

49. Tully K., Li Y., Tsvetkov E. et al. Norepinephrine enables the induction of associative long-term potentiation at thalamo-amygdala synapses. *Proc. Natl. Acad. Sci USA*, 2007, v. 104, № 35, p. 14146–1450.
50. Van Stegeren A., Goekoop R., Everaerd W. et al. Noradrenaline mediates amygdala activation in men and women during encoding of emotional material. *Neuroimage*, 2005, v. 24, № 3, p. 898–909.
51. Wallace D., Magnuson D. and Gray T. Organization of amygdaloid projections to brainstem dopaminergic, noradrenergic, and adrenergic cell groups in the rat. *Brain Res. Bull.*, 1992, v. 28, № 3, p. 447–454.
52. Wang G., Drake C., Rozenblit M. et al. Evidence that estrogen directly and indirectly modulates C1 adrenergic bulbospinal neurons in the rostral ventrolateral medulla. *Brain Res.*, 2006, v. 1094, № 1, p. 163–278.
53. Weidenfeld J., Newman M., Itzik A. and Feldman S. Adrenocortical axis responses to adrenergic and glutamate stimulation are regulated by the amygdala. *Neuroreport*, 2005, v. 16, № 11, p. 1245–1249.
54. Weiland N. and Wise P. Estrogen alters diurnal rhythm of α_1 -adrenergic receptor densities in selected brain regions. *Endocrinology*, 1987, v. 121, p. 1751–1758.
55. Zald D., Donndelinger M. and Pardo J. Elucidating brain interactions with across-subjects correlational analyses of positron emission tomographic data: the functional connectivity of the amygdala and orbitofrontal cortex during olfactory tasks. *J. Cereb. Blood Flow Metab.*, 1998, v. 18, № 8, p. 896–905.
56. Zhao R., Chen H. and Sharp B. Nicotine-induced norepinephrine release in hypothalamic paraventricular nucleus and amygdala is mediated by N-methyl-D-aspartate receptors and nitric oxide in the nucleus tractus solitarius. *J. Pharmacol. Exp. Ther.*, 2007, v. 329, № 2, p. 837–844.

NEUROENDOCRINE REGULATION OF AMYGDALA FUNCTIONS: THE ROLE OF SEX STEROIDS AND NORADRENALINE

A.V. Akhmedeyev and L.B. Kalimullina

The aim of this review was to summarize the literature data, which characterize the participation of brain noradrenergic system and sex steroids in the regulation/modulation of amygdala functions. Structural organization of noradrenergic system and its representation in corticomedial and basolateral divisions of amygdala is described. This is important for further development of the understanding of the heterogeneity and structural organization complexity of the amygdala, which possesses functional multiplicity. The evidence is presented that may help in comprehension of the influence of gender factor on human personality characteristics, cognitive abilities and behavioral reactions. These data may also be applied for development of optimal clinical medicinal treatment of psychoneurological diseases.

Key words: *amygdala, brain sex differentiation, monoamines, sex steroids*

Department of Human and Animal Morphology and Physiology, Bashkir State University, Ufa

© М.В. Столярова, Э.И. Валькович, 2010
УДК 611.772.019

М.В. Столярова и Э.И. Валькович

ГИСТОХИМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА И ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ ЗНАЧЕНИЕ ЖЕЛЕЗИСТЫХ КЛЕТОК КОЖНОГО ЭПИТЕЛИЯ НЕКОТОРЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ — ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЙ АСПЕКТ

Кафедра гистологии и эмбриологии (зав. — проф. Э.И. Валькович), Санкт-Петербургская государственная педиатрическая медицинская академия; e-mail: mvstolyarova@yandex.ru

Рассмотрены результаты научных исследований по строению и функционированию железистых клеток кожного эпителия беспозвоночных разных уровней организации в сравнении с вышестоящими животными. Обсуждаются гистохимические особенности железистых клеток кожного эпителия у разных животных. Установлено наличие универсальных (древних) клеточных типов, присутствующих также у млекопитающих и человека. Для представителей рассмотренных групп беспозвоночных, обитающих в морской среде, характерно наличие однослойного мерцательного покровного эпителия, выполняющего различные функции: локомоторную, секреторную, рецепторную, барьерную, защитную, абсорбции. У хордовых в процессе филогенеза происходит изменение строения покровного эпителия и усиление защитной функции с появлением новых защитных механизмов. Сделано заключение о том, что эволюционное развитие кожного эпителия определялось адаптацией к условиям окружающей среды и уровнем общей организации, оно шло по пути интенсификации защитной функции с помощью разных механизмов — выработки слизи, увеличения числа слоев клеток, формирования цитоплазматических филаментов, образования специальных защитных структур в виде кутикулы или рогового слоя.

Ключевые слова: кожный эпителий, железистые клетки, беспозвоночные, эволюция.

В настоящее время существует большой материал, 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 [8, 16].

В свете появляющихся новых данных молекулярной биологии актуальность приобретают

систематизация знаний о строении и функционировании эпителиальных тканевых систем и изучение их эволюционного становления и развития. Цель настоящего обзора — обобщение имеющихся в литературе данных по строению и гистохимическим особенностям железистых клеток кожного покрова некоторых беспозвоночных разных уровней организации. Особый интерес представляют животные тех групп, которые можно назвать ключевыми для понимания начальных этапов и путей эволюции эпителиальных тканей. К ним относятся, прежде всего, бескишечные турбеллярии (тип Plathelminthes, кл. Turbellaria, отр. Acoela) — наиболее примитивные из современных билатерально-симметричных животных. По современным данным молекулярной филогении [43, 80, 81, 83, 88], бескишечные турбеллярии представляют собой сохранившихся представителей наиболее рано отделившейся группы, стоящей у основания ствола билатерально-симметричных животных и образующей самую древнюю ветвь Bilateria. Организация бескишечных турбеллярий близка к дотканевому, паренхимному уровню [4, 6]. У высших турбеллярий и немертин (тип Nemertini) появляются дифференцированные ткани, в связи с чем исследование эпителиев этих животных также представляет существенный интерес. Важным объектом сравнительно-морфологических исследований являются кишечнодышащие (тип Nemichordata, кл. Enteropneusta), стоящие у корня ветви хордовых ствола вторичноротых и из современных животных наиболее близкие к предкам хордовых. Молекулярно-биологические исследования подтверждают, что группа, включающая иглокожих и полухордовых, является родственной хордовым животным [90], а сами кишечнодышащие наиболее близки к древним вторичноротым [34, 40]. Перечисленные группы можно рассматривать как потенциальные модельные объекты для исследования направления и основных закономерностей начальных этапов эволюционного развития эпителиальных систем. Эти животные обладают билатеральной симметрией, ведут свободноподвижный образ жизни и не имеют аберрантных признаков, связанных с сидячим образом жизни или паразитизмом. Большинство их представителей обитают в морской среде.

Покровные эпителии турбеллярий, немертин и кишечнодышащих обладают во многих отношениях удивительным сходством, которое может быть обусловлено как средой обитания, так и филогенетическим положением. Во всех случаях это однослойные мерцательные эпителии, на поверхности которых находятся реснички и многочисленные

микроворсинки при отсутствии кутикулы. Эта ультраструктурная особенность, наблюдаемая у разных представителей названных групп, рассматривается как указывающая на филогенетическую связь немертин и турбеллярий [89]. Что же касается кишечнодышащих, то это сходство скорее является конвергенцией, обусловленной одинаковой средой обитания. Покровные эпителии состоят из мерцательных и железистых клеток¹, связанных специализированными межклеточными контактами. В кожном эпителии некоторых немертин проходят нервные стволы, в базальной части кожного эпителия кишечнодышащих располагается слой нервных волокон с единичными нервными клетками.

Особенностью эпидермиса **бескишечных турбеллярий** является отсутствие базальной мембраны. Железистые клетки кожного покрова у некоторых видов располагаются интраэпителиально [92], но в большинстве случаев только их суженные апикальные части находятся в эпителии, открываясь на его поверхности, базальные части погружены в паренхиму. Различают следующие виды железистых клеток: слизистые, серозные, рабдитные и сагиттоциты.

Слизистые клетки имеются у многих Acoela [3, 5, 7, 9, 13, 14, 53, 54, 69, 93, 94]. Это клетки грушевидной или колбовидной формы, содержащие гомогенный, зернистый или фибриллярный секрет [9]. Секрет окрашивается муцикармином и в синий цвет азаном по Гейденгайну, что свидетельствует о его слизистой природе. Гистохимическими методами в составе секрета выявлены гликозаминогликаны и гликопротеины [2, 15, 18, 76, 77], иногда обнаруживаются незначительные количества белков [77]. Слизистые клетки многочисленны, их распределение у разных видов неодинаково.

Серозные клетки найдены у некоторых видов Oligochoerus [3] и у Diopisthoporus longitubus [92]. У Convoluta convoluta на ультраструктурном уровне выявлены зернистые клетки с электронноплотными гранулами, содержащими, предположительно, белковый секрет [2, 18].

Рабдитные клетки описаны у многих бескишечных турбеллярий [3, 5, 13, 14, 53, 54, 94]. Секрет этих клеток состоит из зерен, палочек или нитей, которые могут иметь собственную окраску. Существует представление, что рабдитные клетки являются разновидностью слизистых, так как они дают одинаковую реакцию при окрашива-

¹ Поскольку терминология в отношении различных типов железистых клеток у этих животных не унифицирована, в тексте будут использованы оригинальные названия разных авторов.

нии [53, 54]. При исследовании рабдитных клеток у *Actinoposthia beklemschevi* [12, 71] и *Convoluta convoluta* установлено [13], что они имеют слизистую природу и, следовательно, не тождественны рабдитным клеткам высших турбеллярий (триклад и поликлад).

Сагиттоциты найдены у *Convoluta schulzii* [47], *Proporus venenosus* [53], *Convoluta bifoveolata* [14] и др. Они представляют собой удлинённые клетки, имеющие веретеновидную капсулу, внутри которой заключена центральная игла. Сагиттоциты локализуются в оральной и генитальной областях тела [14].

Некоторые авторы упоминают в своих работах цианофильные клетки [20, 69], эритрофильные [93] и зернистые [3, 69], не уточняя при этом, являются ли они самостоятельными клеточными типами или относятся к одному из перечисленных выше.

У **немертин** различные типы железистых клеток кожного эпителия были описаны многими авторами [30, 31, 37–39, 42, 57, 72, 79, 82]. У разных видов немертин выделяют от 2 до 8 типов железистых клеток. По одной из классификаций [73] предлагается выделять 3 основных типа железистых клеток эпидермиса немертин: слизистые, белковые и «бациллярные» (bacillary) клетки. «Бациллярные» клетки составляют сборную группу, включающую несколько разновидностей этих клеток — от 2 до 6 у разных представителей немертин [21, 51, 56, 61, 75].

У *Palaeonemertini* отмечаются 2 основных типа железистых клеток — одиночно лежащие и образующие «пакеты» (Packetdrüsenzellen) [37–39], одиночные железистые клетки подразделяются на бутылковидные (flaschenformige) и мешковидные (schlauchformige).

Бутылковидные клетки могут принимать бокаловидную форму. Они характеризуются расширенной апикальной частью, которая переходит в тонкий отросток, достигающий основания эпителия. Расширенную часть клеток заполняет гомогенный или зернистый секрет. Секрет этих клеток может быть также пенистым [57]. В основании апикальной части клеток располагается небольшое удлинённое ядро. Секрет бутылковидных клеток одними авторами определяется как слизистый [37–39, 57], другими — как белковый [82].

Мешковидные клетки встречаются лишь у некоторых видов. Они имеют нитевидную апикальную часть и несколько расширенную базальную часть и достигают основания эпителия [37]. Клетки содержат гомогенный секрет, который определяется как слизистый [37], но по другим

данным — как белковый [57]. В базальной части клеток располагается ядро.

В кожном эпителии *Hubrechtia desiderata* отмечены особые пузырьвидные клетки с мелкозернистым содержимым [38].

Собранные в пакеты железистые клетки встречаются в большом количестве у многих палеонемертин. Они имеют грушевидно расширенную базальную часть, располагающуюся на соединительнотканном основном слое, и тонкую апикальную часть [37]. В базальном расширении клеток находится ядро. Группа железистых клеток имеет общий выводной проток [57]. Клетки содержат пенистый, реже — гомогенный или мелкозернистый секрет, который окрашивается гематоксилином.

В кожном эпителии *Heteronemertini* развиты одиночные бутылковидные железистые клетки, также имеются удлинённые клетки, менее многочисленные и встречающиеся не у всех видов [38]. У *Baseodiscus* в кожном эпителии обнаружены рабдитоподобные структуры, а также окрашивающиеся альциановым синим *слизистые клетки* [50], вероятно, соответствующие бутылковидным клеткам. В кожном эпителии *Lineus ruber* обнаружены железистые клетки, секрет которых образует массивное центральное скопление, в состав секрета входят белки и небольшое количество углеводов [75].

У *Heteronemertini*, как и у *Palaeonemertini*, имеются железистые клетки, собранные в пакеты, но располагаются они за пределами эпителия в соединительной ткани кутиса (кожи), и только их тонкие апикальные части пронизывают эпителий, открываясь на его поверхности. У *Cerebratulus marginatus* отмечены 2 вида собранных в пакеты железистых клеток — слизистые и белковые [82]. *Слизистые клетки* заполнены пенистым секретом, *белковые клетки* отличаются более крупными размерами и содержат удлинённые палочковидные гранулы. В коже могут располагаться также открывающиеся на поверхности эпителия одиночные железистые клетки [11, 31, 38, 57]. Гистохимическими методами показано, что погруженные в кожу железистые клетки у *Lineus ruber* имеют протеиновую и гликопротеиновую природу [75]. Среди погруженных железистых элементов *L. ruber* и *L. viridis* различают несколько видов белковых и слизистых клеток [52]. Предполагается, что слизистые клетки вырабатывают как гликозаминогликаны, так и гликопротеины. Существует точка зрения, что слизистые клетки представляют собой по строению классические бокаловидные клетки [73]. С этим мнением нельзя согласиться, поскольку типичные

бокаловидные клетки млекопитающих обычно имеют тонкую базальную часть и расширенную апикальную, с чем и связано их название. У немертин же слизистые клетки имеют большой объем цитоплазмы, продолжают от базальной мембраны до поверхности без резких сужений или расширений.

В кожном эпителии *Noplonemertini* содержатся бутылковидные и удлинённые клетки, встречаются клетки типа рабдитных и в большом количестве имеются клетки, напоминающие характерные для палеонемертин собранные в пакеты железистые клетки, но располагающиеся одиночно [38]. В кожном эпителии *Amphiporus lactifloreus* выявляются 4 основные типа железистых клеток: слизистые, бокаловидные, крупнозернистые и мелкозернистые [2, 17]. Названия клеток были даны по главному отличительному признаку, отражающему особенности строения или химического состава. *Слизистые клетки* кожного эпителия *A. lactifloreus* содержат гликозаминогликаны. *Бокаловидные клетки* имеют характерную форму бокала, содержат в составе секрета основные и кислые белки, гликопротеины, липидный компонент. Они соответствуют клеткам других видов немертин, обычно называемым белковыми, а также — бокаловидными, секрет этих клеток имеет, преимущественно, протеиновую природу [73]. *Зернистые клетки* *A. lactifloreus* представлены тремя разновидностями. Гранулы крупнозернистых клеток содержат белки, преимущественно гликозаминогликаны, а также гликопротеины и липидный компонент. Гранулы мелкозернистых клеток содержат основные белки. Можно предположить, что именно зернистые клетки являются источником пищеварительных ферментов, выявляемых в кожном эпителии немертин.

В кожном эпителии *Malacobdella grossa*, относящейся к *Vdellonemertini*, отмечаются 2 вида железистых клеток — бутылковидные клетки и округлые клетки с пенистым секретом [79]. Округлые клетки располагаются в глубине эпителия и для выведения секрета приближаются к его поверхности, при этом они остаются связанными с основанием эпителия тонким отростком.

В исследованиях, посвященных механизму питания и пищеварения у немертин, гистохимическими методами показано наличие в кожном эпителии пищеварительных ферментов — неспецифических эстераз — у *Paranemertes peregrina* [48], *Baseodiscus delineatus*, некоторых видов *Ototyphlonemertes* [49], *Cephalothrix bioculeata* и *C. linearis*, *Amphiporus latifloreus* и др. [59], и экзопептидаз — у *Lineus ruber* [59]. У многих немертин в кожном эпителии обнаруживается

кислая фосфатаза [59, 84], у некоторых видов в эпителии выявляется также активность щелочной фосфатазы [49, 84].

На основании гистохимических данных и с учетом результатов, полученных методом электронной микроскопии [45], высказано предположение, что пищеварительные ферменты эпидермиса связаны с внешним (extracorporeal) перевариванием простых белков и полипептидов, продукты которого затем могут всасываться через микроворсинки [59].

Основной функцией слизистых клеток кожного эпителия немертин считают образование слоя слизи вокруг тела животного, тогда как секрет белковых и «бациллярных» клеток, предположительно, влияет на структуру и вязкость наружного слоя слизистого покрова [73]. Высказана гипотеза о существовании эволюционной связи между развитием разных типов железистых клеток в эпидермисе немертин и условиями среды обитания (морские, пресноводные, наземные виды и комменсалы) [73]. Предполагается, что слизистый секрет обеспечивает смазывание и защиту от повреждений [32]. Разница в естественной окраске разных участков тела животных коррелирует с различиями в окрашивании гранул «бациллярных» клеток красителями [56]. Некоторые или все виды секрета, вероятно, обеспечивают дополнительные функции — образование токсинов или отпугивающих веществ, аттрактантов, маркеров, продуктов метаболизма или регуляторную функцию [73]. В экстрактах тела *Noplonemertini* обнаружены токсические вещества — амфипорин, немертин, анабазин [22, 23], относящиеся к пиридиновым алкалоидам; амфипорин и анабазин обладают очень высокой способностью активировать никотиновые холинергические рецепторы. Гоплонемертины продуцируют большое разнообразие пиридиновых токсинов. Гетеронемертина *Cerebratulus lacteus* содержит цитолитические и нейротоксические белки, нейротоксические белки сходны с немертином [60]. Токсины немертин локализируются в эпидермисе, предполагается, что они осуществляют защитную функцию против хищников [60].

В кожном эпителии разных видов **кишечнодышащих** различают 4 типа железистых клеток: слизистые, бокаловидные, крупнозернистые и мелкозернистые [1, 24, 28, 55, 62].

В кожном эпителии *Saccoglossus cambrensis* наиболее многочисленны слизистые клетки, бокаловидных клеток несколько меньше, зернистые клетки редко встречаются [62]. *Слизистые клетки*, известные также под названием «сидячих» (*sitzenden*) [85], клеток с альвеолярным содер-

жимым [24], крупных бокаловидных клеток [63], ретикулярных клеток [19, 58], кислых слизистых клеток [74], весьма разнообразны по своей форме: в абдоминальной области туловища, где эпителий тонкий, они шаровидны, в более толстом эпителии хоботка и воротника они продольно вытянуты [55]. В слизистых клетках, в отличие от бокаловидных, секрет вырабатывается по всей их высоте. Уплотненное ядро располагается базально или латерально. В зависимости от фазы секреции вид слизистых клеток меняется: в незрелом состоянии клетки тонкие цилиндрические, цитоплазма содержит гранулы, окрашивающиеся гематоксилином, в других случаях клетку заполняют большие секреторные шары, образовавшиеся при слиянии слизистых гранул [82]. Часто в слизистых клетках наблюдаются петлеобразно расположенные нити, которые могут быть частично клеточным остовом, частично остатками слизи. Секрет слизистых клеток дает положительную реакцию на гликозаминогликаны [1, 2, 24, 25, 62, 63, 70, 74].

Бокаловидные клетки [26] называют также стебельчатыми [85], белковыми [82], клетками, содержащими внутриклеточные тела [24]. Секрет заполняет только короткую расширенную апикальную часть бокаловидной клетки, тогда как базальная часть имеет вид длинного нитевидного стебля. Секреторные отделы бокаловидных клеток занимают поверхностную зону эпителия, но иногда секрет обнаруживается также в глубоких областях эпителия [55]. Ядро располагается всегда на границе между секреторной частью и клеточным стеблем [82, 85]; под давлением секрета оно, как правило, несколько уплощается. Секрет представляет собой восковидную гомогенную массу, но также может быть частично или полностью гранулирован [24, 82, 85]. На основании того, что в бокаловидных клетках нижняя часть секрета гомогенна, а верхняя разделена на гранулы, высказывается предположение, что гомогенное состояние секрета представляет собой стадию образования гранулярного секрета [24], гранулы или целые негранулированные тела выталкиваются из клеток. Секрет окрашивается в черный цвет железным гематоксилином, в зеленый — толуидиновым синим, в красный — кислым фуксином [82]. При некоторых окрасках секрет проявляет в своей реакции значительные вариации. Так, при окрашивании гематоксилином — эозином окраска секрета варьирует от светло-оранжевой до темно-коричневой [55], а при окрашивании по методу Маллори секрет принимает серовато-пурпурную, голубую или оранжевую окраску [24], что, по мнению авторов, свидетельствует о существовании разных стадий в формировании секрета.

Согласно данным гистохимических исследований, секрет бокаловидных клеток содержит белки [25, 65, 74, 78] и гликопротеины [70, 74]. В составе секрета бокаловидных клеток кожного эпителия *Saccoglossus mereschkowskii* выявлены основные и кислые белки, гликопротеины, липиды [1, 2]. Протеиновый секрет бокаловидных клеток богат различными аминокислотами, в том числе цистином и цистеином [27, 78]. Именно одновременным присутствием в составе секрета цистина и цистеина объясняют известную способность секрета окрашиваться по методу Маллори и в синий, и в красный цвет [78].

Зернистые (mulberry) клетки упоминаются в работах многих авторов [33, 36, 44, 55, 62, 63], но остаются пока еще малоизученными. Эти клетки узкие и прослеживаются от поверхности эпителия до его основания. Секрет в виде мелкой зернистости равномерно распределен в цитоплазме. Известно, что зернистые клетки окрашиваются в черный цвет железным гематоксилином, в красный цвет — смесью Маллори [63]. Гистохимическими методами у разных видов показано, что гранулы крупнозернистых клеток имеют протеиновую природу [27]. У *Saccoglossus mereschkowskii* в составе гранул крупнозернистых и мелкозернистых клеток обнаруживаются белки, преимущественно основные, и гликопротеины [1, 2].

Основной функцией секрета слизистых клеток считают защиту от повреждений и обеспечение ресничного транспорта веществ, бокаловидные клетки рассматриваются как источник некоторых ферментов и, возможно, йодоформа [28]. Исследование гистологических препаратов *Ptychodera bahamensis*, обладающей высокой способностью к биолюминесценции, позволило предположить, что именно бокаловидные клетки являются фотогенными элементами, вырабатывающими люминесцирующую слизь [44]. Эксперименты по выявлению ферментативной активности клеток кожного эпителия *Glossobalanus minutus* продемонстрировали, что экстракты хоботка и секрет, покрывающий поверхность хоботка, обладают высокой активностью амилазы [24]. Предполагают, что источником пищеварительных ферментов хоботка являются бокаловидные и зернистые клетки кожного эпителия [63]. Крупнозернистые клетки, возможно, выделяют ферменты: кислую и щелочную фосфатазы, неспецифические эстеразы, ацетилхолинэстеразу, лейцинаминопептидазы [91]. Полагают, что эти клетки по строению соответствуют типичным зимогенным клеткам [27]. С помощью иммуноцитохимических методов у

представителей кишечной дышащих выявлено присутствие гонадотропин-рилизинг гормона, который обнаруживается в зернистых клетках кожного эпителия [40]. Поскольку гранулы этих клеток выделяются наружу, предполагается экзокринная функция гормона. В настоящее время широко рассматривается молекулярная и функциональная эволюция гормонов (в частности, семейства окситоцин/вазопрессин), которые обнаруживаются у ряда беспозвоночных.

Заключение. Сравнение железистых клеток кожного покрова бескишечных турбеллярий, немертин и кишечной дышащих показывает, что обязательно присутствующими элементами кожного эпителия являются слизистые клетки, содержащие у немертин и кишечной дышащих гликозаминогликаны, а у бескишечных турбеллярий — гликопротеины и гликозаминогликаны, иногда небольшое количество белков. Слизистые клетки, таким образом, являются основным источником муцинов, которые на поверхности эпителия могут выполнять защитную функцию, обеспечивать скольжение и, возможно, способствуют поглощению растворенных в воде веществ или мелких взвешенных частиц. Слизистые клетки, которые присутствуют у млекопитающих и человека в составе слизистых оболочек пищеварительного тракта и воздухоносных путей, имеют свои аналоги в кожных покровах примитивных морских беспозвоночных и, очевидно, являются универсальными филогенетически древними клеточными элементами, обеспечивая выработку слизи.

Бокаловидные клетки немертин и кишечной дышащих очень сходны между собой, главный компонент их секрета — белки. Таким образом, они не соответствуют бокаловидным клеткам кишечного эпителия млекопитающих и человека, напоминая их лишь формой.

В кожном покрове животных рассматриваемых групп имеются также зернистые клетки, основным компонентом их гранул являются белки. Эти клетки, вероятно, сравнимы с зимогенными клетками позвоночных и человека. Сравнение железистых клеток кожного покрова беспозвоночных и пищеварительного тракта млекопитающих и человека вполне правомерно, поскольку у этих групп беспозвоночных эпидермис имеет однослойное строение и участвует в трофике.

Кожные эпителии немертин и кишечной дышащих имеют очень большое сходство по строению и клеточному составу, что может быть свидетельством филогенетического родства.

У животных рассмотренных групп, обитающих в морской среде, однослойный мерцательный покровный эпителий выполняет различные функ-

ции: локомоторную, секреторную, рецепторную, барьерную, защитную, функцию абсорбции.

У вышестоящих животных в процессе филогенеза происходит изменение строения покровного эпителия и усиление защитной функции с появлением новых защитных механизмов. У ланцетника (*Branchiostoma lanceolatum*) с повышением уровня организации и особенностями образа жизни кожный эпителий становится однослойным кубическим и приобретает кутикулу [64]. Клетки эпидермиса ланцетника содержат множество филаментов, сходных с таковыми клеток многослойного эпидермиса позвоночных [29]. У круглоротых и рыб эпидермис представляет собой многослойный плоский эпителий (содержит до 10 слоев клеток), который, как правило, метаболически активен [96]. Основные клеточные элементы содержат многочисленные филаменты — тонофиламенты, ассоциированные с десмосомами. Клетки поверхностного слоя в этом эпителии являются муцигенными, т.е. вырабатывают слизь. Кроме того, имеются различные виды железистых клеток, расположенные в эпидермисе на разной глубине, в том числе слизистые бокаловидные клетки, могут быть белковые бокаловидные клетки, присутствуют рецепторные клетки и лейкоциты. У костистых рыб в эпидермисе может быть большое количество слизистых бокаловидных клеток, белковые бокаловидные клетки, некоторые специализированные типы клеток, могут присутствовать капилляры. Базальный слой не представляет собой зачатковую (камбиальную) зону, так как митотическая активность отмечается повсюду в эпидермисе, хотя более типична для глубоких слоев [35, 68, 86, 87]. Эпидермис амфибий имеет 5–7 слоев клеток: имеется наружный роговой слой — обычно один слой ороговевших клеток, затем зернистый слой, шиповатый слой (несколько слоев клеток) и внутренняя зачатковая зона, или базальный слой, где происходит деление клеток [46, 66, 96]. ШИК-положительные гранулы в клетках шиповатого слоя могут быть аналогами кератогиалиновых гранул эпидермальных клеток млекопитающих [67]. У рептилий, птиц и млекопитающих эпидермис имеет хорошо развитый роговой слой. Представляет интерес сравнение кожного эпителия с переходным эпителием, также имеющим эктодермальное происхождение. Многослойный переходный эпителий многих млекопитающих (кролик, овца и др.), выстилающий слизистую оболочку мочевыводящих путей, выполняет защитную функцию путем слизиобразования: его поверхностные клетки подвергаются процессу ослизнения и могут прини-

мать бокаловидную форму, секреция происходит с разрушением клеток [10].

ЛИТЕРАТУРА

1. Атаманова М.В. Кожный и кишечный эпителии кишечнодышащих как этап филогенетического развития эпителиев хордовых. *Арх. анат.*, 1977, т. 73, вып. 9, с. 55–61.
2. Атаманова М.В. Морфо-функциональные особенности кожного покрова и центральной паренхимы бескишечных турбеллярий, кожного и кишечного эпителиев немертин и кишечнодышащих: Автореф. дис. ... канд. биол. наук, Л., 1980.
3. Беклемишев В.Н. О паразитных турбелляриях Мурманского моря. I. Acoela. Труды имп. Петроградск. общ-ва естествоиспыт., 1915, т. 43, вып. 4, с. 103–172.
4. Беклемишев В.Н. Морфологическая проблема животных структур (К критике некоторых из основных понятий гистологии). *Изв. Науч.-исслед. ин-та при Пермск. ун-те*, 1925, т. 3, прил. 1, с. 1–74.
5. Беклемишев В.Н. Ресничные черви (Turbellaria) Каспийского моря. III. Род *Oligochoerus* n. gen. (Acoela, Convolutidae). *Бюл. Московск. общ-ва естествоиспыт.*, 1963, отд. биол., т. 68, вып. 1, с. 29–40.
6. Беклемишев В.Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Изд. 3-е. Т. I, Проморфология; Т. II, Органология, М., Наука, 1964.
7. Забусов И.П. Наблюдения над ресничными червями (Turbellaria) Соловецких островов. Труды Общ-ва естествоиспыт. Казанск. ун-та, 1900, т. 34, вып. 4, с. 1–208.
8. Заварзин А.А. Основы частной цитологии и сравнительной гистологии многоклеточных животных. Л., Наука, 1976.
9. Иванов А.В. Бескишечные турбеллярии (Acoela) южного побережья Сахалина. Труды Зоол. ин-та АН СССР, 1952, т. 12, с. 40–132.
10. Лежава А. Сравнительный и экспериментальный анализ строения переходного эпителия мочепроводящих путей. Тбилиси, Изд-во Тбилисск. гос. ун-та, 1959.
11. Ливанов Н.А. Тип немертины (Nemertini). В кн.: *Руководство по зоологии*. М., Л., Биомедгиз, 1937, т. I, с. 656–705.
12. Мамкаев Ю.В. Очерки по морфологии бескишечных турбеллярий Баренцева и Белого морей: Автореф. дис. ... канд. биол. наук, Л., 1965.
13. Мамкаев Ю.В. Очерки по морфологии бескишечных турбеллярий. Труды Зоол. ин-та АН СССР, 1967, т. 44, с. 26–108.
14. Мамкаев Ю.В. О конволютах (Turbellaria, Acoela) южного Приморья. *Исслед. фауны морей*, 1971, т. 8, вып. 16, с. 31–54.
15. Мамкаев Ю.В. и Маркосова Т.Г. Электронномикроскопическое исследование паренхимы представителей бескишечных турбеллярий. Труды Зоол. ин-та АН СССР, 1979, т. 84, с. 7–12.
16. Пунин М.Ю. Гистологическая организация кишечных эпителиев приапид, брахиопод, двустворчатых моллюсков и полихет. СПб., Наука, 1991.
17. Столярова М.В. Ультраструктурная организация и возможные механизмы обновления кожного эпителия *Amphiporus lactifloreus* (Nemertini). В кн.: *Материалы Межд. симп. «Клеточные, молекулярные и эволюционные аспекты морфогенеза»*, М., изд. Ин-та биол. развития им. Н.К. Кольцова РАН, 2007, с. 153–155.
18. Столярова М.В. Кожный покров бескишечной турбеллярии *Convoluta convoluta* как пример примитивной эпителиальной тканевой системы. В кн.: *Проблемы и перспективы современной науки*. Томск, Крокус, 2008, вып. 1, с. 45–46.
19. Федотов Д.М. Эволюция и филогения беспозвоночных животных. М., Наука, 1966.
20. An der Lan H. Ergebnisse einer von E. Reisinger und O. Steinböck mit Hilfe des Rask-Ørsted Fonds durchgeführten Reise in Grönland 1926. 7. Acoela I. *Vidensk. Medd. dansk naturh. Foren.*, 1935–1936, Bd. 99, S. 289–330.
21. Anadón N. Aportaciones a la estructura y ultraestructura de los heteronemertinos. (primera parte). *Bol. R.Soc. Espanola Hist. Nat. (Biol.)*, 1974, T. 72, p. 75–100.
22. Bacq Z.M. Les poisons des Némertiens. *Bull. Acad. Roy. Belg. C. L. Sci.*, 1936 (ser. 5), T. 22, p. 1072–1079.
23. Bacq Z.M. L'Amphiporine et la "nemertine", poisons des vers némertiens. *Arch. Int. Physiol.*, 1937, T. 44, p. 190–204.
24. Barrington E.J.W. Observations on feeding and digestion in *Glossobalanus minutus*. *Quart. J. Micr. Sci.*, 1940, v. 82, № 326, p. 227–260.
25. Barrington E.J.W. The biology of Hemichordates and Protochordates. San Francisco, Freeman and Co., 1965.
26. Bateson W. Continued account of the later stages in the development of *Balanoglossus Kowalevskii*, and of the morphology of the Enteropneusta. *Quart. J. Micr. Sci.*, 1886, v. 26, № 4, p. 511–533.
27. Benito J. Estudio histoquímico de la epidermis de *Glossobalanus minutus* (Kowalevsky). (Ptychoderidae, Enteropneusta, Hemichordata). *Bol. R. Soc. Española Hist. Nat. (Biol.)*, 1975, T. 73, p. 229–235.
28. Benito J. and Pardos F. Hemichordata. In: *Microscopic Anatomy of Invertebrates*, 1997, v. 15, p. 15–101.
29. Bereiter-Hahn J. Cephalochordata. In: *Biology of the integument*. Berlin, Springer Verlag, 1984, v. 1, p. 817–824.
30. Böhmig L. Beiträge zur Anatomie und Histologie der Nemertinen. [*Stichostemma graecense* (Böhmig), *Geonemertes chalicophora* (Graff)]. *Z. wiss. Zool.*, 1898, Bd. 64, H. 3, S. 479–564.
31. Böhmig L. Nemertini. In: *Handbuch der Zoologie*. Berlin, Leipzig, W. De Gruyter und Co., 1929, Bd. 2, H. 4, S. 1–110.
32. Boie H.-J. Die Paketdrüsenzzone von *Lineus ruber* O.F. Müller (Nemertini). *Z. Morph. Okol. Tiere*, 1952, Bd. 41, S. 188–222.
33. Brambell F.W.R. and Cole H.A. *Saccoglossus cambrensis* sp. n., an Enteropneust occurring in Wales. *Proc. zool. Soc. London*, 1939, Ser. B, v. 109, p. 211–236.
34. Bromham L.D. and Degnan B.M. Hemichordates and deuterostome evolution: robust molecular phylogenetic support for a hemichordate + echinoderm clade. *Evol. Dev.*, 1999, Nov-Dec; v. 1, № 3, p. 166–171.
35. Bullock A.M., Marks R. and Roberts R.J. The cell kinetics of teleost fish epidermis: mitotic activity of the normal epidermis at varying temperatures in plaice, *Pleuronectes platessa*. *J. Zool.*, 1978, v. 184, p. 423–428.
36. Bullock T.H. The anatomical organization of the nervous system of Enteropneusta. *Quart. J. Micr. Sci.*, 1945, v. 86, p. 55–111.
37. Bürger O. Untersuchungen über die Anatomie und Histologie der Nemertinen nebst Beiträgen zur Systematik. *Z. wiss. Zool.*, 1890, Bd. 50, S. 1–277.

38. Bürger O. Nemertinen (des Golfes von Neapel). In: Fauna und Flora des Golfes von Neapel. Berlin, Friedländer, 1895, Monogr. Bd. 22, S. 1–743.
39. Bürger O. Nemertini (Schnurwürmer). In: Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreiches. Leipzig, C.F. Winter, 1897–1907, Bd. 4, Suppl., S. 1–542.
40. Cameron C.B., Garey J. R. and 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, № 9, p. 4469–4474.
41. Cameron C.B., Mackie G.O., Powell J.F. et al. Gonadotropin-releasing hormone in mulberry cells of *Saccoglossus* and *Ptychodera* (Hemichordata, Enteropneusta). Gen. Comp. Endocrinol., 1999, v. 114, № 1, p. 2–10.
42. Coe W.R. Nemerteans of the west and northwest coasts of America. Bull. Mus. comp. zool. at Harvard college, in Cambridge, 1905, v. 47, p. 1–318.
43. Cook C.E., Jiménez E., Akam M. and Saló E. The Hox gene complement of acoel flatworms, a basal bilaterian clade. Evol. Dev., 2004, v. 6, № 3, p. 154–163.
44. Dahlgren U. Production of light by Enteropneusta. J. Franklin Inst., 1917, v. 183, pt. 5, p. 593–624.
45. Fisher F.M. and Gramer N.M. New observations on the feeding mechanism in *Lineus ruber* (Rhynchocoela). Biol. Bull., 1967, v. 133, № 2, p. 464.
46. Fox H. The epidermis and its degeneration in the larval tail and adult body of *Rana temporaria* and *Xenopus laevis* (Amphibia: Anura). J. Zool (London), 1974, v. 174, p. 217–235.
47. Geddes P. Observations on the physiology and histology of *Convoluta schultzei*. Proc. Roy. Soc. London, 1879, v. 28, p. 449–457.
48. 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, № 1, p. 92–106.
49. Gibson R. Histochemical observations on the localization of some enzymes associated with digestion in four species of Brazilian nemerteans. Biol. Bull., 1974, v. 147, № 2, p. 352–368.
50. Gibson R. Two species of *Baseodiscus* (Heteronemertea) from Jidda in the Red. Sea. Zool. Anz., 1974, Bd. 192, H. 3–4, S. 255–270.
51. Gibson R. *Hubrechtella malabarensis* sp. nov. (Palaeonemertea: Hubrechtidae), a new nemertean from Australia. Zool. Anz., 1979, Bd. 202, S. 119–131.
52. Gontcharoff M. et Lechenault H. Ultrastructure et Histochemie des Glandes sous Épidermiques chez *Lineus Ruber* et *Lineus Viridis*. Histochemie, 1966, Bd. 6, H. 4, S. 320–335.
53. Graff L. Die organisation der Turbellaria Acoela. Leipzig, W. Engellman, 1891.
54. Graff L. Turbellaria. I. Acoela und Rhabdocoelida. In: Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Leipzig, C. F. Winter, 1904–1908, Bd. 4, Abt. 1, S. 1733–2599.
55. Horst C.J., van der. Hemichordata. In: Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Leipzig, C.F. Winter, 1939, Bd. 4, Abt. 4, Buch 2, T. I, 2, Lf. 1–6, S. 1–737.
56. Hylbom R. Studies on Palaeonemerteanes of the Gullmar Fjord area (West coast of Sweden). Arch. Zool., 1957, Bd. 10, S. 539–582.
57. Hyman L.H. The acoelomate bilateria – phylum Platyhelminthes. In: The invertebrates: Platyhelminthes and Rhynchocoela, The acoelomate bilateria, 1951. N.Y., Toronto, London, Mc Graw-Hill, 1951, v. 2, p. 52–458.
58. Hyman L.H. Phylum Chaetognatha. In: The invertebrates. Smaller coelomate groups. New York, Mc Graw-Hill, 1959, v. 5, p. 1–71.
59. Jennings J.B. and Gibson R. Observations on the nutrition of seven species of rhynchocoelan worms. Biol. Bull., 1969, v. 136, № 3, p. 405–433.
60. Kem W.R. Structure and action of nemertine toxins. Amer. Zool., 1985, v. 25, № 1, p. 99–111.
61. Kirsteuer E. New marine nemerteans from Nossi Be, Madagascar, results of the Austrian Indo-West Pacific expedition 1959/1960. Zool. Anz., 1967, Bd. 178, S. 110–122.
62. Knight-Jones E.W. On the nervous system of *Saccoglossus cambrensis* (Enteropneusta). Philos. Trans. Roy. Soc. London, 1952, Ser. B, v. 236, № 634, p. 315–354.
63. Knight-Jones E.W. Feeding in *Saccoglossus* (Enteropneusta). Proc. Zool. Soc. London, 1953, v. 123, Pt. 3, p. 637–654.
64. Krause R. Mikroskopische Anatomie der Wirbeltiere in Einzeldarstellungen. Berlin, Leipzig, W. de Gruyter und Co., 1923, Abt. 4.
65. Krishnan S. and Govindarajulu P. Observations on the biochemical composition of the enteropneust *Ptychodera clava*. Life Sci., 1968, v. 7, pt. 2, № 12, p. 629–632.
66. Lavker R.M. Fine structure of newt epidermis. Tissue Cell, 1972, v. 4, p. 663–675.
67. Lavker R.M. and Matoltsy G. Formation of horny cells. The fate of cell organelles and differentiation products in ruminal epithelium. J. Cell Biol., 1970, v. 44, p. 501–512.
68. Linna T.J., Finstad J. and Good R.A. Cell proliferation in epithelial and lympho-haematopoietic tissues of cyclostomes. Am. Zool., 1975, v. 15, p. 29–38.
69. Luther A. Studien über Acöle Turbellarian aus dem Finnischen Meeresbusen. Acta Soc. Fauna Flora fenn., 1912, Bd. 36, № 5, S. 1–60.
70. Macha N. and Petersen J.A. A histochemical study of epidermal mucous secretion in Enteropneusta (Hemichordata). Acta histochem., 1969, v. 32, № 2, p. 305–309.
71. Mamkaev Yu.V. Étude morphologique d'*Actinoposthia beklémischevi* n. sp. (Turbellaria, Acoela). Cahiers Biol. Mar., 1965, T. 6, № 1, p. 23–50.
72. Montgomery T.H. *Stichostemma eilhardi* nov. gen. nov. sp. Z. wiss. Zool., 1895, Bd. 59, S. 83–146.
73. Norenburg J.L. Structure of the nemertine integument with consideration of its ecological and phylogenetic significance. Am. Zool., 1985, v. 25, p. 37–51.
74. Nørrevang A. On the mucous secretion from the proboscis in *Harrimania kupfferi* (Enteropneusta). Ann. N.Y. Acad. Sci., 1965, v. 118, p. 1052–1069.
75. Oaks J. A. Ultrastructure of *Lineus ruber* (Rhynchocoela) epidermis. Tissue and Cell, 1978, v. 10, № 2, p. 227–242.
76. Pedersen K.J. Cytological and cytochemical observations on the mucous cells of *Convoluta convoluta*. XVI Intern Congr. Zool., Proceedings, 1963, v. 1, p. 82.
77. Pedersen K.J. Cytological and cytochemical observations on the mucous gland cells of an acoel turbellarian, *Convoluta convoluta*.

- In: Biology of Turbellaria: experimental Advances. N.Y., MSS inform. corp. 1973, p. 15–51.
78. Petersen J.A. and Longhi L. Amino acid distribution in Glossobalanus (Ptychoderidae, Enteropneusta, Hemichordata). A. – Histochemical study. Ann. Histochem., 1971, v. 16, N 4, p. 323–327.
 79. Riepen O. Anatomie und Histologie von Malacobdella grossa (Müll.). Z. wiss. Zool., 1933, Bd. 143, H. 3–4, S. 323–496.
 80. Ruiz-Trillo I., Riutort M., Fourcade H.M. et al. Mitochondrial genome data support the basal position of Acoelomorpha and the polyphyly of the Platyhelminthes. Mol. Phylogenet. Evol., 2004, v. 33, № 2, p. 321–332.
 81. Ruiz-Trillo I., Riutort M., Littlewood D.T. et al. Acoel flatworms: earliest extant bilaterian Metazoans, not members of Platyhelminthes. Science, 1999 v. 283, № 5409, p. 1919–1923.
 82. Schneider K.C. Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. Jena, G. Fischer, 1902.
 83. Sempere L.F., Martinez P., Cole C. et al. Phylogenetic distribution of microRNAs supports the basal position of acoel flatworms and the polyphyly of Platyhelminthes. Evol. Dev., 2007, v. 9, № 5, p. 409–415.
 84. Slinger J. and Gibson R. Biochemical observations on the phosphatase enzymes of five species of nemertean worms. Comp. Biochem. Physiol., 1974, v. 47 B, p. 279–288.
 85. Spengel J.W. Die Enteropneusten des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. In: Fauna und Flora des Golfes von Neapel. Berlin, Friedländer, 1893, Monogr. 18, S. 1–756.
 86. Spitzer R.H., Downing S.W. and Koch E.A. Metabolic-morphologic events in the integument of the Pacific hagfish (Eptatretus stoutii). Cell Tissue Res., 1979, v. 197, p. 235–255.
 87. Spitzer R.H., Koch E.A., Reid R.B. and Downing S.W. Metabolic-morphologic characteristics of the integument of teleost fish with mature lymphocystis nodules. Cell Tissue Res., 1982, v. 222, p. 339–357.
 88. Telford M.J., Lockyer A.E., Cartwright-Finch C. and 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, № 1519, p. 1077–1083.
 89. Turbeville J.M. and Ruppert E.E. Comparative ultrastructure and evolution of nemertines. Amer. Zool., 1985, v. 25, p. 53–71.
 90. Turbeville J.M., Schultz J. R. and Raff R.A. Deuterostome phylogeny and the sister group of the chordates: evidence from molecules and morphology. Mol. Biol. Evol., 1994, v. 11, № 4, p. 648–655.
 91. Welsch L.T. and Welsch U. Histologische und elektronen mikroskopische Untersuchungen an der praoralen Wimpergrube von Saccoglossus horsti (Hemichordata) und der hatschekschen grube von Branchiostoma lanceolatum (Acrania). Ein Beitrag zur Phylogenetischen Entwicklung der Adenohypophyse. Zool. Jb. Anat, 1978, Bd 100, S. 564–578.
 92. Westblad E. Studien über skandinavische Turbellaria Acoela. I. Ark. Zool., 1940, Bd. 32, № 20, S. 1–28.
 93. Westblad E. Studien über skandinavische Turbellaria Acoela. II. Ark. Zool., 1942, Bd. 33, № 14, S. 1–48.
 94. Westblad E. Studien über skandinavische Turbellaria Acoela. III. Ark. Zool., 1945, Bd. 36, № 5, S. 1–56.
 95. Whitear M. The nerves in frog skin. J. Zool (London), 1974, v. 172, p. 503–529.
 96. Whitear M. The skin of fishes including Cyclostomes. 2. Epidermis. In: Biology of the integument, Berlin ets., Springer, 1984, v. 2, p. 8–38.

HISTOCHEMICAL CHARACTERIZATION AND FUNCTIONAL SIGNIFICANCE OF THE EPIDERMAL GLAND CELLS IN SOME INVERTEBRATES IN PHYLOGENETIC ASPECT

M.V. Stolyarova and E.I. Valkovich

This paper reviews the basic results of findings on the structure and function of the epidermal gland cells in some invertebrates of different levels of organization. These data are compared with the results on the higher animals. Histochemical affinities of the epidermal gland cells in different animals are considered. The presence of the universal (ancient) cell types also found in mammals and in human is suggested. Marine invertebrate groups considered in this paper are characterized by a presence of a simple ciliated surface epithelium which fulfills different functions: locomotor, secretory, receptor, barrier, protective and absorption. In the process of phylogenesis, the epidermis of chordates underwent structural changes and intensification of protective function took place with the appearance of new protective mechanisms. The conclusion is done that the evolutionary development of surface epithelium is determined by its adaptation to environmental conditions and by the level of general organization; it followed the direction of intensification of protective function with the help of different mechanisms — mucus production, increase of cell layers number, intensive formation of cytoplasmic filaments, appearance of special protective structures in the form of cuticle or corneous layer.

Key words: *epidermis, gland cells, invertebrates, evolution*

Department of Histology and Embryology, St. Petersburg State Pediatric Medical Academy