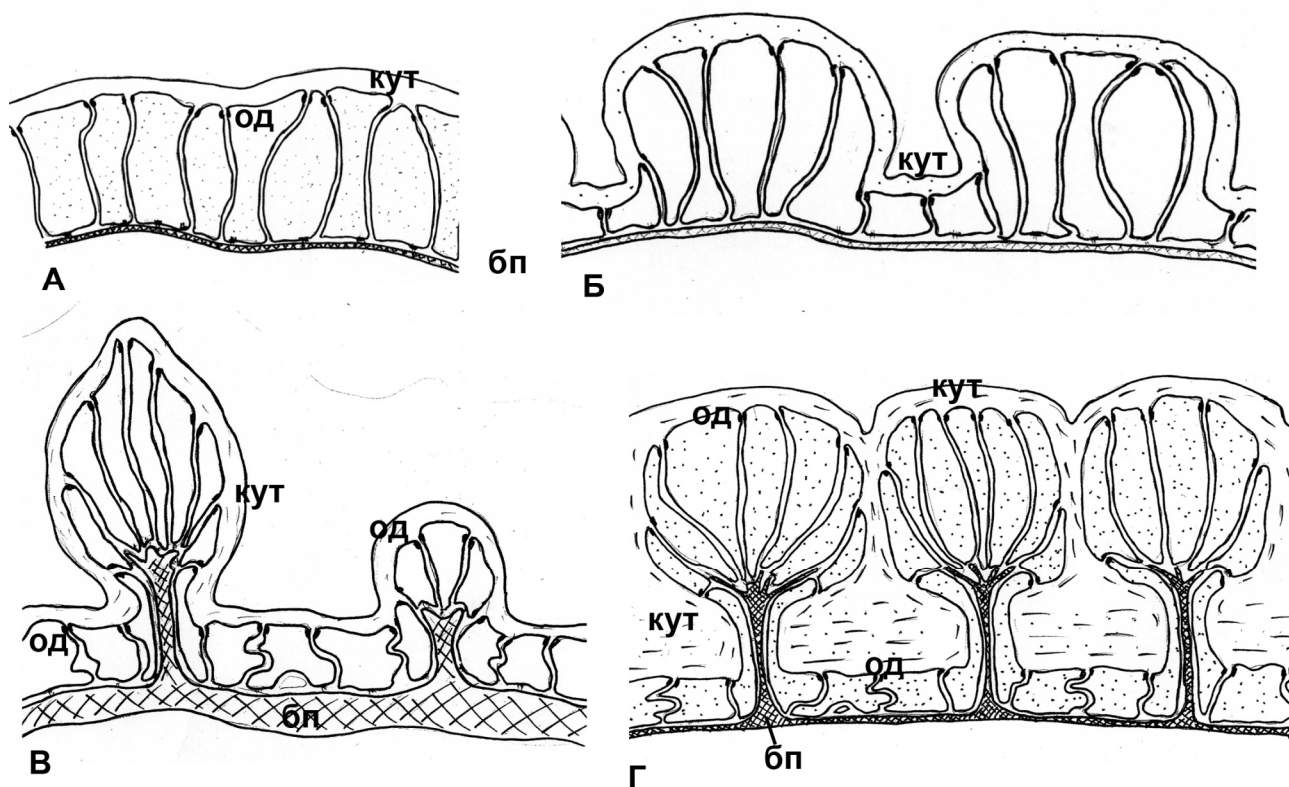


Рис. 5. Варианты модификации однорядного эпидермиса полихет. А – простой однорядный эпидермис. Б – формирование эпидермальных щитков за счет высоких железистых клеток. В – формирование эпидермальных папилл на ножке. Г – эпидермальные папиллы сближаются и погружаются в мощную кутикулу. (бп – базальная пластинка; од – опоясывающая десмосома; кут – кутикула.)

Мы предлагаем следующий морфологический ряд преобразований эпидермиса у изученных полихет (Рис. 5). Изначальном состоянии выберем простой однорядный эпидермальный пласт поддерживающих клеток. Клетки содержат ядра, цистерны грЭПР, митохондрии, редкие тонкие пучки элементов цитоскелета (Рис. 5 А). Следующий этап – формирование складок – как на пидгии *Travisia*. Высокие эпидермальные клетки образуют гребни, среди поддерживающие клеток уже встречаются и железистые. Другой вариант этого

этапа – гребни (продольные) разделяются поперечными желобками на щитки, которые резко ограничены друг от друга. Большая часть клеток, слагающих, такой щиток – это железистые клетки. Эпидермальные гребни имеются у *Arenicolidae* (Ashworth, 1902, 1910), *Capitellidae* (Eisig, 1882), они разделены поперечными бороздами, у *Scalibregma* (Рис. 5 Б). Другой вариант усложнения – группа железистых клеток отшнуровывается от поверхности, растет не в ширину, а в высоту, вытягиваясь в, например, грушевидную папиллу (Рис. 5 В). Папиллы растут на определенном расстоянии друг от друга, не соприкасаются. Они состоят из железистых и поддерживающих клеток. Ножка папиллы довольно широкая, растущая папилла «тянет» за собой базальную пластинку эпидермиса (или, наоборот, растущая складка базальной пластинки «выталкивает» клетки папиллы), так формируется сердцевина ножки. Такой процесс мы видим у *Brada*, возможно, сходным образом, папиллы растут у пиларгид (*Salazar-Valejo*, *Harris*, 2007). И тот вариант, который мы наблюдаем у *Travisia* (рис. 5 Г): папилл на ножке становится очень много, они уменьшаются, тесно сближаются, почти соприкасаются своими боковыми стенками, и оказываются погруженными в мощную, разросшуюся кутикулу, которая, возможно, стабилизирует их и защищает.

**Заключение.** Оригинальные данные, полученные в ходе работы, их анализ и сравнение с имеющимися в литературе, дополняют картину морфологического разнообразия полихет, дают повод для дальнейших исследований биологии *T. forbesii*, *B. inhabilis*, *S. inflatum* и других видов полихет с модифицированным эпидермисом. Железистые эпидермальные папиллы возникли в различных группах полихет независимо путем конвергентной эволюции. Предположительно они служат для сходной функции: в них образуется секрет для построения защитных образований у роющих полихет. Для филогенетических построений имеющейся информации о тонком строении папилл полихет пока недостаточно, требуется дополнительные исследования для представителей различных семейств полихет.

## ВЫВОДЫ

1. Эпидермис *T. forbesii* уникален среди описанных у полихет. Он сложен из тесно расположенных сферических папилл на ножке, погруженных в необычно толстую кутикулу.

2. Строение эпидермиса может рассматриваться как синапомрфия для всех видов рода *Travisia*.

3. Целостность эпидермального пласта *T. forbesii* сохраняется; все клетки соединены апикальными клеточными контактами между собой, а через полудесмосомы крепятся к базальной пластинке.

4. Регуляция работы желез *T. forbesii* происходит через отростки интра-эпидермальной нервной системы, заходящие в каждую эпидермальную папиллу через ее ножку. Возможным медиатором служит серотонин.

5. Эпидермис *S. inflatum* представляет собой незначительно модифицированный однослойный эпидермис полихет. Эпидермальные щитки *S. inflatum* образуются за счет высоких железистых клеток.

6. Структура эпидермиса *T. forbesii* сильно отличается от таковой у *S. inflatum* и не может рассматриваться как синапоморфия семейства Scalibregmatidae sensu lato.

7. У далеких в филогенетическом отношении *T. forbesii* и *B. inhabilis* обнаруживаются сходства в тонком строении эпидермальных папилл.

8. Наиболее вероятным эволюционным преимуществом развития эпидермальных папилл и щитков у полихет является значительное увеличение железистой поверхности.

9. Эпидермальные щитки у полихет возникают из нормального однослойного эпидермиса за счет группирования и увеличения высоты железистых клеток; а папиллы – путем выпячивания участка эпидермиса и его дальнейшей компартментации.

#### СПИСОК ПЕЧАТНЫХ РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Vodopyanov, S. The fine structure of epidermal papillae of *Travisia forbesii* (Annelida) / S. Vodopyanov, A. Tzetlin, A. Zhadan // Zoomorphology. — 2014. — V. 133. — Issue 1. — P.7—19.
2. Vodopyanov, S. Comparative Study of Epidermal Papillae in Polychaetes (Fam. Opheliidae, Flabelligeridae, Scalibregmatidae) / S. Vodopyanov, A. Zhadan // Programm and abstracts handbook of XI International Polychaete Conference, Australian Museum, Sydney, Australia. — 2013. — P.125
3. Водопьянов, С. Эпидермальные папиллы некоторых полихет (сем. Opheliidae, Scalibregmatidae и Flabelligeridae) – строение и предполагаемые функции / С. С. Водопьянов, А. Э. Жадан // Материалы школы для молодых специалистов и студентов к 105-летию со дня рождения академика А.В. Иванова Современные проблемы эволюционной морфологии животных, Санкт-Петербург. — 2011. — С.98—101.
4. Zhadan, A. The pseudostratified epidermis of *Travisia forbesii* (Johnston, 1840) (Annelida, Polychaeta) – an ultrastructural research / A. Zhadan, S. Vodopyanov // Program & Abstracts of 2nd International Congress on Invertebrate Morphology. — 2011. — P.155.
5. Водопьянов, С. Ультраструктура эпидермальных папилл *Travisia forbesii* (Annelida, Polychaeta) – новые данные для уточнения систематического поло-

жения рода // Материалы XVIII Международной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов-2011». Секция «Биология» — 2011. — С.114—115.

6. Vodopyanov, S The fine structure of epidermal papillae of *Travisia forbesii* (Johnston, 1840) (Polychaeta, Opheliidae) // Abstracts of 10th International Polychaete Conference, University of Salento, Lecce, Italy. Poster theme taxonomy — 2010. — P.34.