#### УДК 595.1

DOI 10.15853/2072-8212.2016.40.66-77

## МИКРОСКОПИЧЕСКАЯ АНАТОМИЯ НЕФРИДИЕВ *GOLFINGIA MARGARITACEA* (SARS, 1851) (SIPUNCULA, GOLFINGIIDAE) Т.Б. Морозов

Н. с., Камчатский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии 683000 Петропавловск-Камчатский, Набережная, 18 Тел., факс: (4152) 41-27-01, 42-59-58. E-mail: tmorozov@kamniro.ru

### SIPUNCULA, GOLFINGIA, НЕФРИДИИ, СИСТЕМАТИКА

В работе подробно описаны морфология и микроскопическая анатомия нефридиев сипункулиды *Golfingia margaritacea*. Показано разделение функциональных зон в нефридии. На основании строения нефридиев обсуждается положение рода *Golfingia* в системе типа Sipuncula.

# MICROSCOPIC ANATOMY OF THE NEPHRIDIA OF *GOLFINGIA MARGARITACEA* (SARS, 1851) (SIPUNCULA, GOLFINGIIDAE)

## T.B. Morozov

Reseacher, Kamchatka Research Institute of Fisheries and Oceanography 683000 Petropavlovsk-Kamchatsky, Naberedzhnaya, 18 Tel., fax: (4152) 41-27-01, 42-59-58. E-mail: tmorozov@kamniro.ru

#### SIPUNCULA, GOLFINGIA, NEPHRIDIA, TAXONOMY

It is demonstrated detailed morphology and microscopic anatomy of the sipunculan *Golfingia margaritacea* nephridia. Separate functional zones within the nephridium are shown. The structure revealed makes a ground to discuss changing current taxonomic status of the genera Golfingia in the type Sipuncula.

Сипункулиды — относительно небольшая группа исключительно морских целомических червей, насчитывающая, по некоторым данным, от 250 (Cutler, 1994) до 350 (Мурина, 1977; Murina, 1970) видов. Сипункулиды имеют всесветное распространение и ведут бентосный образ жизни, встречаясь в самых разнообразных биотопах. Размеры сипункулид варьируют от нескольких миллиметров (интерстициальные формы) до нескольких десятков сантиметров. В связи с крупными размерами, относительной доступностью и неприхотливостью содержания в аквариумах, в последние десятилетия сипункулиды становятся постоянным объектом биохимических и физиологических исследований.

Система сипункулид строится в основном на строении щупальцевой кроны и на внутренней морфологии. Как-то: количестве мышц – ретракторов интроверта (4–1), числе петель кишечной спирали, наличии или отсутствии веретеновидной и крыловидной мышц, количестве фиксирующих мышц кишечника, числе выделительных органов — нефридиев, их окраске, которая у разных представителей этой группы варьирует от темнокоричневой до светло-зеленой или полупрозрачной розоватой; форме нефридия, степени его приращения к стенке тела мезентериальными нитями и соотношению размеров с размерами туловища (Stephen, Edmonds, 1972; Мурина, 1977; Cutler, 1994; Gibbs, Cutler, 1987; Cutler, Murina, 1977; Cutler, 1980; Cutler, Cutler, Nishikawa, 1984; Cutler, Gibbs, 1985; Cutler E.B., Cutler N.J., 1987).

У разных видов сипункулид вышеперечисленные признаки сильно варьируют: например, по количеству нефридиев различных сипункулид может быть один (*Phascolion, Onchesoma*) или два (*Phascolosoma, Golfingia*), в зависимости от родовой принадлежности. Однако, как показывает практика, во многих случаях (особенно при определении коллекционных экземпляров) перечисленных признаков не достаточно, потому как большинство сипункулид при фиксации и вворачивает голову, и сжимается, деформируя все внутренние органы.

В связи с этим стоит ввести дополнительный признак — внутреннее строение нефридиальной трубки.

Цель настоящей работы: описать микроскопическую анатомию нефридиев *Golfingia margaritaсеа* и показать отличия их тонкого строения от выделительных органов других сипункулид.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для настоящей работы послужили систематические коллекции *Golfingia margaritacea* Института океанологии им. А.П. Ширшова РАН,

кафедры зоологии беспозвоночных МГУ им. М.В. Ломоносова и коллекции Зоологического института РАН, а также сборы из траловых уловов на шельфе Западной Камчатки (Охотское море) в 2010–2013 гг.

Коллекционные экземпляры определяли до видового уровня. После определения из животных вырезали нефридии и переносили для последующего хранения в 70%-й этиловый спирт.

Поверхность нефридиев изучали под бинокуляром, измеряли длину нефридия, после чего проводили вскрытие сократительного мешка, для установления линейных размеров замыкательного клапана («языка») и оценки соотношения длины нефридия и длины «языка».

После проведения описанных измерений участки сократительного мешка и эксреторной трубки проводили по стандартной гистологической батарее. Уплотняли материал в парапласте по классической гистологической методике (Роскин, Левинсон, 1957). Залитые объекты раскладывали на серии срезов толщиной 5–7 мкм на ротационном микротоме. Парафиновые срезы были приклеены на предметные стекла, депарафинированы по стандартной гистологической методике и окрашены квасцовым гематоксилином Караччи.

Срезы просматривали под микроскопом Polyvar в проходящем свете в режиме интерференции с применением системы линз Номарского.

Отдельные элементы сократительного мешка и экскреторной трубки нефридиев подготавливали для изучения на сканирующем электронном микроскопе (SEM). Для этого после очистки кусочки были обезвожены в спиртовой батарее и высушены в вакуумной установке HCP-1 методом критической точки. После сушки препараты приклеивали электронно-проводным клеем на металлические столики и напыляли платиновым составом. Просматривали столики на сканирующих электронных микроскопах Hitachi и Amrey в лаборатории электронной микроскопии МГУ.

В работе нами приняты следующие сокращения: *as* — анальный щиток; *cc* — целомоцит; *ce* голова; *cm* — кольцевая мускулатура стенки тела; cu — кутикула; *ec* — просвет нефридиальной экскреторной трубки; *em* — внеклеточный матрикс; *ep* — эпидермис; *es* — полость нефридиального экскреторного мешка; *er* — эритроциты; *gu* прямая кишка; *ho* — крючья; *in* — интроверт; *lm* — продольная мускулатура стенки тела; *mc* — мультицилиарный целомоцит; *mf* — мезентериальные нити; *ncm* — нефридиальная кольцевая мускулатура; *ne* — нефридий; *nep* — нефридиальный эпителий; *nh* — нефридиальная «губа»; *nl* нефридиальный «язык»; *nlm* — нефридиальная продольная мускулатура; *np* — нефропор; *ns* нефростом; *oe* — пищевод; *pr* — грушевидное выпячивание; *r* — резервуар грушевидного выпячивания; *rm* — ретрактор интроверта; *si* — спираль кишечника; *sm* — веретеновидная мышца; *te* — щупальца; *ts* — терминальный щиток; *vnc* вентральный нервный ствол; *wm* — крыловидная мышца.

#### Обзор литературы

Первые фрагментарные сведения о гистологических особенностях сипункулидных нефридиев появляются в конце XIX – начале XX столетий. С 1883 по 1907 гг. выходят работы Селенки с соавторами (Selenka, de Man, Bulow, 1883), Шипли (Shipley, 1890), Метальникова (Metalnikoff, 1900), Эрюбеля (Herubel, 1907), Селенского (Selensky, 1908), где, наряду с описанием общей морфологии червей, содержатся отдельные данные по форме и структуре нефридиев у разных видов сипункулид.

Первая и наиболее полная работа, посвященная микроскопической анатомии и гистологической реконструкции нефридия сипункулид на примере *Phascolion*, была опубликована в 1916 г. Л.А. Зенкевичем (Зенкевич, 1916). Автор приводит подробный гистологический рисунок-реконструкцию продольного (сагиттального) среза нефридия *Pascolion*; описывает строение мышечного плексуса и секреторного эпителия нефридия, ошибочно указывая на его синцитиальную природу. В работе подробно описываются некоторые типы внутриклеточных включений и секреторных гранул нефридиального эпителия; делаются предположения о возможных структурных изменениях тканей нефридия в сезон размножения.

Приводится предполагаемый механизм вывода половых продуктов из нефридия. Впервые озвучивается и аргументируется гипотеза о происхождении нефридия сипункулид из исходного выделительного органа, структурно сходного с нефромиксием *Arenicola marina* (Polychaeta). В связи с этим, особое внимание уделяется конфигурации и размерам замыкательного клапана нефридиев — «языка», который возникает в результате срастания стенок нефромиксия в месте перегиба основной трубки выделительного органа (Зенкевич, 1916). По нашему мнению, именно данный признак может быть наиболее продуктивно использован при построении эволюционного сравнительноморфологического ряда выделительных органов сипункулид. Эта первая фундаментальная работа по анатомии нефридия сохраняет свое значение и в настоящее время, а развитию идеи Л.А. Зенкевича о направлении эволюции нефридиев сипункулид и посвящена в значительной степени наша работа. В то время уже существовало несколько точек зрения на происхождение нефридия сипункулид и его закладку в эмбриогенезе. Гатчек (Hatchek, 1883) предполагал энтомезодермальную природу нефридиального зачатка, Жеру (Gerould, 1907) считал нефридий энтодермальным образованием. Зенкевич (Зенкевич, 1916, 1940) рассматривал этот орган как миксонефридий, возникающий из эктодермального выпячивания, сливающегося с мезодермальной тканью, из которой формируется ресничная воронка, открывающаяся в целом. В 1975 г. М. Райс (Rice, 1973) показала закладку сипункулидных нефридиев из пары мезодермальных зачатков.

В последние десятилетия ХХ в. интерес к строению нефридия сипункулид заметно возрос. Появляются первые работы с использованием электронно-микроскопических методов. В 1984 г. опубликована работа Мойя и Серрано (Moya, Serrano, 1984), где впервые описывается ультраструктура стенки нефридия Phascolosoma granulatum, выстланного с наружной стороны уплощенными целомическими клетками подоцитами. В 1987 г. Т. Серрано защитила диссертацию по гистохимии и гистофизиологии нефридия Ph. granulatum, в которой впервые выдвинуто предположение о возможности фильтрации не только через ресничную воронку, но и непосредственно через стенку нефридия. С 1988 г. выходит цикл статей об ультраструктурных особенностях нефридиальных эпителия и мускулатуры у Ph. granulatum (Serrano et al., 1989; Serrano et al., 1990; Serrano et al., 1993).

В 1993 г. вышла обобщающая статья по сипункулидам М.Е. Rice в составе многотомного издания «Microscope anatomy of invertebrates» (Rice, 1993). Автор делает попытку обобщить все имеющиеся на сегодня данные по ультраструктуре, и отчасти по микроскопической анатомии сипункулид. Внимания нефридию в этой статье уделяется очень мало. Автор ограничивается лишь схемой нефридия, приведенной в статье Т. Serrano и несколькими микрофотографиями того же автора.

В 2000-2002 гг. выпущен цикл статей (Адрианов и др., 2000; Адрианов и др., 2001; Адрианов и др., 2002; Морозов, Адрианов, 2002), где на основе данных микроскопической анатомии и ультраструктуры приводятся полные реконструкции нефридиев Phascolosoma agassizii и Thysanocardia nigra. Сформулирована гипотеза, поясняющая механизм фильтрации целомической жидкости через стенку нефридия в согласии с правилом Рупперта – Смита (Ruppert, Smith, 1988). Показано, что, несмотря на предположительное происхождение нефридия сипункулид из нефромиксия полихет, метанефридий сипункулид функционирует как протонефридий, где фильтрация осуществляется непосредственно через стенку выделительного органа. Ресничная воронка открывается лишь в период размножения и функционирует как гонодукт.

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Два вентролатеральных нефридия G. margaritacea открываются отдельными нефропорами в передней части туловища на уровне анального отверстия (рис. 1). Нефридии имеют форму трубки и составляют от 1/3 длины туловища (от нефропоров до заднего конца тела) у крупных червей до 1/2 длины туловища у среднеразмерных особей. Среднеразмерные экземпляры (туловище 45-60 мм) имеют нефридии 7-20 мм длиной, а крупные черви (туловище 70-140 мм) — 28-35 мм. В то же время размеры нефридиев могут варьировать в зависимости от степени сокращения мышечных волокон в нефридиальной стенке. У G. margaritaсеа нефридии на всем своем протяжении прямые, передняя часть нефридия, начиная от нефропора, прирастает к стенке тела примерно на 1/10 часть (рис. 2). Передняя, или проксимальная, часть расширена в тонкостенный экскреторный мешок, который открывается в окружающую среду нефропором, а в целомическую полость — ресничной воронкой с нефростомом (рис. 2). Экскреторный мешок занимает примерно 1/3 общей длины нефридия. Изнутри воронка закрыта подвижным мускулистым «языком», способным отгибаться внутрь мешка (рис. 2). Как следует из анатомических данных и гистологических срезов, в нормальном состоянии «язык» практически полностью перекрывает вход в полость экскреторного мешка.



Рис. 1. Схема вскрытой *Golfingia margaritacea*. Масштаб: 10 мм Fig. 1. The schematic *Golfingia margaritacea* opened. Scale: 10 mm



Рис. 2. Гистологическая схема нефридия *Golfingia margaritacea*. Масштаб: 1 мм Fig. 2. The histological schame of the *Golfingia margaritacea* nephridia. Scale: 1 mm

Экскреторный мешок переходит в более тонкую дистальную часть — экскреторную трубку, замкнутую терминально и свободно свисающую в полость тела (рис. 1, 2). Слои, из которых состоит стенка нефридия, следующие: (1) однослойный эпителий (нефридиальный столбчатый эпителий), обращенный в полость трубки; (2) нефридиальная мускулатура из кольцевых, продольных и разнонаправленных тяжей, образующих решетку и погруженных в толстый слой внеклеточного матрикса (3); и (4) целомический эпителий, обращенный в полость тела (рис. 3, 4, 5).

В области воронки, «языка» и экскреторного мешка эпителий представлен кубическими клетками, а на «губах» воронки и наружной поверхности «языка» — мультицилиарными кубическими клетками с длинными ресничками (рис. 2). В «губе» воронки и «языке» мускулатура представлена утолщенным слоем мелких разнонаправленных волокон, погруженных в толстый слой внеклеточного матрикса. Такая же «губчатая» мышечная ткань расположена и вокруг нефропора (рис. 2). Нефридии G. margaritacea имеют относительно длинный мускулистый «язык», не превышающий 1/4–1/6 длины нефридия (рис. 2). В стенке экскреторного мешка эпителий образует выраженные продольные складки, а мускульный слой истончается и представляет собой решетку из кольцевых и продольных волокон; разнонаправленные волокна встречаются реже (рис. 3). Целомический эпителий на поверхности экскреторного мешка состоит из уплощенных целотелиальных клеток с очень длинными гибкими отростками, которые налегают один на другой (их называют подоцитами). Встречаются и мультицилиарные клетки с короткими отростками (рис. 4). Строение экскреторного мешка позволяет ему «раздуваться» и значительно увеличивать внутренний объем при заполнении половыми продуктами в сезон размножения.

Стенка экскреторной трубки складчатая, образует большое количество мелких, вытянутых «грушевидных» выпячиваний, которые свисают в полость тела сквозь широкую мышечную решетку из кольцевых и продольных тяжей (рис. 5–10).

Эпителий дифференцирован на высокие и узкие экскреторные пучки и кубические или уплощенные клетки, выстилающие полость грушевидных выпячиваний (рис. 5–11). Апикальные поверхности



Рис. 3. Поперечный срез экскреторного мешка нефридия *Golfingia margaritacea*. SEM. Масштаб: 500 мкм Fig. 3. The transversal section of the *Golfingia margaritacea* nephridial excretory sack. SEM. Scale: 500 microns



Рис. 4. Участок поверхности экскреторного мешка нефридия *Golfingia margaritacea*. SEM. Масштаб: 100 мкм Fig. 4. The plot of the transversal section of the *Golfingia margaritacea* nephridial excretory tube wall. SEM. Scale: 100 microns

клеток грушевидных выпячиваний несут многочисленные микровилли и отдельные реснички.

Экскреторные пучки столбчатого нефридиального эпителия очень высокие и узкие. По высоте занимают большую часть внутреннего диаметра просвета нефридия (рис. 5, 6, 7). Таким образом, просвет экскреторной трубки нефридия G. margaritacea имеет очень маленький диаметр. Особенность экскреторных пучков заключается в том, что они имеют выраженную складчатую природу. Отдельные клетки такого экскреторного пучка не цилиндрические, а кубические. Каждый пучок представлен настоящей складкой экскреторного эпителия, клетки поверхностей которых лежат на тонкой базальной мембране (рис. 6), что, несомненно, является, наряду с другими анатомическими особенностями Sipuncula, примитивным признаком.

Мышечная выстилка нефридиальной стенки представляет собой непосредственное продолжение мускулатуры стенки тела (рис. 2).

Нефридиальный эпителий подостлан толстым слоем внеклеточного матрикса, в который погружена мускулатура (рис. 2, 5, 7, 9).

Со стороны полости тела поверхность экскреторной трубки покрыта мультицилиарными целомоцитами, тела которых располагаются у оснований грушевидных выпячиваний (рис. 8, 9). Они, в отличие от подоцитов *Phascolosoma* (Адрианов и др., 2000; Адрианов и др., 2001) и подобно целомоцитам *Thysanocardia* (Адрианов и др., 2002), не налегают отростками друг на друга, оставляя свободным слой внеклеточного матрикса.

Принцип построения филогенетических схем таксонов беспозвоночных предусматривает комплексный анализ палеонтологических, эмбриологических и сравнительно-анатомических данных (Малахов, Адрианов, 1995). Сравнительно-анатомический анализ, в свою очередь, включает в себя комплексный анализ всех систем органов, предусматривающий выделение для каждого значимого признака исходных (плезиоморфных) и продвинутых (апоморфных) состояний, а также построение так называемых сравнительно-морфологических рядов признаков с указанием возможных эволюционных векторов (Малахов, Адрианов, 1995).

Вслед за Зенкевичем, мы принимаем исходное положение, что наиболее примитивным типом нефридия сипункулид, выводимым из нефромиксиального прототипа, может рассматриваться гипотетический нефридий (1) с очень длинным за-



Рис. 5. Поперечный срез экскреторной трубки нефридия *Golfingia margaritacea*. SEM. Масштаб: 1 мм Fig. 5. The transversal section of the *Golfingia margaritacea* nephridial excretory tube. SEM. Scale: 1 mm



Рис. 6. Участок поперечного гистологического среза экскреторной трубки нефридия *Golfingia margaritacea*. Экскреторные пучки. Масштаб: 5 мкм Fig. 6. The plot of the internal surface of the *Golfingia margaritacea* nephridial excretory tube. SEM. Scale: 5 microns



Рис. 7. Участок стенки экскреторной трубки нефридия *Golfingia margaritacea*. SEM. Масштаб: 100 мкм Fig. 7. The plot of the surface of the *Golfingia margaritacea* nephridial excretory tube. SEM. Scale: 100 microns



Рис. 8. Поверхность экскреторной трубки нефридия *Golfingia margaritacea*. SEM. Масштаб: 200 мкм Fig. 8. The surface of the *Golfingia margaritacea* nephridial excretory tube. SEM. Scale: 200 microns



Рис. 9. Участок поверхности экскреторной трубки нефридия *Golfingia margaritacea*. Масштаб: 50 мкм Fig. 9. The plot of the transversal histological section of the *Golfingia margaritacea* nephridial excretory tube. The pyriform protrusion. Scale: 50 microns



Рис. 10. Участок поперечного гистологического среза экскреторной трубки нефридия *Golfingia margaritacea*. Масштаб: 70 мкм Fig. 10. The plot of the transversal histological section of the *Golfingia margaritacea* nephridial excretory tube. Scale: 70 microns



Рис. 11. Участок поперечного гистологического среза экскреторной трубки нефридия *Golfingia margaritacea*. Грушевидное выпячивание. Масштаб: 5 мкм Fig. 11. The plot of the transversal histological section of the *Golfingia margaritacea* nephridial excretory tube. The excretory bundles. Scale: 5 microns

мыкательным клапаном («языком»), занимающим значительную часть внутреннего пространства нефридиальной трубки; (2) внешне слабо дифференцированный на подотделы; (3) свободно свисающий в полость тела (не прирастая к стенке тела непосредственно и посредством мезентериальных нитей; (4) со слабо выраженной дифференцировкой нефридиального эпителия на область экскреторных пучков и грушевидных выпячиваний. Такие состояния основных признаков нефридия мы принимаем как плезиоморфные. Наиболее продвинутым (апоморфным) состоянием нефридия сипункулид мы рассматриваем нефридий (1) с коротким «языком»; (2) хорошо дифференцированный на секреторный мешок и экскреторную трубку; (3) частично или полностью прирастающий к стенке тела и (4) с хорошо выраженной дифференцировкой на экскреторные пучки и грушевидные выпячивания.

*Golfingia* демонстрирует наиболее плезиоморфное состояние нефридиального «языка». На это указывает соотношение его длины к общей длине нефридиальной трубки: она занимает примерно четверть длины нефридия.

Однако, наряду с длинным нефридиальным «языком», нефридий Golfingia демонстрирует и некоторые апоморфные признаки: он четко разделен на дифференцированный экскреторный мешок и экскреторную нефридиальную трубку, на <sup>1</sup>/4 прирастает к стенке тела, непосредственно, без мезентериальных нитей, нефридиальная стенка хорошо дифференцирована на экскреторные пучки, грушевидные выпячивания хорошо обособлены и многочисленны (рис. 8-11). Но экскреторные пучки столбчатого нефридиального эпителия на срезе представляют из себя двухслойные складки нефридиальной стенки с тонким слоем внеклеточного матрикса между ними (рис. 5-7, 10), что, несомненно, является все-таки плезиоморфным признаком. Это указывает на примитивность нефридия Golfingia, тогда как, например, у родов Phascolosoma и Thysanocardia экскреторные пучки представляют из себя пучки высокоспециализированных клеток цилиндрической формы с четко выраженным базальным лабиринтом и сильной экскреторной активностью (Адрианов и др., 2000; Адрианов и др., 2001; Морозов, Адрианов, 2002).

Таким образом, нефридий *Golfingia margaritacea* сочетает набор апоморфных (четкое разделение на нефридиальный экскреторный мешок и экскреторную трубку, приращение к стенке тела на 1/4 длины, дифференциация нефридиального эпителия на выраженные экскреторные пучки и грушевидные выпячивания) и плезиоморфных (длинный нефридиальный «язык», строение экскреторных пучков нефридиального эпителия, небольшая степень приращения нефридия к стенке тела) признаков.

Представляет интерес сравнить направление морфологического ряда нефридиев с традиционными представлениями о примитивности и продвинутости основных таксонов сипункулид. Эти представления строятся, главным образом, на строении щупальцевых аппаратов сипункулид (Мурина, 1977; Cutler, 1994). Интересно, что в пределах класса Sipunculidea наиболее продвинутым таксоном, демонстрирующим наиболее сложно организованный щупальцевый аппарат, является род Thysanocardia. Представители этого рода демонстрируют и наиболее апоморфные состояния основных черт в строении нефридиев (Адрианов и др., 2002; Морозов, Адрианов, 2002). С другой стороны, Golfingia считаются одними из наиболее примитивных представителей отряда Golfingiiformes класса Sipunculidea. В частности, их довольно простой щупальцевый аппарат рассматривается исходным прототипом для щупальцевых аппаратов Thysanocardia. Интересно, что и нефридии Golfingia демонстрируют наиболее примитивные черты организации по сравнению с большинством родов этой ветви сипункулид. Если сранивать Golfingia с представителем второго класса сипункулид, Phascolosomatidea, в пределах которого эволюция шла по пути редукции щупальцевого аппарата — Phascolosoma, то и в данном случае нефромиксии Golfingia демонстрируют ряд плезиоморфных черт. Это длинный нефридиальный «язык», организация экскреторных пучков в виде простых двухслойных складок эпителия экскреторной трубки, а не высокодифференцированных столбчатых клеток, малое приращение к стенке нефридия и отсутствие на поверхности грушевидных выпячиваний подоцитарных отростков, что вообще характерно для всего класса Sipunculoidea (Адрианов и др., 2000, 2001, 2002; Морозов, Адрианов, 2002).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В целом, с точки зрения функциональной морфологии, нефридий *G. margaritacea* сходен с таковыми *T. nigra* и *P. agassizii*. Нефридии подразделяются на два отдела: экскреторный мешок и экскреторную трубку. Стенка нефридия представлена однослойным эпителием из кубических и столбчатых клеток, мышечным плексусом из разнонаправленных волокон, подстилающим слоем экстраклеточного матрикса и обращенным в полость тела целомическим эпителием. В отличие от *T. nigга*, мультицилиарные целомоциты располагаются и на экскреторной трубке, целомическая выстилка грушевидных выпячиваний не сплошная (как и у *T. nigra*), тогда как у *P. agassizii* она полностью покрыта отростками подоцитов и мультицилиарных целомоцитов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Адрианов А.В., Майорова А.С., Малахов В.В. 2002. Микроскопическая анатомия и ультраструктура нефридия япономорской сипункулиды *Thysanocardia nigra* Ikeda, 1904 (Sipuncula, Sipunculoidea) // Биол. моря. Т. 28, № 1. С. 30–39.

Адрианов А.В., Малахов В.В., Морозов Т.Б. 2000. Организация нефридиев сипункулид (Sipuncula) // Доклады РАН. Т. 374. № 6. С. 843–846.

Адрианов А.В., Малахов В.В., Морозов Т.Б. 2001. Микроскопическая анатомия и ультраструктура нефридия япономорской сипункулиды *Phascolosoma agassizii* Keferstein, 1866 (Sipuncula, Phascolosomatidea) // Зоологический журнал. Т. 80. № 10. С. 1155–1167.

Зенкевич Л.А. 1916. Нефридий Sipunculidae // Дневник Зоол. отд. общ. любит. естеств., антроп. и этнограф. Т. З. Вып. 5. С. 197–222.

Зенкевич Л.А. 1940. Класс сипункулид (Sipunculoidea) // Руководство по зоологии. Т. 2. М. С. 258–275.

*Малахов В.В., Адрианов А.В.* 1995. Головохоботные (Cephalorhyncha) — новый тип животного царства. М.: KMK scientific press ltd. 200 с.

Морозов Т.Б., Адрианов А.В. 2002. Сравнительная морфология нефридиев сипункулид (Sipuncula) / Мат-лы конф. студентов, аспирантов и молодых ученых «Фундаментальные исследования морской биоты». НОЦ ДВГУ «Морская биота», 1–2 октября. Владивосток. Стр. 82–84.

*Мурина Г.-В.В.* 1977. Морские черви сипункулиды арктических и бореальных вод СССР. (Определители по фауне СССР.) Л.: Наука. 285 с.

*Роскин Г.И., Левинсон Л.Б.* 1957. Микроскопическая техника. М.: Сов. наука. 469 с. *Cutler E.B.* 1980. A cladistic analysis of sipunculan higher taxa: an exercise in futility? // American Zoologist. № 20 (4). P. 821.

*Cutler E.B.* 1994. The Sipuncula: their systematic, biology and evolution. Cornell university press, London. 500 p.

*Cutler E.B., Cutler N.J.* 1987. Revision of the genus Golfingia (Sipuncula: Golfingiidae) // Proceedings of the Biological Society of Washington. Vol. 100 (4). P. 735–761.

*Cutler E.B., Cutler N.J., Nishikawa T.* 1984. Systematics and distribution of Japanese Sipuncula // Publications of the Seto Marine Biological Laboratory. Vol. 29. № 4/6. P. 249–325.

*Cutler E.B., Gibbs P.E.* 1985. A phylogenetic analysis of higher taxa in the phylum Sipuncula // Systematic Zoology. Vol. 34. № 2. P. 162–173.

*Cutler E.B., Murina V.V.* 1977. On the sipunculan genus Golfingia Lankester, 1885 // Zoological Journal of the Linnean Society. № 60. P. 173–189.

*Gerould J.H.* 1907. The development of *Phascolosoma* // Zoologische Jachrbucher. Anatomye. Vol. 23.  $\mathbb{N}$  1. P. 77–162.

*Gibbs P.E., Cutler E.B.* 1987. A classification of the phylum Sipuncula // Bulletin of the British Museum natural History, Zoology. Vol. 52 (1). P. 43–58.

*Hatchek B.* 1883. Uber Entwicklund von *Sipunculus nudus //* Arbeiten aus dem Zoologischen Institut der Universitat Wien. Vol. 5. P. 61–140.

*Herubel M.A.* 1907. Rescherches sur les sipunculides // Memoires de la Societe Zoologique de France. № 20. P. 107–418.

*Metalnicoff S.* 1900. *Sipunculus nudus* // Z. wiss. Zool. Vol. 68. P. 261–322.

*Moya J., Serrano T.* 1984. Podocyte like cells in the nephridial tube of sipunculans // Guad. Invest. Biol, Bilbao. Vol. 5. P. 33–37.

*Murina G-V.V.* 1970. The geographical distribution of marine worms of the philum Sipuncula of the World Ocean // Proc. of the International Symposium of the Sipuncula and Echiura 1. Kotor. June 1970. P. 18–25. *Rice M.E.* 1973. Morphology, behavior and hystogenesis of Pelagosphaera larva of *Phascolosoma agassizii* (Sipuncula) // Smitsonian contributions of Zoology.  $N_{\text{P}}$  132. P. 1–51.

*Rice M.E.* 1992. Sipuncula // Microscopic anatomy of invertebrates. F.V. Harrison (ed.), Willey-Liss Inc. Vol. 5. P. 238–325.

*Rice M.E.* 1993. Sipuncula // F.W. Harrison and M.E. Rice, eds. Microscopic Anatomy of Invertebrates.

Vol. 12: Onychophora, Chilopoda and lesser Protostomata. New York. Wiley-Liss. P. 238–325.

*Ruppert E.E., Smith P.R.* 1988. The functional organization of filtration nephridia // Biol. Rev. Camb. Philos. Soc. Vol. 63. P. 231–258.

*Selenka E., de Man J.G., Bulow C.* 1883. Die Sipunculiden, eine systematische Monographie 2. Vol. 4. Reisen in Archipel. Phillippinen von Dr. C. Semper. Wiesbaden. 131 p.

Selensky W. 1908. Untersucunden uber die sogenannten Urnen der Sipunculiden // Zeitschrift fur Wissenschaftliche Zoologie. № 90. P. 436–595.

Serrano T., Angulo E., Mateo A., Moya J. 1989. The fine structure of the nephridial coelotelium of *Phascolosoma granulatum* Leykart, 1828 (Sipuncula, Phascolosomatidae) // Zeitschrift fur Microscopisch-Anatomishe Forschung (Leipzig). Vol. 103. P. 414–424.

Serrano T., Angulo E., Mateo A., Moya J. 1993. Finestructure of nephridial muscle layer cells of *Phascolosoma granulatum* (Sipuncula) // Journal of morphology. Vol. 217 (l). P. 45–54.

Serrano T., Angulo E., Sevilliano M.A., Moya J. 1990. Three types of thick myofilaments in the nephridial muscle cells of the sipunculan *Phascolosoma granulatum* // Cell structure and function. Vol. 15. № 2. P. 73–78.

*Shipley A.E.* 1890. On Phymosoma varians // Quarterly journal of microscopical Science. № 31. P. 1–27.

*Stephen A.S., Edmonds S.J.* 1972. The phyla Sipuncula and Echiura. London. Trustees of British museum (Natural History). 528 p.