

Строение органов чувств щетинкочелюстных (Chaetognatha). Сообщение 1. Ресничные полосы, ресничные пучки, ресничная петля

В.В. Малахов¹, Т.Л. Березинская¹, К.А. Соловьев²

Кафедра зоологии беспозвоночных, биологический факультет Московского государственного университета им. М.В.Ломоносова, Москва, 119899, Россия, e-mail: ¹vmalakhov@inbox.ru, ²kotsol@mail.ru

РЕЗЮМЕ: Описано тонкое строение ресничных полосок, ресничных пучков и ресничной петли у двух видов щетинкочелюстных: *Parasagitta elegans* и *Serratosagitta pseudoserratodentata*. Ресничные полосы представляют собой поперечные ряды моноцилиарных клеток с необычными вздутыми корешками, лишенными исчерченности. Ресничные пучки — это скопления или короткие продольные полосы моноцилиарных клеток с длинными исчерченными корешками. Ресничная петля представляет собой канал в толще покровного эпителия. Ресничная петля подразделена на внутренний канал, заполненный вздутыми электронно-светлыми микроворсинками, и наружную часть, несущую жгутики. Обсуждаются возможные функции изученных органов. Предполагается, что ресничные пучки — это рецепторы, реагирующие на прикосновение. Ресничные полосы, возможно, ответственны за восприятие колебаний определенной частоты. Функция ресничной петли может быть сравнима с функцией боковой линии рыб.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: щетинкочелюстные, органы чувств, ультраструктура, ресничные полосы, ресничные пучки, ресничная петля, *Parasagitta elegans*, *Serratosagitta pseudoserratodentata*.

Fine structure of sensory organs in chaetognaths. 1. Ciliary fence receptors, ciliary tuft receptors and ciliary loop

V.V. Malakhov¹, T.L. Berezinskaya¹, K.A. Solovyev²

Department of Invertebrate Zoology, Faculty of Biology, Moscow State University, Moscow, 119899, Russia, e-mail: ¹vmalakhov@inbox.ru, ²kotsol@mail.ru

ABSTRACT: The ultrastructural characteristics of ciliary fence receptors, ciliary tuft receptors and ciliary loop were studied in chaetognaths *Parasagitta elegans* and *Serratosagitta pseudoserratodentata*. Two types of ciliary fence receptors were described as ciliary fence receptors and ciliary tuft receptors. Ciliary fence receptors are short cross series of monociliary cells with unusual inflated non-striated roots. Ciliary tuft receptors are the group of short longitudinal series of monociliary cells with long striated roots. Ciliary loop is a gutter in integumentary epithelium. Ciliary loop subdivided into an internal canal filled with inflated electron-lucent microvilli, and an external part carrying cilia. Possible functions of studied organs are discussed: Ciliary tuft receptors are proposed to be the tactile receptors whereas ciliary fence receptors are probably responsible for the perception of different oscillation frequencies. Ciliary loop function may be analogous to the function of fish lateral line system.

KEYWORDS: Chaetognatha, sensory organs, ciliary fence receptors, ciliary tuft receptors, ciliary loop, *Parasagitta elegans*, *Serratosagitta pseudoserratodentata*.

Введение

Щетинкочелюстные (Chaetognatha) — морские хищные беспозвоночные, представляющие отдельный тип животного царства неясного систематического положения. Щетинкочелюстные обладают богатым набором сложно устроенных органов чувств, что, вероятно, связано с их хищным способом питания подвижной добычей (мелкими ракообразными и другими, преимущественно планктонными организмами). Органы чувств щетинкочелюстных несколько раз становились объектом исследования современными методами (Eakin, Westfall, 1964; Scharrer, 1965; Bone, Pulsford, 1978; Feigenbaum, 1978; Welsch, Storch, 1983; Малахов, Фрид, 1984; Goto, Yoshida, 1984; 1987; Березинская, Малахов, 1995; Shinn, 1997), однако сведения об организации чувствительных органов этих животных еще далеко не полны.

Задача настоящей работы — представить реконструкцию тонкого строения органов чувств щетинкочелюстных, опираясь на оригинальные ультраструктурные исследования двух видов: *Parasagitta elegans* (Verill, 1873) и *Serratosagitta pseudoserratodentata* (Tokio, 1939).

Материал и методика

Материалом для настоящей работы служили ювенильные особи *P. elegans* с длиной тела 4–5 мм, собранные в Кандалакском заливе Белого моря. Половозрелые особи *S. pseudoserratodentata* были собраны в юго-восточной части Тихого океана (36°55' ю.ш. и 169°5' в.д.). Материал был фиксирован в 2,5%-м растворе глутаральдегида на какодилатном буфере с постфиксацией раствором 1%-го OsO_4 (для чего заранее приготовленный 4%-й раствор OsO_4 на дистиллированной воде доводили до концентрации 1%-го какодилатным буфером). После этого материал обезвоживали последовательно в спиртах возрастающей крепости, переводили в ацетон и заливали в эпон. Ультратонкие срезы после контрастирования раствором уранилацетата и окраски цитратом свинца по Рейнольдсу изучали и фото-

графировали в трансмиссионном электронном микроскопе “Jeol”. Для *P. elegans* были исследованы ресничные пучки, ресничные полоски, ресничная петля и ретроцеребральный орган, для *S. pseudoserratodentata* были изучены ресничная петля и глаза. Глаза были исследованы только у *S. pseudoserratodentata*, поскольку у мелких ювенильных особей *P. elegans* они были не вполне сформированы. Мы не использовали в работе данные по строению ресничных пучков и полосок *S. pseudoserratodentata* (хотя они имеются у этого вида), поскольку их сохранность при выбранном методе фиксации оказалась неудовлетворительной.

Результаты

Набор и расположение органов чувств у обоих исследованных видов сходны. На головном конце располагаются глаза, представляющие собой округлые в плане тельца с разветвленным пигментным пятном, залегающие под эпителием спинной стороны (Рис. 1). Ресничная петля представляет собой вытянутый в длину, замкнутый на переднем и заднем концах орган, расположенный на спинной стороне головы и шейного участка тела. Передняя часть ресничной петли проходит между глазами (Рис. 1). Следует отметить, что ресничная петля не всегда заметна при исследовании фиксированных экземпляров *in toto*. Ретроцеребральный орган представляет собой парное образование в толще церебрального ганглия, которое открывается наружу порой на спинной стороне головы впереди глаз и ресничной петли (Рис. 1). Группы склеенных между собой неподвижных ресничек, выступающих над поверхностью тела, представляют собой так называемые “ресничные пучки”. Ресничные полоски — это расположенные в поперечном направлении короткие полоски неподвижных ресничек. Ресничные пучки и ресничные полоски расположены по всему телу, однако на головном конце они более многочисленны, и в их расположении выявляется отчетливая двусторонняя симметрия (Рис. 1).

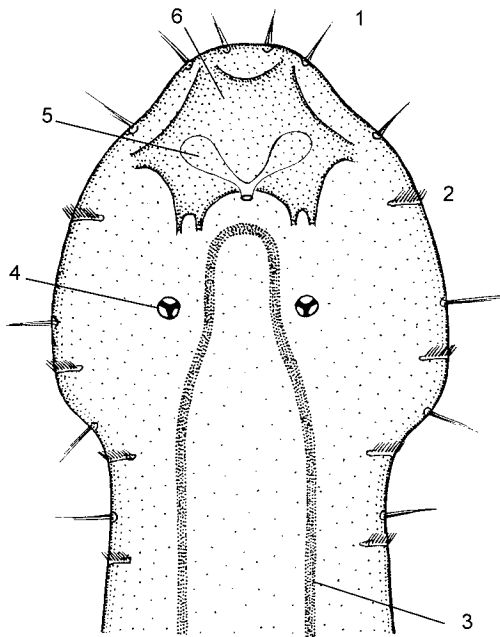


Рис. 1. Схема расположения органов чувств на головном конце щетинкочелюстных, вид со спинной стороны.

Обозначения: 1 — ресничные пучки, 2 — ресничные полоски, 3 — ресничная петля, 4 — глаза, 5 — ретроцеребральный орган, 6 — церебральный ганглий.

Fig. 1. Diagram of the arrangement of sensory organs in the chaetognath head, dorsal view.

1 — ciliary tufts, 2 — ciliary fences, 3 — ciliary loop, 5 — retrocerebral organ, 6 — cerebral ganglion.

Ресничная полоска образована двумя или тремя рядами моноцилиарных клеток. В состав каждого ряда входит 10–12 клеток, таким образом, ресничная полоска содержит от 20 до 36 ресничек. Апикальные концы клеток чередуются таким образом, что реснички в составе полоски расположены в шахматном порядке. Клетки ресничной полоски имеют колбовидную форму, то есть имеется расширенное основание, в котором находятся ядро, митохондрии и эндоплазматический ретикулум, и узкая апикальная часть, в которой помещается базальное тельце и корешок единственной реснички (Рис. 2А, 3А). В поперечном сечении апикальные участки клеток имеют форму неправильного многоугольника. Апикальные участки соседних клеток свя-

заны друг с другом опоясывающими десмосомоподобными контактами.

Реснички имеют типичное строение, каждая из них окружена венчиком микроворсинок (Рис. 2А, 3А). Вблизи вершин микроворсинок заметен гранулярный экстраклеточный материал. От базального тельца реснички отходит корешок необычного строения. Он представляет собой удлиненное образование фиброзной природы, соединенное с базальным тельцем (Рис. 3А). Направленный вглубь клетки конец корешка обычно расширен и закруглен. Диаметр корешка в наиболее широкой задней части составляет 400–500 нм, а длина достигает 1,5 мкм. Внутри корешка заметны расположенные одна за другой округлые пустоты (Рис. 3А). Никаких следов типичной для корешков ресничек исчерченности отметить не удалось. От корешков радиально отходят многочисленные тонофиламенты, связанные с десмосомоподобными утолщениями цитоплазматической мембраны клетки. Мембраны соседних клеток на одном и том же уровне, в области расположения корешков, извилисты и укреплены темным материалом, причем выпуклости одной клетки входят в вогнутости другой. Таким образом, через систему филаментов и извилистые десмосомоподобные контакты, корешки ресничек связаны друг с другом, что, вероятно, способствует механической прочности ресничной полоски.

Ядра клеток ресничной полоски овальные, по преимуществу с пристеночным хроматином. Вблизи ядра располагаются крупные удлиненные митохондрии, частично заходящие в узкую апикальную часть клетки (Рис. 2А, 3А). В расширенной базальной части имеются каналцы шероховатого ретикулюма, в апикальной части клетки встречаются пузырьки гладкого ретикулюма. Нам не удалось отметить отхождения аксонов от расширенной базальной части клеток ресничной полоски.

Ресничный пучок представляет собой скопление 30–35 моноцилиарных клеток. Собранные вместе апикальные участки кле-

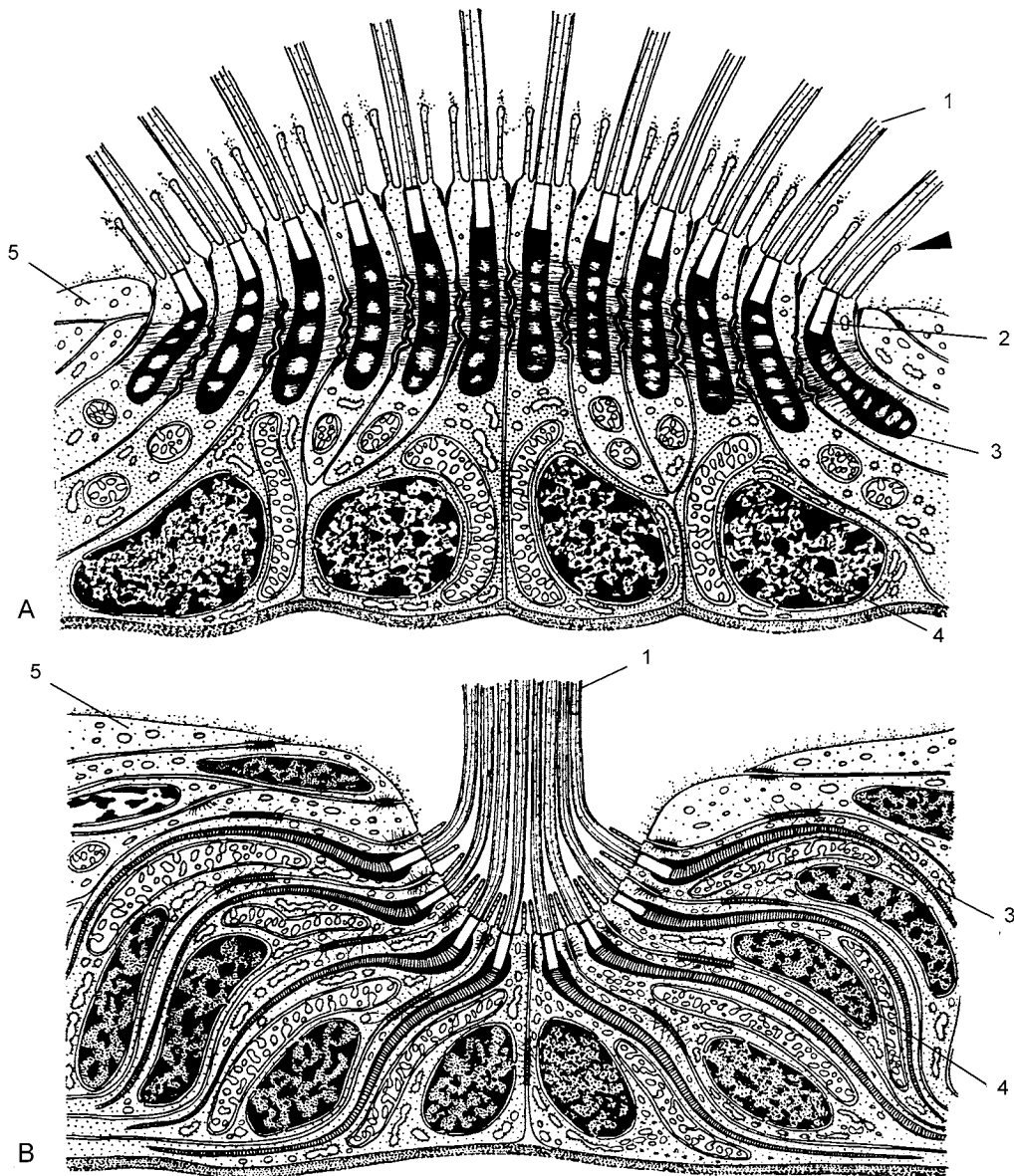


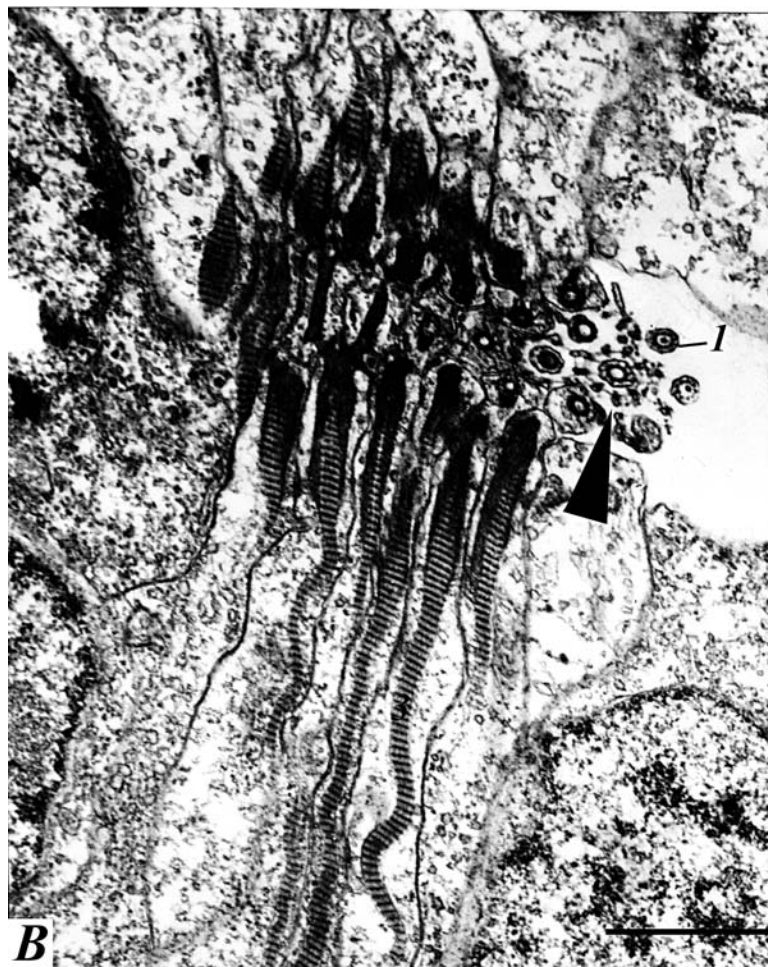
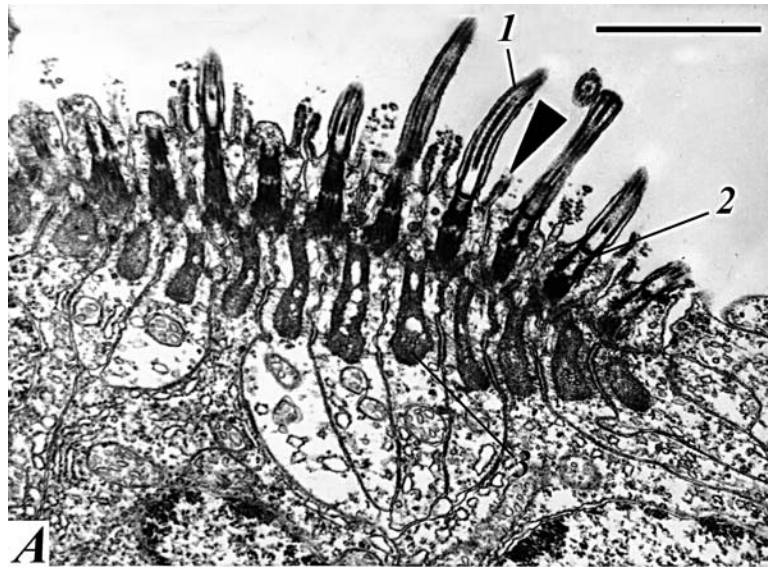
Рис. 2. Схема организации ресничной полосы (А) и ресничного пучка (В) *Parasagitta elegans*. Обозначения: 1 — ундулоподий, 2 — базальное тело, 3 — корешок жгута, 4 — ядро моноцилиарной клетки, 5 — покровный эпителий. Стрелки указывают на микроворсинки.

Fig. 2. Diagram of the structure of ciliary fence receptor (A) and ciliary tuft receptor (B) in *Parasagitta elegans*.

1 — undulapodium, 2 — basal body, 3 — ciliary rootlet, 4 — nucleus of monociliary cell, 5 — epidermis. Arrows indicate the microvilli.

Рис. 3. Тонкое строение ресничной полосы и ресничного пучка *Parasagitta elegans*. Масштаб 2 мкм. А — ресничная полоска на поперечном срезе через тело животного, В — ресничный пучок на косо-тангентальном срезе через поверхность тела. Обозначения см. на Рис. 2.

Fig. 3. Fine structure of ciliary fence receptors and a ciliary tuft receptor in *Parasagitta elegans*. Scale bar: 2 μm . А — ciliary fence receptor in transverse section, В — ciliary tuft receptor in oblique surface section. See labelling on Fig. 2.



ток образуют дно небольшой ямки или продольно ориентированной канавки на поверхности покровного эпителия, со дна которой поднимается пучок неподвижных ресничек типичного строения (Рис. 2В, 3В). Каждая ресничка окружена венчиком микроворсинок, вокруг которых обнаруживается рыхлый неклеточный материал. Многоугольные в сечении апикальные участки клеток связаны друг с другом опоясывающими контактами (Рис. 3В). От базального тельца реснички отходит длинный извилистый корешок, тянущийся далеко вглубь клетки (Рис. 2В, 3В). В области прикрепления к базальному тельцу корешок окружен чехлом из электронно-плотного материала, который, постепенно истончаясь, сходит на нет по мере продвижения вглубь клетки (Рис. 3В). Внутри этого чехла и далее по ходу корешка последний сохраняет типичную для этой структуры поперечную исчерченность (Рис. 3В).

Веретеновидные тела клеток ресничного пучка собраны в две группы, расходящиеся в разные стороны так, что исчерченные корешки тянутся перпендикулярно переднезадней оси животного в двух противоположных направлениях (Рис. 2В, 3В). Апикальные части клеток, наоборот, собраны в три коротких ряда, вытянутых в направлении переднезадней оси (Рис. 3В). В расширенной части клетки помещается овальное ядро, крупные продолговатые митохондрии, цистерны шероховатого и гладкого ретикулома. Хотя клетки ресничного пучка имеют веретеновидную форму, мы не можем утверждать, что сужающаяся базальная часть клетки переходит в аксон.

Ресничная петля представляет собой канал в толще покровного эпителия (Рис. 4–6). Дно и боковые стенки этого канала образованы трапециевидными клетками. В базальной расширенной части этих клеток располагаются округлые ядра, комплексы Гольджи, округлые митохондрии (Рис. 4–6). Суженные апикальные участки клеток содержат пузырьки гладкого и шероховатого ретикулома, а у *S. pseudoserratodentata* — от-

носительно крупные (0,5–0,8 мкм) вакуоли с рыхлым содержимым (Рис. 4А). От апикальных участков эпителиальных клеток, образующих дно и боковые стенки канала, отходят реснички (по одной на клетку) и вздутые электронно-прозрачные микроворсинки (Рис. 4–6). В апикальных участках клеток располагаются базальные тела ресничек, от которых отходят короткие исчерченные корешки типичного строения (Рис. 5В). У *P. elegans* базальные тельца и исчерченные корешки обнаружены во всех клетках ресничной петли: и в моноцилиарных, и в микровиллярных (Рис. 5, 6). У *S. pseudoserratodentata* базальные тельца обнаружены только в клетках, от которых отходят реснички.

Реснички и микровилли, изгибаясь, идут внутри канала ресничной петли, заполняя его целиком, так что, собственно, никакой полости внутри него нет (Рис. 4–6). Сами реснички и микроворсинки на срезах, ориентированных перпендикулярно к переднезадней оси животного, обычно видны срезаемыми поперечно или косо. При этом прозрачные пузырьковидные микроворсинки образуют продольно ориентированный пучок, расположенный ближе к средней линии тела, тогда как реснички проходят снаружи от микроворсинок, то есть дальше от средней линии тела (Рис. 6). Это разделение ресничной петли на внутренний круг, выполненный прозрачными микроворсинками, и наружный, в котором идут реснички, лучше выражен у *S. pseudoserratodentata* (Рис. 4), тогда как у *P. elegans* реснички могут идти и между микроворсинок (Рис. 5). Возможно, однако, эта особенность объясняется тем, что ресничная петля *P. elegans* исследована у ювенильных особей.

Снаружи канал ресничной петли перекрыт отростками эпителиальных клеток, которые связаны друг с другом протяженными и извилистыми десмосомоподобными контактами (Рис. 4, 5). В этой клеточной “крыше” имеются каналы для прохождения ресничек (Рис. 4, 5). Вышедшие на поверхность тела реснички образуют видимый сна-

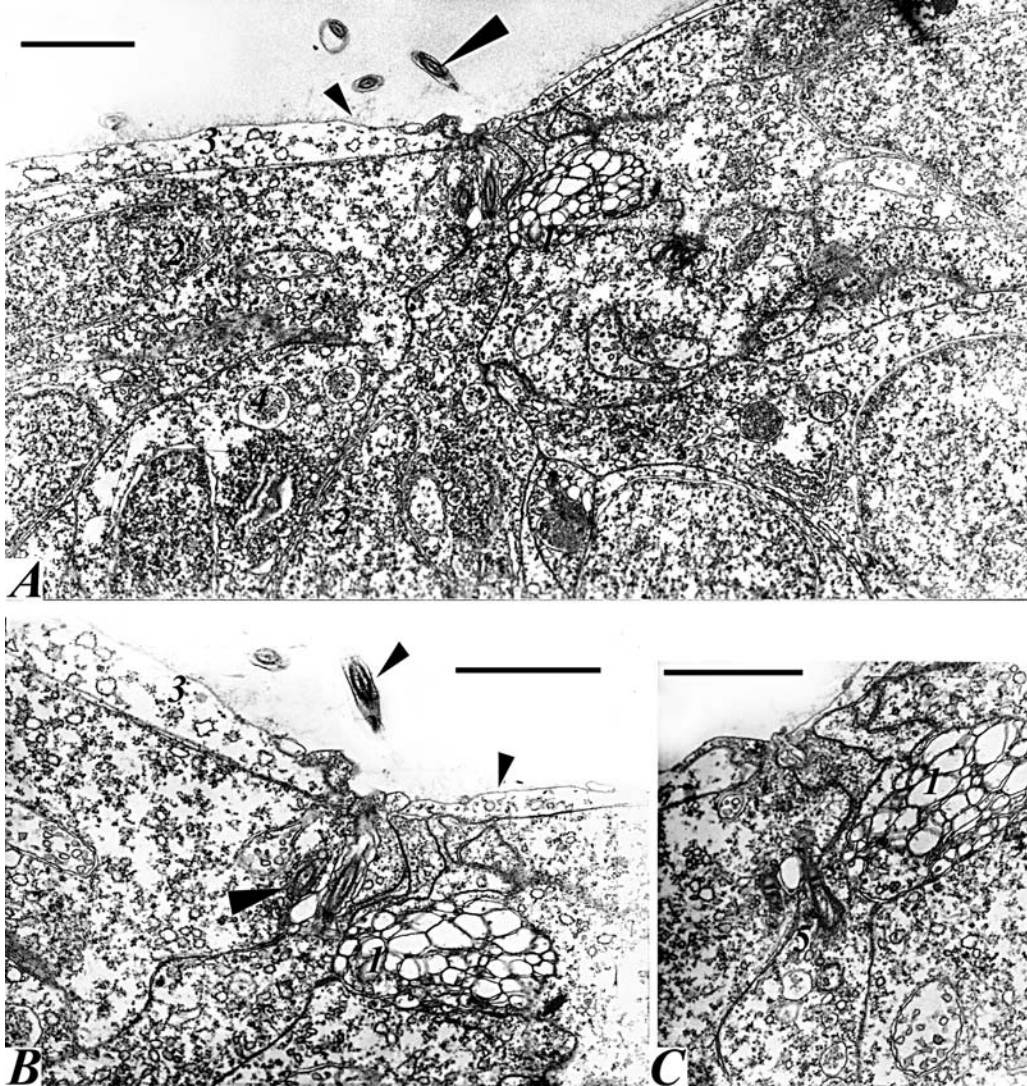


Рис. 4. Тонкое строение ресничной петли *Serratosagitta pseudoserratodentata*

A — поперечный срез одной половины ресничной петли, B, C — увеличенные изображения канала и жгутиков. Масштаб: A — 2 мкм; B, C — 1 мкм.

Обозначения: 1 — канал, заполненный вздутыми микроворсинками, 2 — ядра клеток ресничной петли, 3 — покровный эпителий, 4 — вакуоли с рыхлым материалом, 5 — базальное тело. Крупные стрелки указывают на ундулоподии, мелкие стрелки указывают на рыхлый материал на поверхности эпителия.

Fig. 4. Fine structure of the ciliary loop in *Serratosagitta pseudoserratodentata*

A — transverse section through the half of ciliary loop (bar 2 μm), B, C — canal and cilia at higher magnification. Scale bar: A — 2 μm; B, C — 1 μm.

1 — canal filled with microvilli, 2 — nuclei of the ciliary loop cells, 3 — epidermis, 4 — vacuoles filled with loose material, 5 — basal body. Large arrows indicate undulapodia, small arrows indicate loose material at the surface of epidermis.

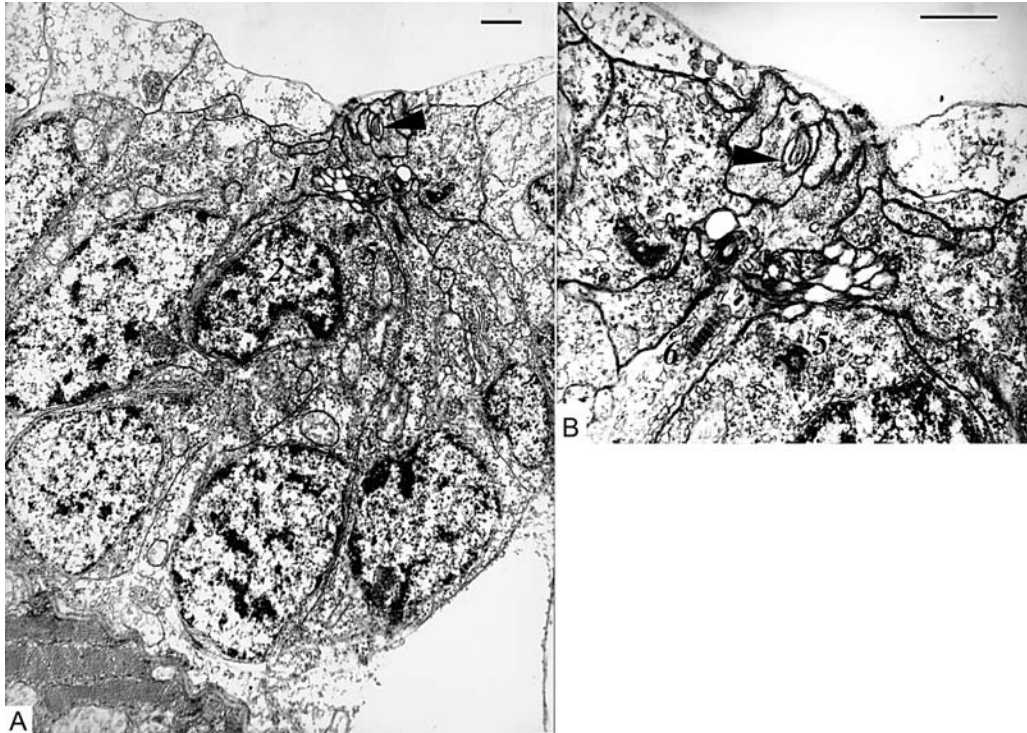


Рис. 5. Тонкое строение ресничной петли *Parasagitta elegans*.

A — поперечный срез одной половины ресничной петли, B — увеличенные изображения канала и жгутиков. Масштаб: A — 2 мкм; B — 1 мкм.

Обозначения: 6 — исчерченный корешок, остальные обозначения см. на Рис. 4.

Fig. 5. Fine structure of the ciliary loop in *Parasagitta elegans*.

A — transverse section through the half of ciliary loop (bar 2 μm), B,C — canal and cilia at higher magnification. Scale bar: A — 2 μm; B — 1 μm.

See the labelling on Fig. 4, except 6 — striated rootlet.

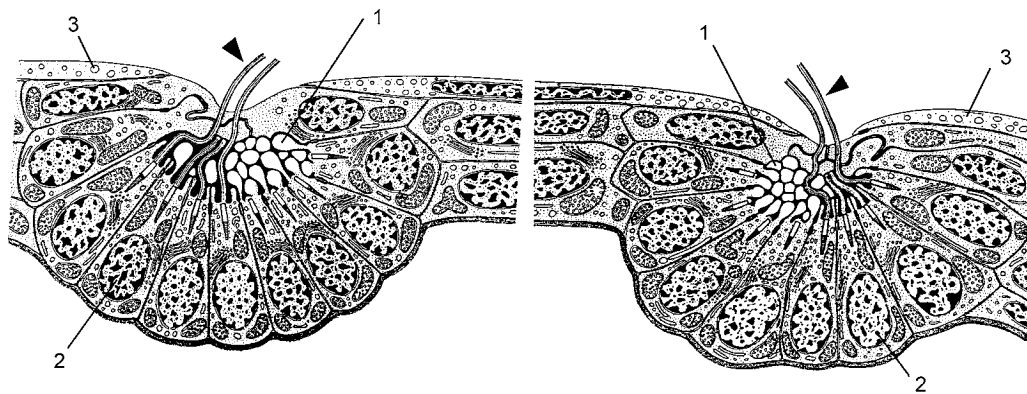


Рис. 6. Схема строения ресничной петли *Parasagitta elegans* на поперечном срезе. Обозначения на Рис. 4.

Fig. 6. Diagram of the ciliary loop of *Parasagitta elegans* in transverse section. See the labelling on Fig. 4.

ружи контур ресничной петли, который обычно изображается на рисунках внешне-го вида щетинкочелюстных. На поверхности эпителия вдоль ресничной петли обнаруживается тонковолокнистый рыхлый материал (Рис. 4А, В).

Обсуждение

В литературе, посвященной органам чувств щетинкочелюстных, имеются сведения о расположении и строении так называемых “ciliary fence receptors” (Bone, Pulsford, 1978; Feigenbaum, 1978; Nagasawa, Marumo, 1982; Feigenbaum, Maris, 1984; Shinn, 1997). Указывается, в частности, что эти органы (название которых буквально можно перевести на русский язык как “ресничные заборчики”) могут быть ориентированы продольно или поперечно относительно оси тела животного, причем последняя ориентация встречается чаще (см. Feigenbaum, 1978). В действительности, под названием “ciliary fence receptors” рассматриваются два типа чувствительных органов. Первый тип — тот, что мы называем “ресничная полоска” и за которым мы предлагаем сохранить в переводе на английский язык термин “ciliary fence receptor”. Эти органы представляют собой несколько ориентированных перпендикулярно к оси тела параллельных рядов ресничных чувствительных органов. Клетки этих органов характеризуются весьма своеобразными корешками, отходящими от базальных телец. Корешки клеток ресничной полоски — это относительно короткие и толстые структуры, лишённые типичной для ресничных корешков исчерченности (см. Shinn, 1997; данные настоящей работы).

Второй тип органов — тот, что мы называем “ресничный пучок”, который мы предлагаем переводить на английский язык термином “ciliary tuft receptor”. Они представляют собой группу клеток, погруженных в ямку или короткую продольную канавку, реснички которых соединены в жесткий пучок. Для этих клеток характерны исчерченные корешки, отличающиеся от обычных

ресничных корешков только большей длиной и мощностью (Рис. 2В). Тонкое строение этих органов впервые подробно описывается в настоящей статье. У живых щетинкочелюстных ресничные пучки выглядят как жесткие остроконечные рецепторы, торчащие над поверхностью тела (Рис. 1). Тем не менее, ресничные пучки, описанные в настоящей работе, отличаются от толстых чувствительных ресничек, известных для *Spadella cephaloptera* (см. Bone, Pulsford, 1978). У последнего вида имеются жесткие торчащие над поверхностью тела толстые одиночные реснички, диаметр которых в два раза превышает толщину обычных ресничек, а число микротрубочек увеличено по сравнению с нормальной формулой (Bone, Pulsford, 1978).

В настоящей работе нам не удалось изучить связи ресничных полосок и ресничных пучков с центральной нервной системой. По данным других авторов (Welsch, Storch, 1983), базальные участки ресничных клеток образуют синаптические контакты на отростках нервных клеток, которые, предположительно, выходят из нервных ганглиев. Таким образом, ресничные клетки обсуждаемых органов принадлежат к так называемым “вторично-чувствующим” клеткам.

До сих пор нет прямых физиологических данных о типе рецепции ресничных полосок и ресничных пучков, хотя наиболее вероятно для этих органов рецепция механических раздражений. Ресничные пучки, торчащие над поверхностью тела, вероятно, реагируют на прямое прикосновение (тактильные рецепторы). Для ресничных полосок предполагается более сложный тип рецепции, а именно улавливание характерных вибраций, производимых добычей (Feigenbaum, Reeve, 1977). Так, при помещении искусственного вибратора на расстоянии около 3 мм от головного конца щетинкочелюстных последние отвечали бросками. При этом количество бросков зависело от частоты вибрации: щетинкочелюстные атаковали вибратор чаще, если его частота была близка к частоте колебаний, произво-

димых ножками копепод (Feigenbaum, Reeve, 1977).

Ресничная петля (“ciliary loop”) — один из наименее исследованных органов щетинкочелюстных. Первые сведения о тонком строении этого органа появились в 1984 г. (Малахов, Фрид, 1984) для *Sagitta glacialis*. Позднее эти сведения были дополнены схемой организации ресничной петли у *Adhisagitta hispida* (см. Shinn, 1997). Следует отметить, что особи, определенные нами в работе 1984 г. (Малахов, Фрид, 1984) как *S. glacialis*, в действительности были ювенильными экземплярами *Parasagitta elegans*. Общий план строения ресничной петли у всех трех исследованных к настоящему моменту видов (*P. elegans*, *S. pseudoserratodentata*, *A. hispida*) одинаков. Ресничная петля представляет собой канал в толще покровного эпителия, в котором выделяется наружная часть, несущая жгутики, и внутренняя часть (собственно канал), заполненная (у *P. elegans*, *S. pseudoserratodentata*) вздутыми микроворсинками эпителиальных клеток или секретом железистых клеток (у *A. hispida*).

Ресничная петля иннервируется парными нервами, отходящими от церебрального ганглия (Ritter-Zahony, 1909). Предполагается, что эти нервы состоят из отростков чувствительных клеток ресничной петли (Shinn, 1997) и, таким образом, клетки этого органа могут рассматриваться как первично-чувствующие.

Функция ресничной петли остается загадочной. В разное время для нее предполагались такие функции как хеморецепция, механорецепция, экскреция продуктов обмена, производство секрета для склеивания сперматозоидов (см. Ghirardelli, 1968). По данным John (1933), обездвиженные в крепком солевом растворе щетинкочелюстные реагировали на тонкую струю воды только в том случае, когда она была направлена на ресничную петлю. В то же время, показано отсутствие реакции животного на непосредственное тактильное раздражение ресничной петли (Horridge, Boulton, 1967). Ресничная петля — относительно протяженный

орган, представляющий собой канал в толще многослойного эпителия. Среди других групп беспозвоночных нет аналогов ресничной петли щетинкочелюстных. Отдаленное сходство с ресничной петлей щетинкочелюстных можно усмотреть лишь в боковой линии рыб, которая также представляет собой канал в толще многослойного эпителия и несет выступающие наружу ресничные рецепторы (Coombs et al., 1989; Pickles, Rouse, 1991). Свидетельствует ли это о сходном типе рецепции, могут показать только физиологические эксперименты.

Литература

- Березинская Т.Л., Малахов В.В. 1995. Тонкое строение глаз *Serratosagitta pseudoserratodentata* (Chaetognatha) // Зоологический журнал. Т.74. Вып.12. С.129–133.
- Малахов В.В., Фрид М.Г. 1984. Строение ресничной петли и ретроцеребрального органа *Sagitta glacialis* (Chaetognatha) // Доклады Академии наук. Т.277. С.763–765.
- Bone Q., Pulsford A. 1978. The arrangement of ciliated sensory cells in *Spadella* (Chaetognatha) // Journal of Marine Biology Association of U.K. Vol.58. P.565–570.
- Coombs, S., Görner, P., Münz, H. 1989. The Mechanosensory Lateral Line. Neurobiology and Evolution. New York: Springer-Verlag. 418 p.
- Eakin R.M., Westfall J.A. 1964. Fine structures of the eye of a chaetognath // Journal of Cell Biology. Vol.21. P.115–131.
- Feigenbaum D.L. 1978. Hair fan patterns in the Chaetognatha // Canadian Journal of Zoology. Vol.56. P.536–546.
- Feigenbaum D.L., Maris R.C. 1984. Feeding in the Chaetognatha // Annual Review of Oceanology and Marine Biology. Vol.22. P.343–392.
- Feigenbaum D.L., Reeve M.R. 1977. Prey detection in the Chaetognatha: response to a vibrating probe and experimental determination of attack distance in large aquaria // Limnology and Oceanology. Vol.22. P.1052–1058.
- Ghirardelli E. 1968. Some aspects of the biology of chaetognaths // Advances in Marine Biology. Vol.6. P.271–375.
- Goto T., Yoshida M. 1984. Photoreception in Chaetognatha // M.A. Ali (ed.). Photoreception and vision in invertebrates. NATO ASI series A. New York: Plenum Publishing Corporation. P.727–742.
- Goto T., Yoshida M. 1987. Nervous system in Chaetognatha // M.A. Ali (ed.). Nervous system in invertebrates. NATO ASI series A. New York and London: Plenum Press. P.461–481.
- Horridge G.A., Boulton P.S. 1967. Prey detection by Chaetognatha via a vibration sense // Proceeding of Royal Society. London. Vol.168. P.413–419.
- John C.C. 1933. Habitats, structure, and development of *Spadella cephaloptera* // Quarterly Journal of Micro-

- scopical Sciences. Vol.75. P.625–696.
- Nagasawa S., Marumo R. 1982. Ultrastructure of ciliary sense organs of a pelagic chaetognath *Sagitta nagaе* Alvarino // La Mer. T.20. P.141–150.
- Pickles J.O., Rouse G.W. 1991. Paired Development of Hair Cells in Neuromasts of the Teleost Lateral Line // Proceedings: Biological Sciences. Vol.246. P.123–128.
- Ritter-Zahony R. 1908. Zur Anatomie des Chaetognathenkopfs // Denkschriften von Akademie der Wissenschaften. Wien. Bd.84. S.33–41.
- Scharrer E. 1965. The fine structure of the retrocerebral organ of *Sagitta* (Chaetognatha) // Life Science. Vol.4. P.923–926.
- Shinn G.L. 1997. Chaetognatha // F.W. Harrison, E.E. Ruppert (eds.). Microscopic Anatomy of Invertebrates. Vol.15. P.103–221.
- Welsch U., Storch V. 1983. Fine structural and enzyme histochemical observations on the epidermis and the sensory cells of *Sagitta elegans* (Chaetognatha) // Zoologische Anzeiger. Jena. Bd.210. P.34–43.