



*на правах рукописи*

**Темерева Елена Николаевна**

**Фороиды (Phoronida):  
строение, развитие, мировая фауна, филогения**

**03.00.08 – зоология**

**Автореферат  
диссертации на соискание ученой степени  
доктора биологических наук**

**Москва – 2008**

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

Научный консультант      доктор биологических наук,  
профессор, член-корр. РАН  
Малахов Владимир Васильевич

Официальные оппоненты: доктор биологических наук,  
академик РАН  
Адрианов Андрей Владимирович,  
Институт биологии моря ДВО РАН;  
доктор биологических наук  
Зезина Ольга Николаевна  
Институт океанологии РАН;  
доктор биологических наук  
Бритаев Темир Аланович,  
Институт проблем экологии  
и эволюции им. А.Н. Северцова РАН

Ведущая организация: Санкт-Петербургский государственный университет.

Защита состоится «27» октября 2008 г. в 15 ч. 30 мин. на заседании диссертационного совета Д 501.001.20 в Московском государственном университете имени М.В. Ломоносова по адресу: 119991, Москва, МГУ имени М.В. Ломоносова, Биологический факультет.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова.

Автореферат разослан «26» сентября 2008 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета  
кандидат биологических наук



Барсова Лариса Ивановна

**Актуальность темы.** Форониды — морские организмы, имеющие всесветное распространение и обнаруженные во всех акваториях Мирового океана за исключением антарктических широт. Phoronida — тип животного царства, в составе которого насчитывается всего 12 видов. Некоторые из этих видов могут достигать огромной численности — до 94000 экз./кв.м (Emig, 1982). Как показали результаты наших исследований, в морях России обитает 8 видов форонид, которые образуют обширные поселения в акваториях Черного и Японского морей (Скарлато и др., 1967; Тарасов, 1978). Из-за большой численности форониды доминируют в некоторых морских сообществах (особенно на мягких грунтах) и определяют их состав. Большинство форонид имеет планктотрофных личинок, которые живут в планктоне 1–3 месяца. За это время они достигают большой численности и составляют значительную долю меропланктона. Многочисленность форонид и их личинок делает эту группу важной при изучении состава донных и планктонных сообществ, учете биоразнообразия и проведении различных других гидробиологических, экологических и зоологических работ.

Форониды имеют необычный план строения, а сама группа — исключительно интересная с точки зрения сравнительной анатомии и эмбриологии. По совокупности признаков она занимает промежуточное положение между типичными первичноротыми (Protostomia) и вторичноротыми (Deuterostomia) животными. В связи с этим положение форонид в системе животного царства долгое время оставалось невыясненным. Большинство исследователей сближали форонид и вторичноротых животных на основании организации целомической системы и особенностей эмбриологии. В некоторых крупных зоологических руководствах форониды рассматриваются как одна из наиболее примитивных групп Bilateria, и само рассмотрение билатерально симметричных животных начинается с форонид (Remane et al., 1975). Надтиповой таксон Lophophorata, куда вместе с форонидами включают мшанок и брахиопод, долгое время рассматривался и рассматривается некоторыми исследователями до сих пор как базальный среди всех Radiata (Jefferies, 1986; Ax 1989, 2000). Однако, согласно новым данным, полученным современными методами молекулярной филогенетики, форониды рассматриваются как группа, родственная первичноротым животным — аннелидам, моллюскам, плоским червям (Halanych et al., 1995). Эта точка зрения пока не нашла никаких подтверждений со стороны классической анато-

мии и эмбриологии, поэтому положение форонид в системе животного царства так и остается невыясненным, а разрыв в представлениях морфологов и молекулярных филогенетиков не только не уменьшается, а лишь увеличивается со временем.

**Цели и задачи исследования.** Целью настоящей работы является реконструкция морфологии, развития, таксономической структуры, плана строения и филогении Phoronida — отдельного типа животного царства.

В задачи исследования входило:

1. осуществить полную реконструкцию анатомической организации взрослых форонид;
2. изучить ультраструктуру всех тканей и органов взрослых животных;
3. исследовать эмбриональное развитие форонид;
4. изучить анатомическую организацию и ультраструктуру всех тканей и органов у личинок форонид, принадлежащих разным родам;
5. провести изучение метаморфоза личинок форонид и проследить судьбу в метаморфозе отдельных органов;
6. составить синопсис мировой фауны взрослых форонид с подробными описаниями морфологических и анатомических особенностей животных из различных акваторий Мирового океана. Составить расширенные и дополненные описания видов и ключ для их определения;
7. изучить личиночное развитие форонид, а так же морфологию и анатомию актинотрох из планктонных проб, собранных в ходе экспедиций институтов РАН, составить полные описания всех известных к настоящему времени личинок форонид и ключ для их определения;
8. дать объяснение необычному плану строения форонид и пересмотреть филогенетические отношения этой группы с учетом данных морфологии и молекулярной филогенетики.

**Научная новизна.** Предложена оригинальная схема для объяснения плана строения форонид и новая концепция их филогении, которая объединяет традиционные взгляды сравнительных анатомов и новые молекулярные данные.

В ходе детальных исследований морфологии, микроскопической анатомии и ультраструктуры форонид обнаружено, что группа в целом характеризуется чрезвычайно примитивной морфологической, гистологической и цитологической организацией. Все ткани и системы органов демонстрируют архаичное строение: покровный эпидермис образован моноцилиарными клетками, в которых базальным телом жгута является

одна из центриолей; все элементы нервной системы залегают в толще покровного эпителия и имеют организацию интраэпидермального плексуса; энтодермальный эпителий желудка и средней кишки образован эпителиально-мышечными моноцилиарными клетками, подобное строение энтодермы ставит форонид в особое положение среди всех Bilateria. Строение половой системы форонид так же демонстрирует черты архаичности: постоянно существующих гонад у форонид нет, половые клетки развиваются из клеток целомической выстилки, образующих стенки кровеносных сосудов.

Впервые проведен морфо-функциональный анализ пищедобывательного аппарата фороонид и выявлен механизм размерной сегрегации частиц.

Впервые обнаружены и сформулированы некоторые закономерности эмбрионального развития форонид, доказан радиальный тип дробления яйца. Впервые обнаружено, что борозды четвертого и пятого делений дробления проходят по-разному в зависимости от типа развития. Впервые обнаружено два источника и два способа формирования целомической мезодермы. Впервые выделено два типа планктотрофных личинок форонид, различающихся особенностями морфологии, анатомии и биологии. Выявлена корреляция между типом развития и типом личинки.

Впервые проведенное детальное исследование всех систем органов личинок форонид позволило выявить ряд уникальных черт их организации: моноцилиарные эпителиально-мышечные клетки в покровах (в том числе и в ресничных шнурах) и целомических выстилках; наличие развитой кровеносной системы (это необычная черта строения планктонных личинок); наличие двух типов организации целомической системы, в том числе тримерной системы у личинок рода *Phoronopsis*.

Впервые изучен метаморфоз *Phoronopsis harmeri*. Впервые для форонид показано возникновение дефинитивных щупалец из проксимальных концов личиночных щупалец. Впервые прослежена преемственность между пищеварительной системой взрослых форонид и их личинок. Впервые прослежена судьба в метаморфозе выделительных органов форонид и предложена схема их развития в филогенезе. Впервые достоверно установлено, что латеральные мезентерии в метаморфозе появляются в результате активной пролиферации клеток целомической выстилки туловищного целома. Впервые предложена оригинальная схема филогенетического развития латеральных мезентериев и плана строения форонид.

Найдено и описано 2 новых для науки вида форонид (в дополнение к 10 ранее известным). Впервые найдены и описаны форониды в арктическом бассейне Мирового океана, в Беринговом море, у тихоокеанского побережья Камчатки. 3 вида форонид впервые зарегистрированы в морях России (в дополнение к 5 известным). Впервые составлен полный ключ для определения всех известных видов форонид с учетом особенностей анатомической организации форонид из разных акваторий Мирового океана.

Впервые описана морфология и анатомия личинок форонид, постоянно обнаруживаемых в планктоне Черного моря и зал. Терпения Охотского моря. Обнаружены ранее неизвестные личинки, предположительно принадлежащие видам *Phoronopsis albomaculata* и *Ph. californica*. Впервые для форонид описан феномен гигантских личинок и проанализирована проблема гигантизма личинок морских животных. Впервые подробно описаны последовательные стадии личиночного развития трех наиболее массовых видов форонид Японского моря. Впервые составлен ключ для определения личинок форонид. Впервые в качестве родового определительного признака предложено использовать форму предротового целома.

#### **На защиту выносятся следующие положения.**

Новые представления о плане строения, морфологической, гистологической и цитологической организации форонид.

Новые представления о типе эмбрионального развития форонид.

Полный синопсис мировой фауны форонид с описанием всех видов и ключей для определения взрослых и личинок.

Новые представления о плане строения Lophophorata как олигомерных (а не архимерных) животных и их положении среди Lophotrochozoa

**Апробация работы и публикации.** Результаты работы доложены на II Всероссийском симпозиуме «Экологические проблемы онтогенеза», Москва, 2000 г.; на конференции Беломорской биологической станции в 2000 г.; на научных коллоквиумах Института биологии моря в ДВО РАН 1999–2005 гг.; на Юбилейной конференции памяти А.В. Иванова «Проблемы эволюционной морфологии животных» ЗИН РАН; на 7-м Международном симпозиуме «Larval Biology» в 2006 г. в г. Coos Bay (Орегон, США); на чтениях памяти В.Л. Вагина «Морская зоология и паразитология: поиски и открытия» в Казанском государственном университете в 2007 г.; на заседаниях кафедры зоологии беспозвоночных Биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова.

По теме диссертации опубликованы 32 работы (из них 28 статей в рецензируемых журналах).

**Структура и объем работы.** Диссертация представляет рукопись в 2-х томах. Первый том содержит текст основной части и приложения, второй — иллюстрации к основной части и приложению. Текст основной части состоит из введения, 7 глав, выводов и списка литературы. Список литературы включает 401 название, из которых 342 на иностранных языках. Том первый содержит 514 стр., том второй — 287 стр.

**Благодарности.** Автор выражает глубокую благодарность научному консультанту глубокоуважаемому Малахову Владимиру Васильевичу, а также многочисленным коллегам и друзьям, оказавшим помощь в получении научного материала, литературы, ценных советов, хорошего настроения и боевого настроя: Юшину В.В., Чернышеву А.В., Радашевскому В.И., Адрианову А.В., Михайлову К.Г., Русину Л., Юрченко О., Маслаковой С., Чикиной М., Слободову С., Державину Д., Соловьеву К., Р. Зиммеру, С. Сантагате, К. Эмигу и др. Автор глубоко признателен сотрудникам кафедры зоологии беспозвоночных Биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова и лаборатории эмбриологии Института биологии моря ДВО РАН. Особую благодарность автор выражает Г.Н. Давидовичу, А.Г. Богданову и всем сотрудникам межкафедральной лаборатории электронной микроскопии МГУ имени М.В. Ломоносова.

## ГЛАВА 1. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ФОРОНИД

В главе подробно рассмотрены основные этапы изучения строения, развития и таксономии форонид.

## ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для работы послужили взрослые форониды 8 видов из различных районов Мирового океана: *Phoronis ovalis*, *P. ijimai*, *P. hippocreperia*, *P. psammophila*, *P. australis*, *P. svetlanae*, *Phoronopsis harmeri*, *Ph. malakhovi*, собранные автором лично, а также отобранные в коллекциях институтов Российской академии наук. Все форониды из разных мест обитания изучены при помощи гистологических методов (всего получено около 140 серий поперечных, 3 серии сагиттальных и 2 серии фронтальных срезов).

Тонкая морфология различных участков тела и трубки исследована на примере *P. ijimai*, *P. hippocreperia*, *Ph. harmeri* методами сканирующей электронной микроскопии (СЭМ). Тонкое строение всех систем органов исследовано методами трансмиссионной электронной микроскопии (ТЭМ) на примере *Ph. harmeri*. Развитие изучено на примере двух видов *P. ijimai* и *Ph. harmeri*.

Материалом для работы также послужили личинки 9 видов форонид, выращенные из оплодотворенных яиц и отобранные из планктонных проб, взятых из различных акваторий. Все личинки исследованы гистологическими методами (всего получено 15 сагиттальных, 20 поперечных и 6 фронтальных серий срезов). Тонкая морфология методами СЭМ изучена у личинок 5 видов. Тонкое строение всех систем органов изучено на *A. vancouverensis*, *A. sp.*, *A. harmeri*. Гистохимическими методами (для выявления общей анатомии мышечного аппарата) с применением лазерной конфокальной микроскопии исследованы личинки *P. ijimai* и *Ph. harmeri*. Метаморфоз форонид изучен на примере *Ph. harmeri*.

## ГЛАВА 3. МОРФОЛОГИЯ, АНАТОМИЯ, УЛЬТРАСТРУКТУРА ВЗРОСЛЫХ ФОРОНИД

**3.1. Трубка и морфология мягкого тела.** Форониды образуют две экологические группы: обитающие в мягком субстрате (рис. 1А) и сверлящие форониды, обитающие в камнях и раковинах моллюсков (рис. 1Б). Трубки форонид состоят из трех слоев (рис. 1В) и образованы кислыми мукополисахаридами, основными сульфомукополисахаридами и белками. Впервые показано, что слои трубки состоят из тонких субслоев (сс) (рис. 1В), каждый из которых образован сетчатым переплетением тонких фибрилл. Тонкое строение трубок форонид значительно проще, чем у других тубикольных животных (например, полихет и вестиментифер). Трубки форонид имеют не коническую, а цилиндрическую форму, и даже слегка расширены на заднем конце. Можно предположить, что в процессе роста форониды способны частично растворять и заново выделять материал заднего участка трубки. Размеры тела животных варьируют от 1 до 50 см в длину. Мягкое тело животных может быть подразделено на участки, различающиеся особенностями морфологии: передний (пкт), несущий лофофор со щупальцами (щ), передний туловищный (пту), задний туловищный (зту) и ампулу (ам) (рис. 1Г).

**3.2. Лофофор и щупальца.** Выделено два новых типа организации лофофора: переходный между овальным и подковообразным и переходный между подковообразным и спиральным. Эволюционное усложнение лофофора форонид коррелирует с размерами самих организмов. С увеличением размеров животного лофофор усложняется от овального к подковообразному, далее к спиральному и хеликоидальному. Впервые выделено два типа организации щупалец у форонид, различающиеся формой поперечного сечения, расположением латеральных зон и наличием (отсутствием) промежуточной зоны. Анализ строения щупалец и организации лофофора в целом позволяет предложить оригинальную схему механизма фильтрации у форонид и сегрегации частиц. Форониды, как и другие *Lophophorata* относятся к группе «upstream» фильтраторов. Потоки воды устремляются сверху внутрь лофофора и выходят наружу в промежутках между щупальцами (рис. 2А). Нижний предел размера задерживаемых лофофором частиц определяется расстоянием между латеро-фронтальными ресничками (рис. 2Б) и составляет у форонид около 1 мкм. Более крупные частицы переносятся фронтальными ресничками к основанию щупалец (рис. 2В). Верхний предел размеров частиц, пригодных к пище, регулируется расстоянием между эпистомной складкой и наружным рядом щупалец (рис. 2В). В пищевой желобок и далее в рот попадают частицы меньше 10–12 мкм. Более крупные частицы накапливаются в пространстве между внутренним кругом щупалец и наружной поверхностью эпистомной складки и выводятся из лофофора в промежутке между щупальцами на дорсальной стороне эпистоста (рис. 2Г). В регулировании процесса фильтрации важную роль играет индивидуальная подвижность щупалец лофофора, которая обеспечивается развитой мускулатурой целомической выстилки и богатой иннервацией. Основными лабильными опорными структурами внутри щупалец являются слепые кровеносные сосуды, тургор которых поддерживается сокращением мускулатуры сосудистой стенки.

**3.3. Эпидермис.** Форониды характеризуются сохранением одного из наиболее архаичных вариантов организации эпидермиса среди трехслойных животных — это однослойный моноцилиарный микровиллярный эпидермис (рис. 3А). Микроворсинки эпидермиса погружены в слой тонковолокнистой протокутикулы, заселенной эписимбиотическими бактериями (рис. 3Б). Помимо форонид такой тип организации покровов встречается у брахиопод, полухордовых, иглокожих. Нами впервые обнаруже-

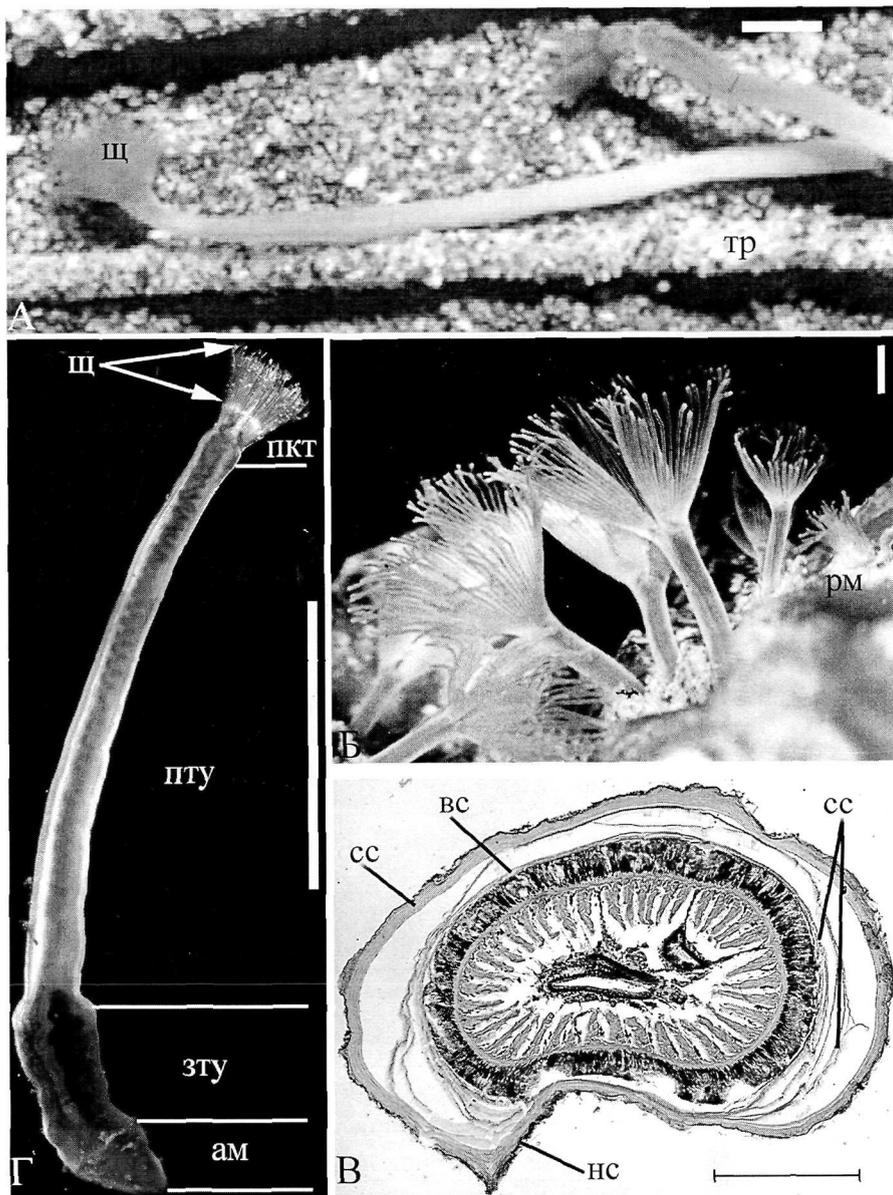


Рис. 1. Форониды, обитающие в мягком грунте (А, Г — *Phoronopsis harmeri*, В — *Phoronis hippocrepia*) и в толще раковин моллюсков (Б — *Phoronis ijimai*). А, Б, Г — фотографии с живых животных. В — поперечный срез через передний туловищный участок.

но, что на протяжении туловищного отдела в эпидермисе форонид может быть выделено три зоны, отличающихся наличием или отсутствием жгутиков, заселенностью бактериями и распределением железистых клеток.

**3.4. Нервная система.** Нервная система форонид представляет собой один из наиболее ярких примеров плексусного типа организации нервного аппарата. У форонид нет ни нервных ганглиев, ни настоящих нервных стволов. Сохранение нервного плексуса у форонид отражает общую примитивность тканевой организации этих животных. В то же время не следует считать, что плексусный уровень организации нервной системы обязательно свидетельствует о большой примитивности той группы животных, у которой он присутствует. Кроме форонид мощное развитие нервного плексуса в покровах (правда, наряду с нервными стволами и ганглиями) характерно для полухордовых, иглокожих, ресничных червей, немертин, моллюсков (Беклемишев, 1964; Bullock, Horridge, 1965). Все эти группы характеризуются отсутствием кутикулы (за исключением тонкой протокутикулы) и сохранением ресничного или жгутикового типа эпидермиса. Такой тип организации покровов позволяет сенсорной информации из внешней среды беспрепятственно поступать к чувствующим элементам нервной системы. Вот почему в нервном плексусе форонид и других организмов с плексусной нервной системой так много чувствительных и ассоциативных нейронов в покровах. Толстая микровиллярная кутикула аннелид и близких групп (например, сипункулид) уже представляет собой некоторое препятствие для поступления сенсорных импульсов и в соответствии с этим нервный плексус в покровах аннелид развит слабее, чем у немертин или ресничных червей (Bullock, Horridge, 1965). Детальный анализ организации периферической нервной системы у аннелид показывает ее существенные отличия от нервной системы форонид (Лагутенко, 1985, 1996, 1997, 1998, 2002). Самые специализированные покровы характерны для представителей группы экдизозойных животных (Ecdysozoa), имеющих толстую кутикулу немикровиллярного типа, которая в большинстве случаев содержит хитин. Поступление сенсорной информации через такую кутикулу практически невозможно. Покровы экдизозоа, как правило, лишены свободных нервных окончаний, нервный плексус в покровах (за исключением специализированных участков) вообще отсутствует.

Наличие плексусной нервной системы вовсе не исключает определенной структурной дифференцировки, а также появления совершен-

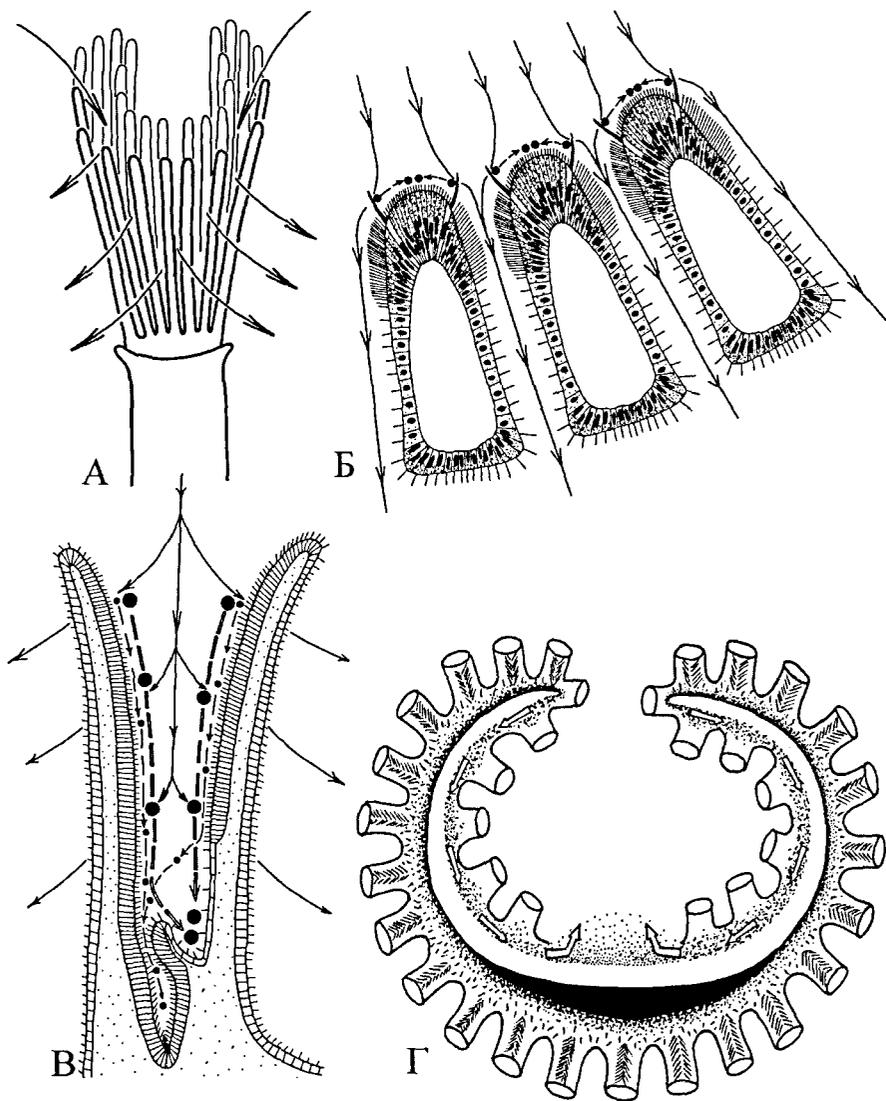


Рис. 2. Схема предположительного механизма фильтрации и сегрегации пищевых частиц у форонид. А, Б — на шупальцах. В, Г — вблизи эпистома. Г — стрелками показано движение крупных несъедобных частиц на дорсальной стороне эпистома.

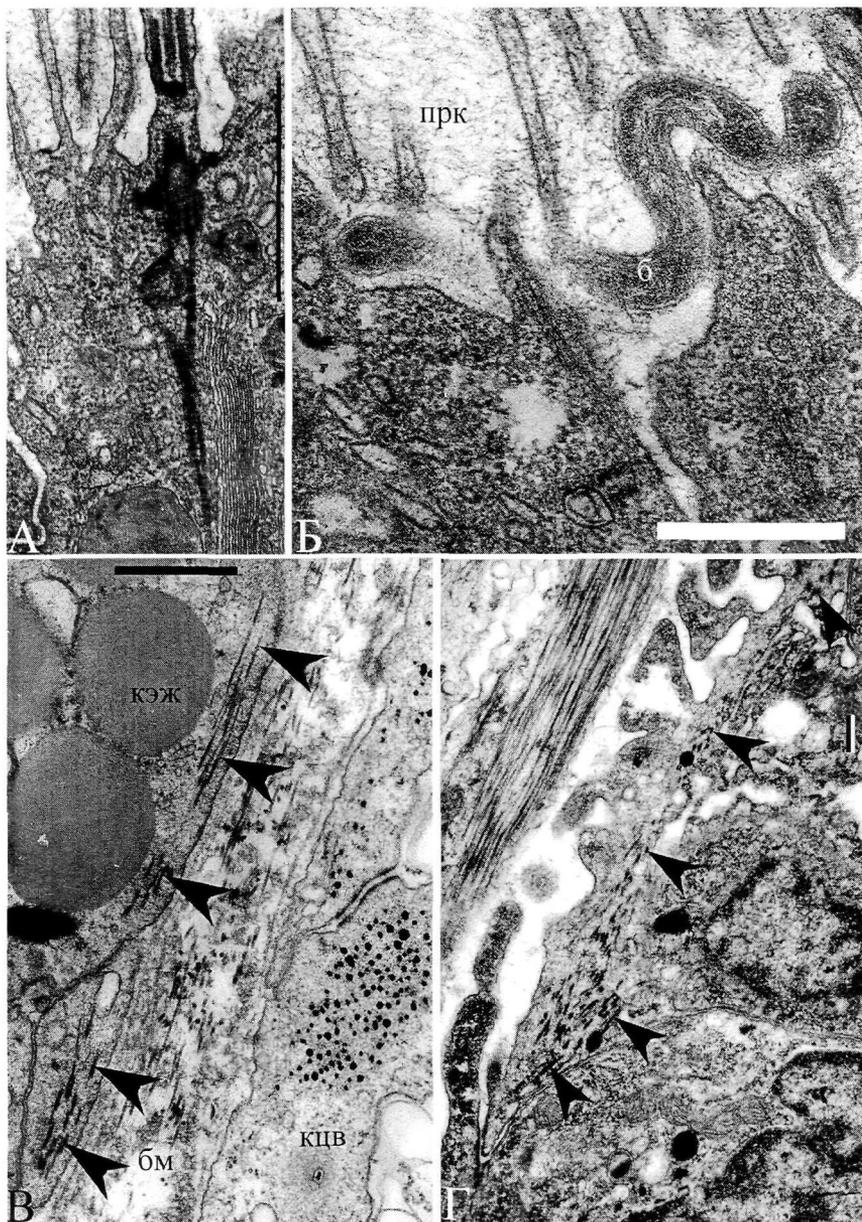


Рис. 3. Детали тонкого строения эпидермиса (А, Б), гастродермиса (В), эпителия воронки нефридия *Phoronopsis harmeri*. Обозначения: б — бактерия, бм — базальный матрикс, кцв — клетки целомической выстилки, кэж — клетки эпителия желудка, прк — протокутикула. Наконечниками указаны миофиламенты.

ных и высокоспециализированных элементов строения. Структурированность нервного плексуса форонид выражается, например, в его ярусной организации (рис. 4А). Нами впервые обнаружено, что цитоархитектоника дорсального и кольцевого нервных сплетений сходна с таковой эпителиального нервного плексуса и характеризуется ярусным расположением элементов в апикально-базальном направлении. К базальной пластинке прилежат отростки нервных клеток, образующие мощный нейропилль (рис. 4А). Над нейропиллем располагаются тела глиеподобных клеток, следующий ряд образуют тела нервных клеток, над которыми смыкаются расширенные апикальные части поддерживающих клеток эпидермиса. Вся эта слоистая структура пронизана базальными отростками поддерживающих клеток, в которых проходят тонофиламенты (рис. 4А). Более того, в нервной системе форонид существуют такие высокоспециализированные черты, как, например, гигантские нервные волокна. Подобные специализации встречаются у животных с очень высоким уровнем морфологической дифференцировки нервной системы, например, у головоногих моллюсков.

**3.5. Базальный матрикс.** Форониды характеризуются относительно мощным развитием базального матрикса между эпидермальным и мезодермальным (целомическим) эпителиями. В его состав входит основное вещество, которое заселяется соединительно-тканными клетками. Строение базального матрикса форонид имеет черты конвергентного сходства с хрящеподобными структурами других беспозвоночных и с настоящим хрящом позвоночных животных.

**3.6. Мускулатура стенки тела.** Обнаружено, что мускулатура форонид характеризуется региональной дифференцировкой. Мускулатура в переднем туловищном участке тела образует решетку, в которой базальные отростки клеток продольной мускулатуры проходят между клетками кольцевой мускулатуры и крепятся при помощи гемидесмосом к базальной пластинке (рис. 4Б). В свою очередь, клетки кольцевой мускулатуры образуют ядросодержащие цитоплазматические выросты, которые входят в основания лент продольной мускулатуры или вдаются в полость туловищного целома (рис. 4Б). В ампуле имеет место инверсия слоев продольной и кольцевой мускулатуры.

Мускулатура стенки тела форонид представляет собой производное целомической выстилки и сохраняет черты примитивного миоэпителия. Мышечные клетки форонид несут апикальные жгутики (рис. 4Б), что подчеркивает их эпителиальную природу. Своеобразную перьевидную

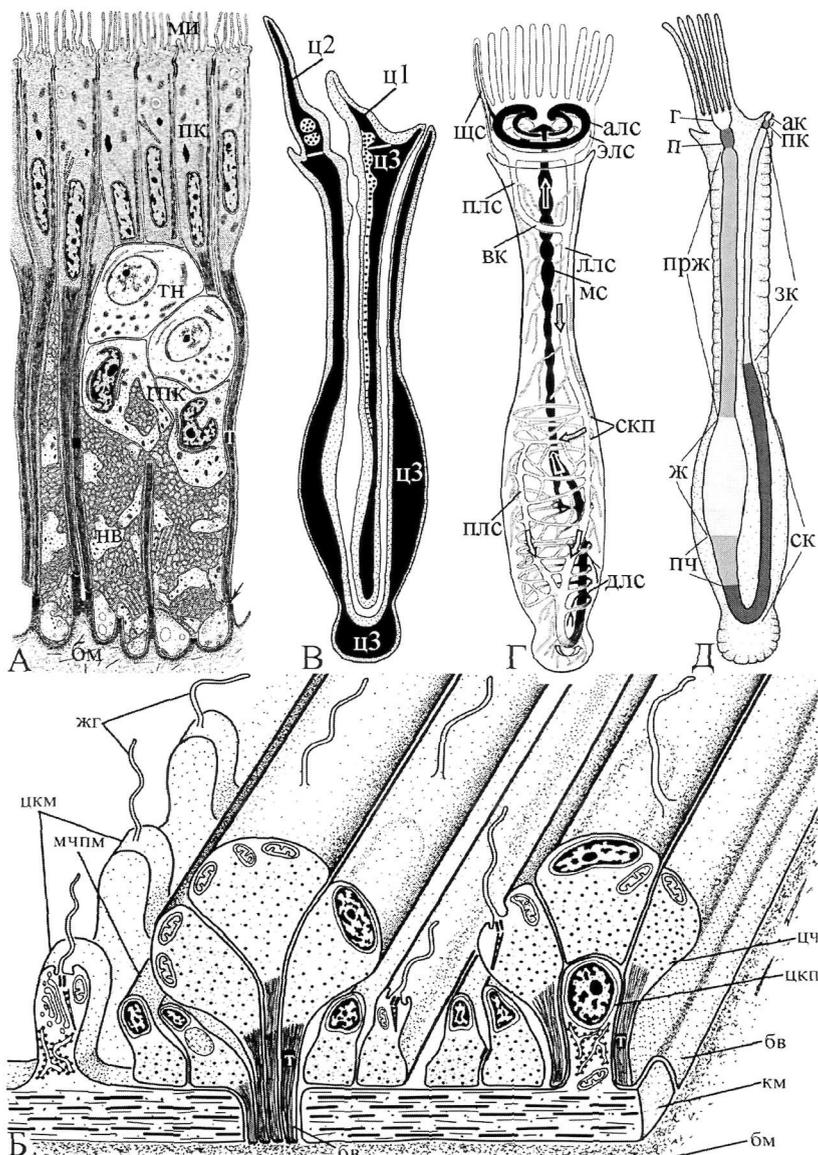


Рис. 4. Схемы тонкой организации кольцевого нервного сплетения (А— реконструкция по данным ТЭМ), строения мышечной решетки в переднем туловищном участке тела (Б), взаимного расположения целомических компартментов на сагитальном срезе (В). Г — трехмерная реконструкция кровеносной системы (вид на животное с оральной стороны). Д — схема подразделения пищеварительного тракта на отделы.

мускулатуру форонид можно трактовать как складки сплошного мышечного слоя, которые возникают для увеличения его площади и, следовательно, — мощности сокращения. Подобное строение мускулатуры может возникать и у других тубикольных животных (например, у седентарных аннелид). Это сходство следует рассматривать даже не как параллелизм, а как конвергенцию, поскольку главная ось тела форонид не гомологична передне-задней оси тела аннелид и других Bilateria.

**3.7. Целом.** Проведенные в ходе настоящей работы оригинальные исследования позволяют надежно показать, что взрослые форониды обладают архимерией целома, который разделен на три отдела (не сегмента!): небольшой, но явственно выраженный и ограниченный миоэпителиальной выстилкой непарный целом эпистома, щупальцевый целом и обширный туловищный целом (рис. 4В). Особенностью организации туловищного целома является наличие в нем не только производных дорсо-вентрального мезентерия (оральный, анальный и интеринтестинальный), но и латеральных мезентериев — правого и левого.

Анализ анатомической организации форонид в сопоставлении с особенностями метаморфоза личинок позволяет предложить оригинальную гипотезу происхождения латеральных мезентериев форонид, трактующую туловищный целом как состоящий из 2-х сегментов (подробнее см. главу 7).

В ходе исследований доказано, что выстилка полости тела форонид (как со стороны соматоплевры, так и со стороны спланхноплевры) представлена моноцилиарными эпителиально-мышечными клетками. Подобное строение стенки целома следует рассматривать, как архаичную особенность организации форонид. Такое строение целомической выстилки является наиболее примитивным типом целомической выстилки беспозвоночных (см. Rieger, Lombardi, 1987). В главе впервые для форонид приведено описание отростчатых клеток с фагоцитарной активностью, обнаруженных в полости туловищного целома.

**3.8. Кровеносная система.** Оригинальные трехмерные реконструкции кровеносной системы форонид позволили выявить ранее неизвестный дорсо-латеральный сосуд (длс) и кровеносный плексус на поверхности восходящей ветви кишечника (рис. 4Г). Впервые проведено описание тонкого строения сосудистой стенки главных кровеносных сосудов и кровеносных капилляров в разных участках тела (рис. 5). Исходный тип организации стенки кровеносных сосудов у форонид — это слой внеклеточного вещества, обращенного к просвету сосуда, и наружный слой

жгутиковых эпителиально-мышечных клеток целомического эпителия (рис. 5-Ia). Этот исходный тип допускает несколько вариантов и служит основой для эволюционных усложнений, главным из которых является появление эндотелиальной выстилки за счет оседания на слой внеклеточного матрикса амебоцитов (рис. 5-II). У форонид можно наблюдать все этапы формирования эндотелиальной выстилки — от отдельных эндотелиальных клеток до настоящего внутрисосудистого эпителия. В эндотелии может формироваться мощная мускулатура, которая входит как одно из главных составляющих в состав мышечной стенки пульсаторного органа кровеносной системы — «сердца» форонид (рис. 5-IIв). Особое шестислойное строение стенки медиального сосуда (рис. 5-III) в переднем туловищном участке может быть объяснено наложением латерального мезентерия на кровеносный сосуд обычного строения. Продольные туловищные сосуды форонид закладываются как сосуды окологлоточной кровеносной системы. У личинки форонид имеется дорсальный и парные вентро-латеральные сосуды. При формировании туловищного выроста кишечная трубка втягивается в него и вместе с ней втягиваются продольные кровеносные сосуды. Это позволяет гомологизировать латеральный сосуд взрослых форонид с одним из вентро-латеральных сосудов личинки, а через них с вентральными сосудами других беспозвоночных. Медиальный сосуд форонид может быть гомологизирован с дорсальным сосудом личинки и дорсальным сосудом других беспозвоночных. Эта гомологизация подтверждается сохранением у форонид общего для всех беспозвоночных направления циркуляции крови: по латеральному сосуду — от переднего конца тела, по медиальному сосуду — к переднему концу, а так же тем, что пульсаторный орган — «сердце» форонид — лежит на медиальном сосуде.

**3.9. Пищеварительная система.** На основе оригинальных исследований предложено новое подразделение кишечника на отделы, различающиеся особенностями цитологической организации и выполняемыми функциями (рис. 4Д). Кишечник форонид лишен дополнительных желез (таких, например, как слюнные железы) и печени и представляет собой простую изогнутую трубку, дифференцированную на отделы, различающиеся по диаметру, толщине эпителия и цитологическим особенностям. По длине кишечника можно выделить девять отделов: глотку (г), пищевод (п), преджелудок (прж), желудок (ж), пилорическую часть (пч), среднюю (ск), заднюю (зк) и прямую (пк) кишки и анальную камеру (ак) (рис. 4Д). Только глотка и прямая кишка вместе с анальной каме-

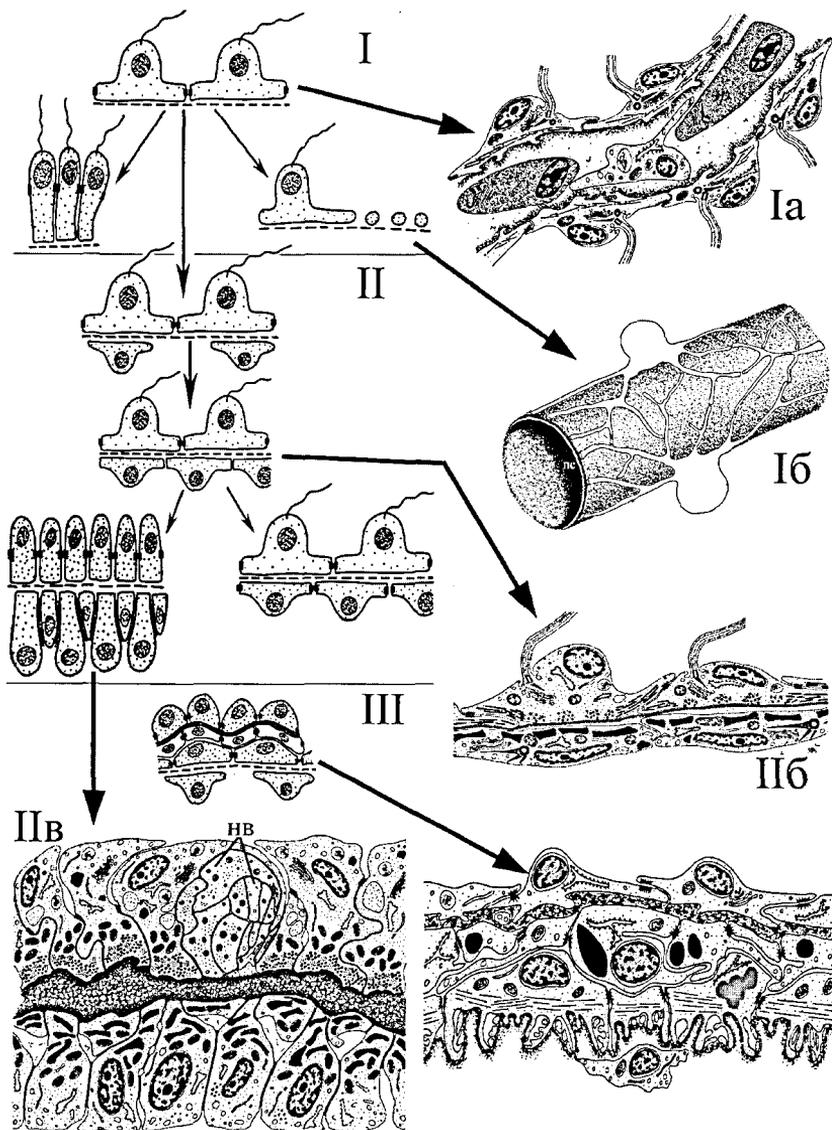


Рис. 5. Схемы организации основных типов сосудистой стенки. I — двухслойная стенка (Ia — капилляры шупалец и латеральных сосудов, Iб — подоциты в стенке левого латерального сосуда). II — трехслойная стенка (IIб — афферентный лофофоральный сосуд, IIв — медиальный сосуд в переднем участке тела с пучком нервных волокон (нв)). III — шестислойная стенка медиального сосуда в переднем туловищном участке тела.

рой могут быть отнесены к эктодермальным участкам пищеварительного тракта. Слабое развитие эктодермальной составляющей пищеварительной трубки сближает форонид с вторичноротыми и отделяет их от первичноротых, для которых характерно наличие обширной эктодермальной составляющей пищеварительного тракта.

Цитологические особенности также позволяют рассматривать форонид как весьма примитивную группу Bilateria. Кишечный эпителий образован слабо дифференцированными клетками, сочетающими функции секреции, всасывания, эндоцитоза и внутриклеточного пищеварения. Все клетки гастродермиса форонид — это жгутиковые (а не ресничные) клетки. Даже в тех случаях, когда требуется увеличение плотности ресничек на единицу площади, у форонид возникают бицилиарные, но не ресничные клетки. Нами впервые обнаружено, что в состав гастродермиса форонид входят эпителиально-мышечные клетки, в которых миофиламенты проходят в базальных частях в кольцевом направлении (рис. 3В). Наличие эпителиально-мышечных клеток подчеркивает примитивность цитологической организации гастродермиса форонид и сближает его с эпителиально-мышечной выстилкой кишечной полости двуслойных многоклеточных.

**3.10. Выделительная система.** В подглаве приведены описания микроскопической анатомии (и трехмерные реконструкции) и тонкого строения выделительных органов форонид. Они представлены одной парой ресничных воронок, от которых отходят выделительные каналы различной формы и протяженности. Нефридии форонид выполняют две функции: они являются выделительными органами и (в период размножения) гонодуктами. Размеры и сложность организации выделительных органов сильно связаны с размерами самих форонид. Самые простые нефридии в виде воронки с коротким и почти выпрямленным каналом характерны для самой маленькой форониды *P. ovalis*. Только у этой форониды нефридии не участвуют в выведении половых продуктов. Длина и степень изогнутости выделительного канала у других форонид коррелирует с размерами тела (самые длинные и сложноизогнутые нефридии характерны для самых крупных форонид — *Phoronopsis californica*). Форма и размер выделительных воронок определяется тем, что в период нереста через них выводятся половые продукты. Так, у многих видов развиваются две воронки на каждой нефридии. Одна из них, которая преимущественно связана с выведением яйцеклеток, крупнее другой, которая связана с выведением спермиев.

Нами впервые обнаружено, что у раздельнополых видов может иметь место половой диморфизм в строении воронок нефридиев: у самок они значительно крупнее, чем у самцов. Необычной цитологической особенностью нефридиев форонид является наличие эпителиально-мышечных клеток в воронке (рис. 3Г) и эпителии восходящего колена нефридия. Наличие ресничных воронок коррелирует у форонид с хорошо развитой и сложно дифференцированной кровеносной системой. Ультрафилтрация осуществляется на стенке кровеносных сосудов, особенно там, где они одеты модифицированным целомическим эпителием — подоцитами (рис. 5-16). Модификация клеток эпителия восходящего и нисходящего колен метанефридия связана с тем, что нисходящее колено функционирует как экскреторная часть, а восходящее — как орган реабсорбции.

**3.11. Наружные репродуктивные органы и гаметогенез.** Впервые на ультраструктурном уровне описано развитие клеток вазоперитонеальной ткани и женских половых клеток. Форониды не обладают оформленными половыми железами. Показано, что источником половых клеток форонид являются клетки целомической выстилки, образующие стенки кровеносных сосудов в заднем туловищном участке тела. На ранних этапах развития половые клетки остаются в составе сосудистой стенки и получают питание из кровеносных сосудов. С развивающимися половыми клетками тесно ассоциирована вазоперитонеальная ткань, клетки которой происходят так же от целомических клеток сосудистой стенки. Вазоперитонеальная ткань достигает максимального развития к периоду нереста. По-видимому, вазоперитонеальная ткань накапливает, а затем высвобождает питательные вещества, необходимые для развивающихся половых клеток.

Вокруг развивающихся женских половых клеток формируется фолликул из клеток вазоперитонеальной ткани (рис. 6), который, однако, не выполняет трофической функции. Женские половые клетки форонид сохраняют развитый синтетический аппарат, а сам оогенез может быть отнесен к аутосинтетическому типу (рис. 6). Оплодотворение у форонид осуществляется посредством переноса сперматофоров. Это приводит к сильным модификациям в строении сперматозоидов, которые представляют собой V-образные клетки, где одно плечо — ядро и митохондрии, а другое — жгут. Акросома помещается в угле V-образной клетки.

Модификация процессов оплодотворения, а так же вынашивание эмбрионов у некоторых видов приводят к развитию наружных репродук-

тивных органов форонид. В подглаве впервые приведены описания микроскопической анатомии и ультраструктуры наружных репродуктивных органов форонид, иллюстрированные трехмерными реконструкциями. У гермафродитных видов имеются нидаментальные железы, которые представляют собой результат разрастания эпителия дна лофофоральной вогнутости и абфронтальной стороны щупалец внутреннего ряда. Секрет нидаментальных желез обеспечивает склеивание эмбрионов и прикрепление их к щупальцам лофофора. Оральные части нидаментальных желез функционируют как лофофоральные органы, участвующие в формировании сперматофоров. Нидаментальные железы отсутствуют у самок раздельнополых видов, которые выбрасывают оплодотворенные яйцеклетки в толщу воды. У самцов раздельнополых видов гипертрофированному развитию подвергаются лофофоральные органы, имеющие сложное строение и состоящие из частей, которые могут быть гомологизированы с оральной и аборальными частями нидаментальных желез. Сложное строение лофофоральных органов у раздельнополых видов коррелирует с более сложной организацией сперматофоров, имеющих спиральный парус и обладающих способностью парить в толще воды.

## ГЛАВА 4. ЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ

**4.3. Оплодотворение и нерест.** Оплодотворение у форонид осуществляется путем передачи сперматофоров. Автору удалось обнаружить сперматозоиды в туловищном целоме самок *Ph. harmeri*, что говорит об оплодотворении ооцитов еще до нереста. Нерест у форонид происходит уже оплодотворенными яйцами, а иногда — и эмбрионами на стадиях дробления. Число и размер яиц зависят от размеров тела животного и типа развития.

**4.4. Классификация типов развития.** У форонид можно выделить три типа развития. (1) Голопелагическое развитие характерно для крупных форонид, обитающих в толще мягкого грунта. Число выметываемых яиц измеряется тысячами, размеры яиц — до 90 мкм, первая плавающая личинка — бластула. (2) Развитие с вынашиванием характерно для небольших форонид, живущих в толще твердого грунта. Число продуцируемых яиц — сотни, диаметр яиц — 100 мкм, первая плавающая личинка — актинотроха. (3) Лецитотрофное развитие характерно только для одного вида — *Phoronis ovalis*. Число яиц — не более 20, диаметр яиц — 125 мкм. Личинка не плавает, не питается.

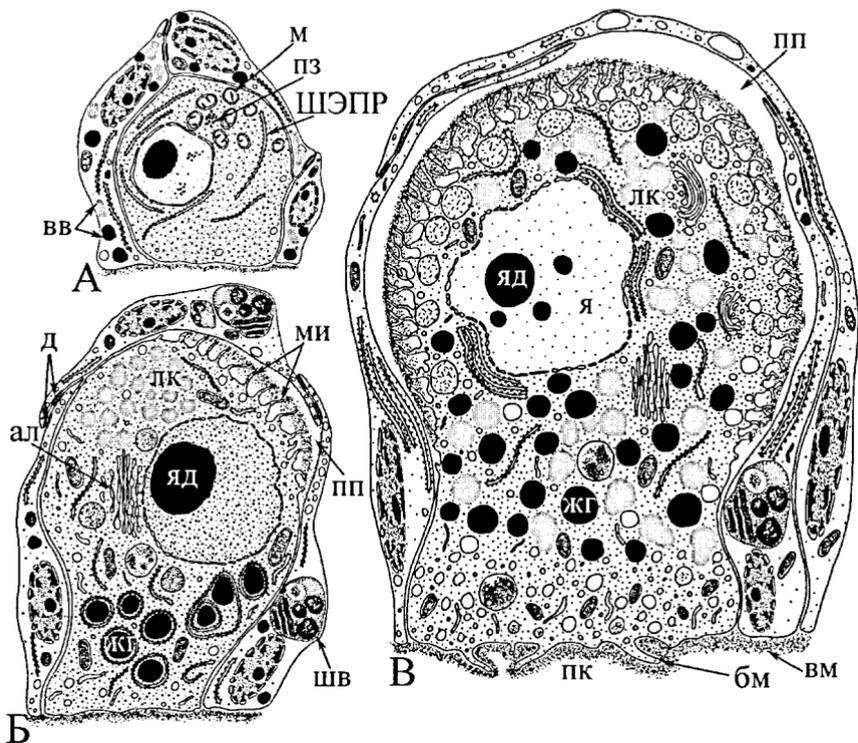


Рис. 6. Схемы последовательных стадий оогенеза *Phoronopsis harmeri* и преобразования окружающих клеток вазоперитонеальной ткани.

Широко распространенное в литературе мнение о спиральном типе дробления у форонид признано ошибочным. Оно основано на результате работы Раттенбери (Rattenbury, 1954), выполненной на *Phoronopsis viridis* (младший синоним *Phoronopsis harmeri*). В результате переисследования развития этого же вида документально показано, что дробление яйца протекает как радиальное (рис. 7). Это наблюдение подтверждено и на виде с другим типом развития — *P. ijimai*.

Обнаружено, что некоторые особенности дробления коррелируют с типом развития (первым или вторым). При голопелагическом типе развития борозды четвертого деления дробления проходят под некоторым углом к анимально-вегетативной оси зародыша, что позволяет сформировать полость внутри эмбриона уже на стадии 16 бластомеров (рис. 7Е). При развитии с вынашиванием борозды четвертого и пятого делений дроб-

ления проходят строго в меридиональном направлении, в результате чего зародыш приобретает форму двухслойной пластинки. Такая форма «кирпичика» сохраняется на более поздних стадиях и обеспечивает компактную «упаковку» зародышей в эмбриональных скоплениях.

Нами впервые обнаружено, что у форонид мезодерма закладывается из двух зачатков: переднего и заднего. Передний мезодермальный зачаток формируется на стадии гастротрулы за счет выселения клеток из передней стенки архентерона (рис. 7М, Н). Эти клетки впоследствии дадут целомическую выстилку предротового и щупальцевого целомов. Задний мезодермальный зачаток формируется на стадии молодой личинки. Он появляется как непарное дорсальное выпячивание стенки средней кишки, то есть образуется энтероцельным путем. Зачаток растет, отшнуровывается от стенки кишки, огибает кишечник с боков, приобретая подковообразную форму. Постепенно края подковы сближаются и смыкаются на вентральной стороне тела личинки, где формируется единственный непарный мезентерий. Задний зачаток мезодермы дает выстилку туловищного целома.

Два источника мезодермы (передний и задний) характерны для многих других групп Bilateria. Так, у Spiralia задняя мезодерма происходит из квадранта D, точнее от клетки 4d, а как передний источник мезодермы можно трактовать клетки, происходящие от бластомеров 2a, 2b, 2c или 3a, 3b, дающие начало мускулатуре глотки (Lillie, 1895; Biggelaar, 1983; Boyer et al., 1998; Henry, Martindale, 1998; Lartillot et al., 2002a). У хордовых задняя мезодерма — это мезодерма туловищно-хвостовой почки, а передняя — это так называемая «прехордальная мезодерма» (Adelman, 1922; Seifert et al., 1993; Kiecker, Niehrs, 2001). Два источника мезодермы характерны и для ракообразных, где основная часть мезодермы происходит в задней области зародышевого диска (см. Manton, 1928, 1934; Nair, 1941, 1956; Weygoldt, 1960, 1961; Anderson, 1967; Behesch, 1969). В то же время в передней части зародыша у многих форм отмечено обособление так называемой преантенальной мезодермы (см. Manton, 1934; Nair, 1939, 1941, 1949, 1956; Weygoldt, 1960, 1961; Benesch, 1969), которая дает мускулатуру верхней губы, пищевода, а также мышцы глазных стебельков. В этой связи интересно отметить, что в области переднего и заднего мезодермальных зачатков у позвоночных и беспозвоночных отмечена экспрессия гомеобоксных генов — гомологов «Brachiury», «gooseoid» и «fork head» (Weigel et al., 1989; Artinger et al., 1997; Filosa et al., 1997; Bassham, Postlethwait, 2000; Tagawa et al., 1998,

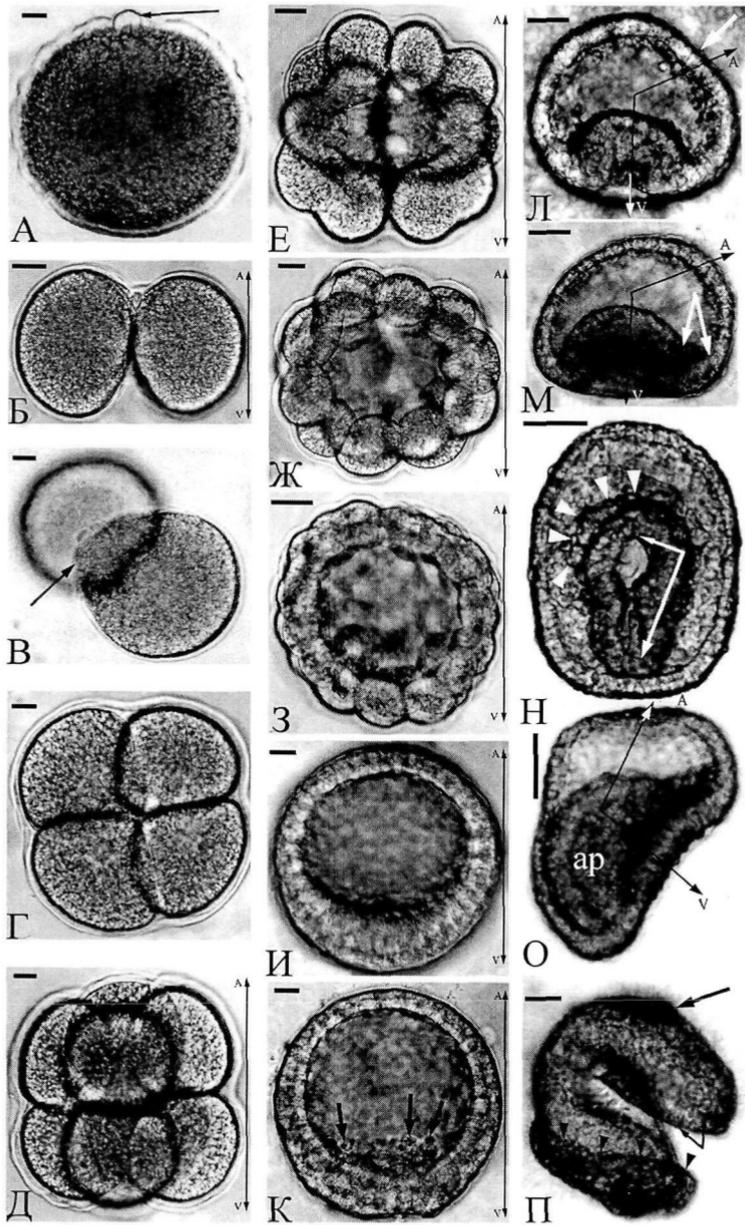


Рис. 7. Развитие *Phoronopsis harmeri*, фотографии с живых эмбрионов.

2001; Kusch, Reuter, 1999; Technau, 2001; Lartillot et al., 2002b; Takade et al., 2002). Вероятно, передний и задний мезодермальные зачатки *Bilateria*, связанные с передним и задним концами щелевидного бластопора, могли произойти путем расщепления кольцеобразного центра закладки мезодермы радиально-симметричного предка.

Молодая актинотроха планктотрофная (личинка форонид) имеет характерную Г-образную форму (рис. 7П), у нее имеется сквозной кишечник, дифференцированный на отделы, предротовой (для личинок рода *Phoronopsis*) и туловищный целомы, предротовой и послеротовой ресничные шнуры и протонефридии. Последние закладываются у молодой личинки как парные выпячивания эктодермы с вентро-латеральных сторон от ануса. У личинок на более поздних стадиях появляется телотрох (тт) — главный локомоторный орган (рис. 8). Преоральный шнур личинок форонид может быть гомологизирован с прототрохом личинок *Spiralia*, а посторальный шнур — с метатрохом. В то же время преоральный и посторальный ресничные шнуры актинотрохи могут быть гомологизированы с соответствующими ресничными шнурами личинок вторичноротых.

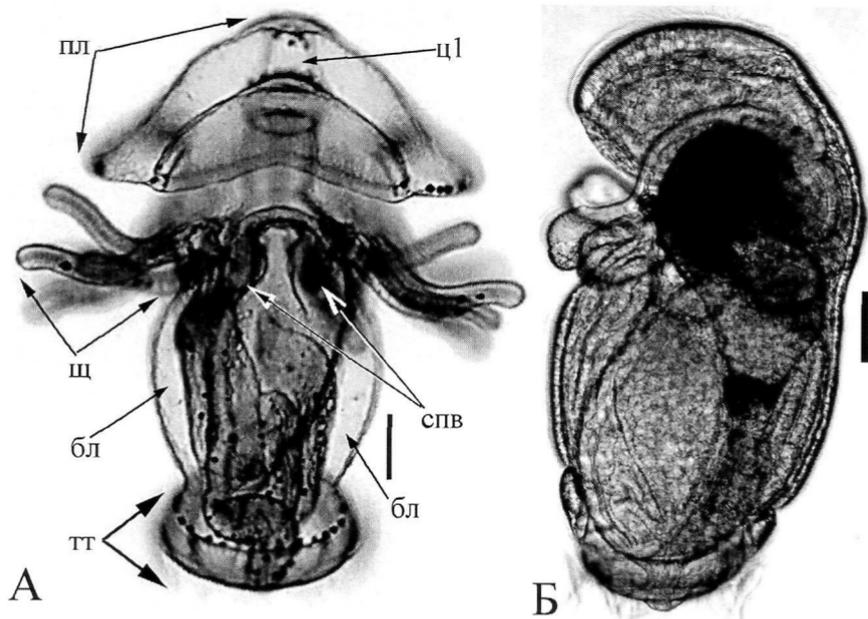


Рис. 8. Личинки форонид с голопелагическим развитием (А) и развитием с вынашиванием (Б). Фотографии живых животных.

Нам впервые удалось четко проследить и сформулировать корреляцию между типом развития и типом личинки у форонид. У видов с голопелагическим развитием (рис. 8А) личинки имеют относительно крупные размеры (более 1 мм), прозрачные покровы, обширный бластоцель, большое число щупалец (более 24) и долго (2.5–3 мес.) находятся в планктоне.

У видов, для которых характерно вынашивание эмбрионов в кроне щупалец (рис.8Б), длина тела личинок меньше 1 мм. Личинки имеют плотные, непрозрачные («мясистые») пигментированные покровы тела, бластоцель узкий, число щупалец не превышает 14. Мощно развитый телотрох служит главным локомоторным органом. Личинки находятся в планктоне не более 1 месяца.

Лецитотрофная ползающая личинка характерна для одного вида форонид — *Phoronis ovalis*, что связано с уменьшением размеров тела взрослого животного и, как следствие, невозможностью продуцировать большое количество яиц.

## ГЛАВА 5. МОРФОЛОГИЯ, АНАТОМИЯ, УЛЬТРАСТРУКТУРА ЛИЧИНОК ФОРОНИД

**5.1. Морфология личинок.** Приведено описание внешней морфологии личинок форонид, относящихся к 6 видам (*Phoronis ijimai*, *P. psamtophila*, *P. muelleri*, *Phoronopsis harmeri*, *Ph. albomaculata*, *Ph. californica*), а так же личинок, видовая принадлежность не была установлена (*Actinotrocha* sp., гигантской актинотрохи из Южно-Китайского моря и актинотрох из планктона Черного моря). Личинки большинства форонид устроены по общему плану. Важными для определения личинок форонид считаются следующие особенности внешней морфологии: длина тела, достигаемая к предметаморфозному периоду, прозрачность / непрозрачность покровов, наличие и локализация пигментации покровов, максимальное число щупалец, наличие / отсутствие зачатков дефинитивных щупалец. К важным для систематики особенностям организации личинок относятся: форма предротового целома, число печеночных дивертикул желудка (один или два), число скоплений эритроцитов, наличие / отсутствие фронтального органа.

Приведено описание гигантской актинотрохи, обнаруженной в Южно-Китайском море. Кроме необычно крупных размеров (3.5 мм) личинка имела некоторые особенности анатомической организации, свойствен-

ные взрослым животным. В том числе у нее были обнаружены зачатки гонад. Дан анализ феномена гигантских пелагических личинок (которые известны для кишечнополостных, ресничных червей, сипункулид, полухордовых и некоторых позвоночных), который, по нашему мнению, связан не с существованием гигантских взрослых форм, а со сбоем в программе метаморфоза.

**5.2. Эпидермис.** Приведено описание тонкого строения эпидермиса *Actinotrocha harmeri*, *A. vancouverensis*, *A. sp.* Подобные исследования выполнены на личинках форонид впервые. В теле личинки можно выделить несколько участков эпидермиса, которые различаются особенностями тонкой организации: преоральная лопасть, оральное поле, щупальца, туловище, эпидермис вблизи телотроха, телотрох, околоанальное кольцо. Покровный эпителий личинок форонид образован моноцилиарными клетками (рис. 9А). Эктодерма преоральной лопасти, орального поля и области вблизи телотроха образована моноцилиарными эпителиально-мышечными клетками. Миофиламенты проходят в апикальных частях клеток, а так же формируют продольные тяжи (рис. 9А). Преоральный, посторальный ресничные шнуры и телотрох так же образованы моноцилиарными клетками, что сближает актинотрох и личинок вторичноротых животных. В эпидермисе актинотрох многочисленны чувствительные клетки, которые имеют сходное строение с обычными эпителиальными клетками и отличаются от них наличием воротничка вокруг жгута и наличием аксона.

**5.3. Нервная система.** Описана микроскопическая анатомия и тонкое строение главных элементов нервной системы *Actinotrocha harmeri*, *A. vancouverensis*, *A. sp.* Главным элементом нервной системы личинок форонид является апикальный орган. В его составе можно выделить клетки трех типов, различающиеся расположением и особенностями тонкого строения. В основном, это чувствительные клетки, апикальная поверхность которых несет жгутик, а базальная преобразована в длинный нервный отросток. В апикальной цитоплазме клеток проходят поперечные миофиламенты. Нейропил образован базальными отростками клеток. Медиальный нервный тракт преоральной лопасти является продолжением нейропиля апикального органа и состоит из трех пучков нервных волокон. Вблизи края преоральной лопасти средний пучок утолщается — здесь формируется фронтальный орган. Вдоль края пероральной лопасти проходит маргинальный нервный тракт, в состав которого входят нервные отростки клеток эпителия предротового ресничного шнура. В

основании щупалец проходят два полукольцевых нервных тракта: надщупальцевый и подщупальцевый. В каждом щупальце проходят четыре пучка нервных волокон: два латеро-фронтальных, фронтальный и абфронтальный. У личинок форонид из трех имеющихся ресничных шнуров только один иннервирован наиболее мощно. Это ресничный шнур, проходящий вдоль щупалец. В то же время телотрох у некоторых актинотрох не иннервирован вовсе. Слабо иннервирован так же и предротовой ресничный шнур. Слабая иннервация телотроха и преорального ресничного шнура актинотрох может быть связана с тем, что в процессе метаморфоза телотрох и преоральная лопасть вместе с ресничным шнуром утрачиваются. В то же время щупальца личинок и область, прилежащая к ним, дают начало щупальцам ювенильного животного. Анализ организации нервной системы личинок форонид позволяет сравнивать ее с нервной системой личинок вторичноротых животных.

**5.4. Полость тела.** Приведено описание микроскопической анатомии (взаимного расположения) целомических и нецеломических полостей личинок 8 видов форонид. На примере *Actinotrocha harmeri*, *A. vancouverensis*, *A. sp.* описано тонкое строение клеток и неклеточного материала бластоцеля, а так же клеток целомической выстилки всех отделов целома и целомоцитов. Бластоцель наиболее развит у личинок тех видов форонид, для которых характерно голопелагическое развитие (рис. 8А). В бластоцеле воротничка развиваются скопления эритроцитов, из-за чего он получил название — гемоцель. Гемоцель — это главный элемент кровеносной системы личинок форонид. От гемоцеля отходят радиальные каналы в каждое щупальце и продольные кровеносные сосуды, расположенные между гастродермисом и целомической выстилкой туловищного целома. В полости бластоцеля обнаруживаются амeboидные клетки. Кроме эритроцитов и амeboцитов в бластоцеле присутствуют моноцилиарные мышечные клетки, формирующие мускулатуру личинки. Эритроциты несут рудиментарный жгутик и, вероятно, происходят от жгутиковых мезодермальных клеток, выселившихся из передней стенки архентерона на стадии гастротрофы. Наличие у личинок хорошо развитой кровеносной системы — необычная особенность, указывающая на важное значение этой системы органов у форонид.

Вторичная полость тела подразделена на три отдела: предротовой целома, расположенный в преоральной лопасти, щупальцевый и туловищный целома (рис. 10А). Нами опровергнуто распространенное в ли-

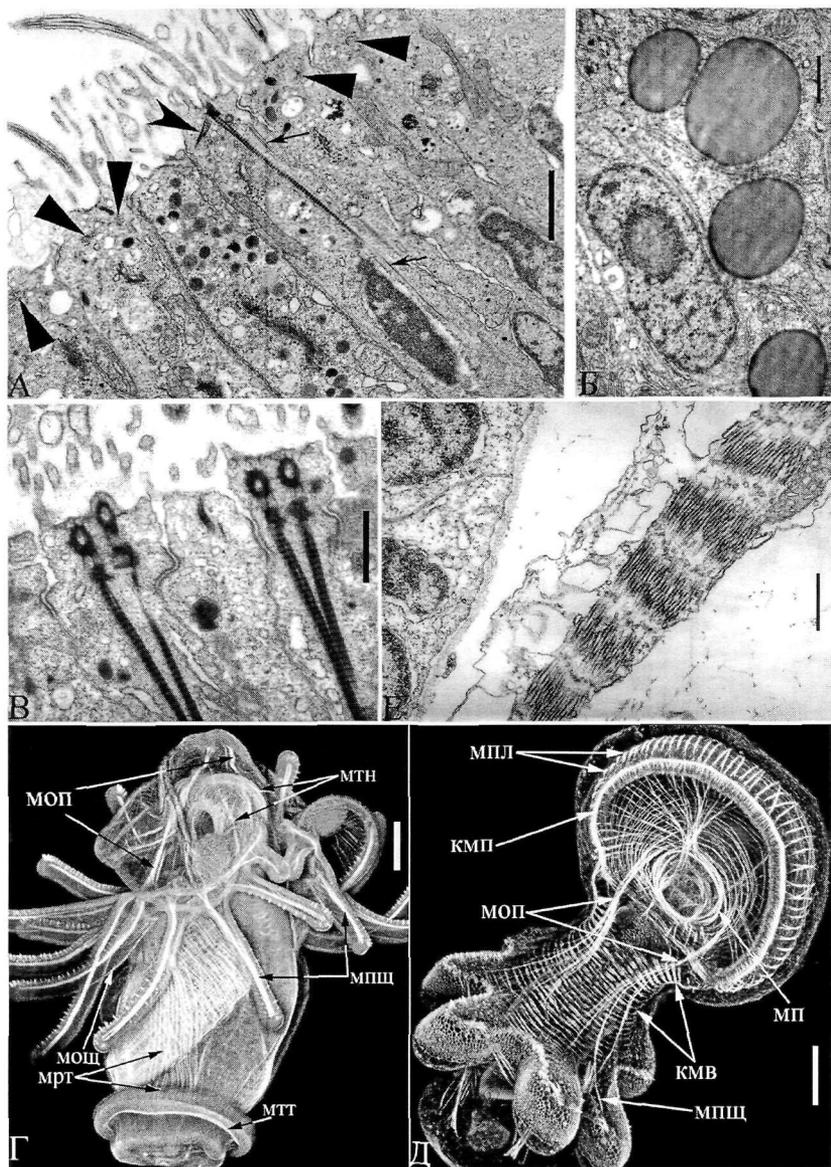


Рис. 9. Детали тонкой организации личинок форонид. А — эпидермис субумбреллы преральной лопасти (прямыми наконечниками указаны апикальные филаменты, стрелками — продольные филаменты). Б — клетки эпителия печеночного выроста. В — бициллиарные клетки средней кишки. Г, Д — организация мускулатуры у *Actinotrocha harmeri* (Г) и *A. vancouverensis* (Д) (окраска на фаллоидин и клеточные ядра). Е — отросток мышечной клетки.

тературе последних лет предсталение об отсутствии тримерии целомов у личинок (и взрослых) форонид. Нами доказано, что предротовой целом достоверно имеется у личинок рода *Phoronopsis*, где он представляет собой замкнутую цилиндрическую полость (рис. 10Б), выстланную моноцилиарными эпителиальными клетками. Это состояние рассматривается как плезиоморфное. Апоморфное состояние обнаруживается у личинок рода *Phoronis*, у которых в преоральной лопасти нет замкнутых целомических полостей, однако обнаруживаются клеточные тяжи, образованные отростчатыми моноцилиарными клетками

Щупальцевый целом состоит из общего основания и радиальных целомических каналов, заходящих в щупальца (рис. 10В). Выстилка щупальцевого целома образована моноцилиарными эпителиально-мышечными клетками.

Туловищный целом имеет форму подковы, разомкнутой на вентральной стороне тела, где проходит вентральный мезентерий (рис. 10Г). Соматоплевра и спланхноплевра образованы эпителиально-мышечными жгутиковыми клетками.

**5.5. Пищеварительная система.** Дано описание микроскопической анатомии и ультраструктуры пищеварительного тракта *Actinotrocha harmeri*, *A. vancouverensis*, *A. sp.* Согласно нашим данным, пищеварительная система личинок форонид может быть подразделена на несколько отделов, различающихся особенностями гистологической и цитологической организации, а так же выполняемыми функциями: вестибулум, пищевод, желудок, средняя и задняя кишки. Желудок актинотрох характеризуется наличием особого печеночного выроста, эпителий которого образован, по преимуществу, секреторными клетками, а так же клетками, в которых происходит запасание питательных веществ (рис. 9Б). Клетки эпителия средней кишки бицилиарные (рис. 9В), что позволяет сравнивать их с клетками, образующими пилорический отдел кишечника взрослых форонид. Тонкое строение эпителия задней кишки актинотрох сходно с организацией этого отдела пищеварительного тракта у личинок иглокожих и сильно разнится по сравнению со строением задней кишки личинок полухордовых.

**5.6. Мускулатура.** Приведены результаты собственных электронно-микроскопических и иммуногистохимических исследований, выполненных на *Actinotrocha harmeri*, *A. vancouverensis*, *A. sp.* Мускулатура личинок форонид имеет сложную анатомическую организацию (рис. 9Г, Д). Наиболее мощно развита мускулатура преоральной лопасти (в том чис-

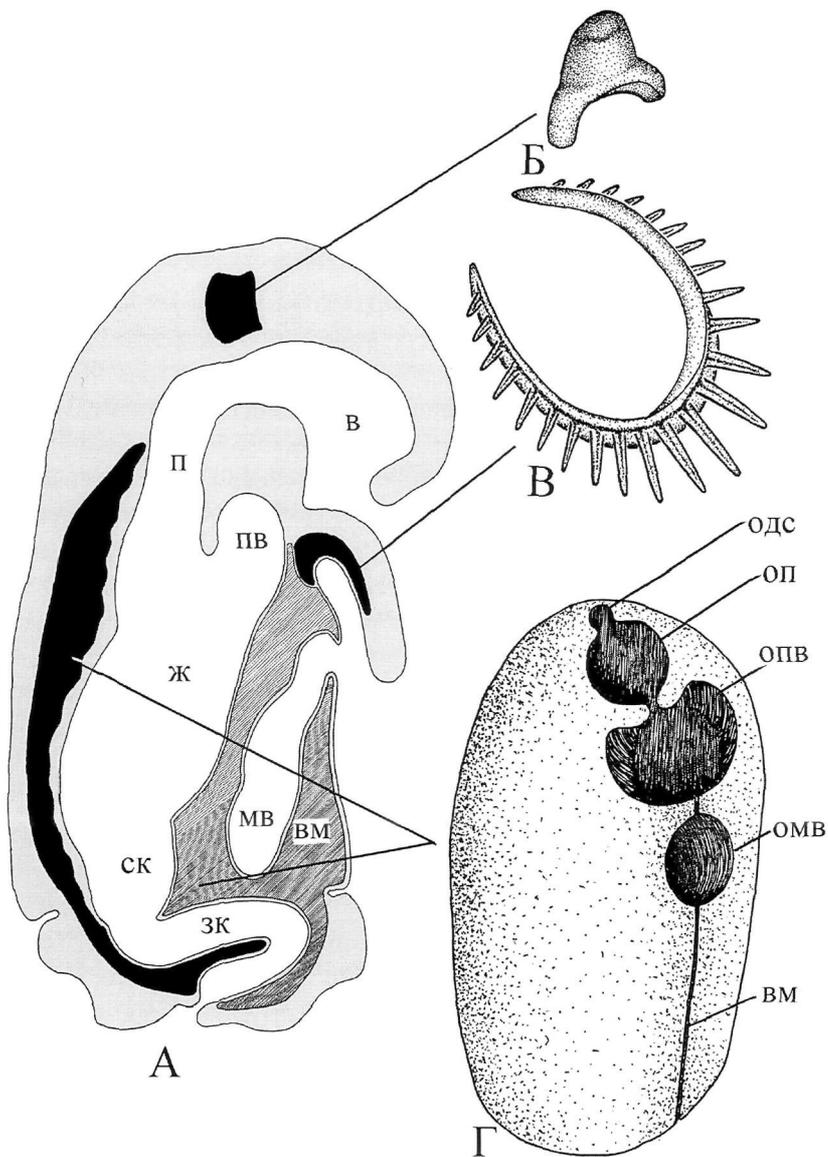


Рис. 10. Схема взаимного расположения полостей тела у *Actinotrocha harmeri* на сагитальном срезе (А. Цветами обозначены: черный — целомические полости, серый — бластоцель, белый — кишечник и метасомальный вырост (МВ), полосы — вентральный мезентерий (ВМ)). Б, В, Г — трехмерные реконструкции преддротового, щупальцевого и туловищного целомов (соответственно).

ле вокруг пищевода — рис. 9Д) и воротничка (рис. 9Г, Д). Работа этих мышц обеспечивает сложное поведение личинок в течение длительной жизни в планктоне. Мышечные клетки бластоцеля берут свое начало от клеток, выселившихся в полость бластоцеля из эпителия вегетативного полюса еще на стадии бластулы (рис. 7К). В ходе метаморфоза эти мышцы, как и большая часть личиночного тела, дегенерируют. В целом сложную мускулатуру личинок форонид следует рассматривать как провизорную систему.

На ультраструктурном уровне мышцы у личинок форонид образованы моноцилиарными мышечными клетками, миофиламенты в которых организованы по типу поперечно-полосатой мускулатуры (рис. 9Е). Клетки не соединены друг с другом специализированными клеточными контактами и не образуют настоящих эпителиев. Особое строение имеет мускулатура стенки тела. Здесь в качестве кольцевой мускулатуры выступают мышечные клетки бластоцеля, а продольной — клетки целомической выстилки туловищного целома.

**5.7. Выделительная система.** Описано развитие, микроскопическая анатомия и ультраструктура выделительных органов *Actinotrocha harmeri*. Протонефридии закладываются на ранних этапах эмбриогенеза как парные эктодермальные впячивания покровов внутрь тела. У молодой *A. harmeri* протонефридий состоит из прямого трубчатого канала и нескольких десятков терминальных клеток (рис. 11-1А). У той же личинки перед метаморфозом каждый протонефридий несет две ветви с терминальными клетками (верхнюю и нижнюю) и имеет изогнутый канал (рис. 11-1Б), открывающийся нефропором с вентро-латеральной стороны тела, под щупальцами. Наличие у личинок U-образного выделительного канала — это черта взрослых форм, формирующаяся у личинок. Терминальные клетки несут единственный жгутик. Канал образован моноцилиарными клетками, в которых проходят преимущественно процессы реабсорбции. Тонкое строение протонефридиев личинок форонид сравнимо со строением выделительных органов личинок первичноротых животных и резко отличается от организации выделительных органов личинок вторичноротых.

**5.8. Метасомальный карман (вырост).** Впервые приведено описание тонкого строения эпителия метасомального кармана и его выстилки со стороны полости тела у личинок двух видов форонид, принадлежащих разным родам — *Phoronis* (*Actinotrocha* sp.) и *Phoronopsis* (*A. harmeri*). Эпителий метасомального кармана личинок форонид образован

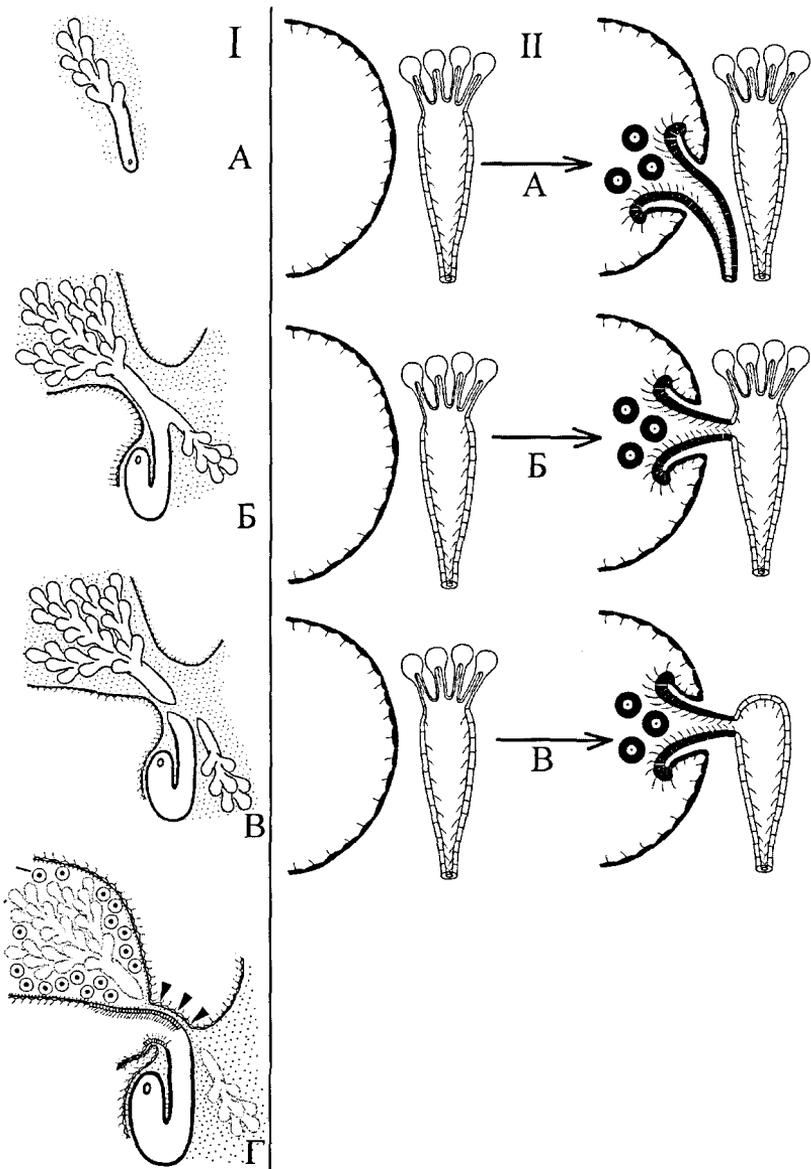


Рис. 11. Развитие выделительных органов *Actinotrocha harmeri* (I) в ходе личиночного развития (А, Б) и в метаморфозе (В, Г). Предположительные стадии филогенеза выделительных органов форонид (II). А — основной выделительный орган — протонефридий, воронки форонид (II). А — основной выделительный орган — протонефридий, воронки формируются только у половозрелых особей в период нереста. Б — присоединение воронки гонодукта к каналу протонефридия. В — полная редукция терминальных клеток и формирование нефромиксия.

моноцилиарными поддерживающими и железистыми клетками трех типов. Организация поддерживающих клеток соответствует организации этих клеток в эпидермисе взрослого животного. Разнообразие железистых клеток в эпителии метасомального мешка гораздо меньше, нежели в покровном эпителии взрослого животного. Между базальных частей эпителиальных клеток проходят пучки нервных волокон, которые в будущем сформируют нервный плексус туловища взрослого животного. Уже на личиночной стадии в составе метасомального мешка может быть выделена часть, соответствующая ампуле взрослого животного. В этой части клетки продольной мускулатуры прилежат непосредственно к слою базального матрикса, а клетки, образующие кольцевую мускулатуру, располагаются над ними. На большем протяжении метасомального мешка клетки продольной и кольцевой мускулатуры образуют мышечную решетку, которая характерна для переднего туловищного участка тела взрослого животного.

## ГЛАВА 6. МЕТАМОРФОЗ

В главе приведено описание последовательных стадий метаморфоза *Phoronopsis harmeri*, впервые изученных методами прижизненных наблюдений, гистологической техники и СЭМ. Метаморфоз личинок форонид протекает с редукцией некоторых личиночных образований. Тем не менее, большинство имеющихся у личинки систем органов становятся органами взрослого животного. В ходе метаморфоза мацерируется и поедается часть преоральной лопасти личинки вместе с главным нервным центром — апикальным органом (рис. 12). Дорсальное нервное сплетение взрослого животного формируется заново. Кольцевое нервное сплетение образуется за счет нервного тракта, проходящего под щупальцами личинки. Дефинитивные щупальца у большинства форонид образуются непосредственно из личиночных. При этом дистальные концы личиночных щупалец мацерируются и поедаются, а оставшиеся проксимальные части разрастаются и становятся щупальцами взрослого животного. У некоторых видов форонид уже на личиночной стадии появляются зачатки дефинитивных щупалец. В этом случае личиночные щупальца в ходе метаморфоза мацерируются и поедаются полностью. Вентральный мезентерий личинки дает оральный и анальный мезентерии взрослого животного. Латеральные мезентерии взрослой форониды образуется за счет активной пролиферации клеток целомической

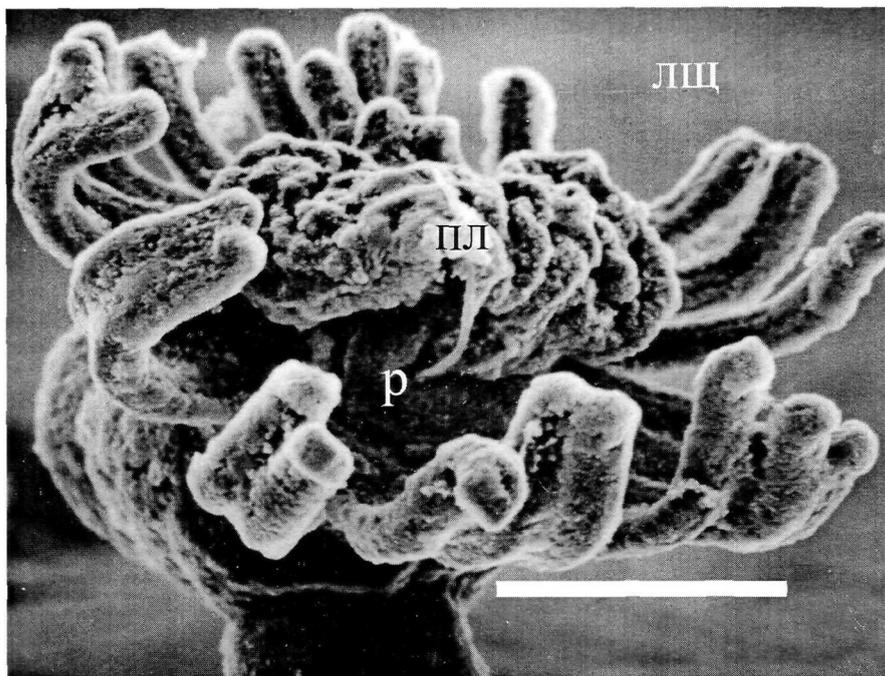


Рис. 12. Метаморфоз *Phoronopsis harmeri*, стадия поедания преоральной лопасти (пл), по данным СЭМ.

выстилки туловищного целома. Пищеварительная система личинки становится пищеварительной системой взрослого животного при этом пищевод личинки дифференцируется на глотку и пищевод взрослого животного. Верхняя часть желудка личинки, следующая непосредственно за пищеводом, сильно растягивается и дает начало преджелудку взрослого животного. Желудок и средняя кишка личинки дают желудок и пилорическую часть (соответственно) кишечника взрослой формы. Задняя кишка личинки дифференцируется на среднюю, заднюю и прямую кишки взрослой форониды. Дефинитивная кровеносная система образуется из кольцевого гемоцеля, радиальных каналов щупалец и продольных кровеносных каналов личинки.

Показано, что выделительные органы взрослых форонид представляют собой нефромиксии, в которых выделительный канал происходит от эктодермального канала протонефридия, а воронка — от мезодермального эпителия выстилки туловищного целома (рис. 11-В, Г). Раз-

витие выделительных органов форонид от протонефридиев к нефромиксиям, вероятно, отражает результат последовательной эволюции нефридиев этих животных в филогенезе (рис. 11-II).

## **ГЛАВА 7. К ВОПРОСУ О ПЛАНЕ СТРОЕНИЯ ФОРОНИД И ИХ ПОЛОЖЕНИИ В СИСТЕМЕ ЖИВОТНОГО ЦАРСТВА**

Распространенные в научной и учебной литературе представления о плане строения форонид и их положении в системе вытекают из архицеломатной концепции, которая впервые была предложена Мастерманом в конце XIX века (Masterman, 1898), а затем подхвачена и развита в работах Ремане (Remane, 1949), Ульриха (Ulrich, 1951), Зивинга (Siewing, 1980). Согласно архицеломатной концепции, предки Lophophorata и Deuterostomia были не метамерные, а архимерные организмы. Они имели предротовой целом, щупальцевый целом и несегментированный туловищный целом. Большинство исследователей, изучавших форонид методами световой микроскопии, независимо от их отношения к архицеломатной концепции, признавали архимерию этих животных и выделяли у них три отдела целома, которые соответствуют трем отделам тела вторичноротых животных (Zimmer, 1964, 1973, 1978, 1980; Siewing, 1974, 1975; Emig, Siewing, 1975; Emig, 1976a, b; Herrmann, 1976, 1980, 1986). В рамках архицеломатной концепции Lophophorata рассматривались как сестринская группа по отношению к Deuterostomia (рис. 13).

Для объяснения своеобразного плана строения взрослых форонид была предложена гипотеза складывания гипотетического билатерально симметричного предка на спинную сторону (Wilson, 1881; Мамкаев, 1962). Согласно этой гипотезе, червеобразные предки форонид обитали в U-образных норках. Постепенно произошло сближение двух половинок тела и их срастание. Имеющиеся у взрослых форонид латеральные мезентерии возникли в месте соприкосновения целомического мешка одной половины и целомического мешка другой половины.

Другая точка зрения на филогению форонид предложена в конце 20-го века и связана она с появлением новых методов молекулярных исследований (Halanych et al., 1995). Согласно этой точке зрения форониды — группа родственная трохофорным животным и вместе с аннелидами, моллюсками и плоскими червями образует единый надтиповой таксон

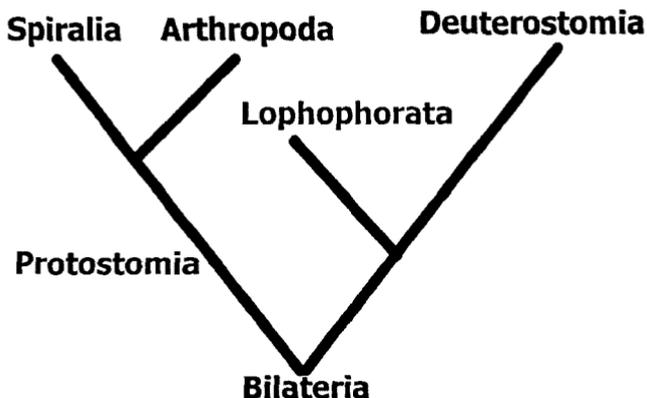


Рис. 13. Положение форонид в системе животного царства, согласно классическим представлениям.

Lophotrochozoa (рис. 14). Эта точка зрения не принимается большинством сравнительных анатомов и морфологов, поскольку не имеет очевидных морфологических подтверждений.

В результате наших исследований мы пришли к новой концепции плана строения форонид и других Lophophorata, которая, не отрицая основных положений архицеломатной концепции и доводов молекулярной филогенетики, позволяет рассматривать форонид как метамерных животных. Попробуем представить основные положения этой новой концепции.

Отправным пунктом наших рассуждений стало наличие у представителей Lophophorata латеральных мезентериев. У форонид, как уже упоминалось, латеральные мезентерии трактовались как результат складывания предковой формы на спинную сторону (Wilson, 1881; Мамкаев, 1962). Мы уже указывали, что эта элегантная концепция в действительности не подтверждается ходом метаморфоза личинок форонид. В самом деле, личинка форонид вовсе не складывается на спинную сторону и не принимает U-образную форму. У личинки просто формируется выпячивание на брюшной стороне тела (рис. 15Б). Рост метасомального выроста происходит перпендикулярно оси тела личинки и перпендикулярно оси метамерии, если бы таковая была. Латеральные мезентерии образуются в метасомальном выросте в плоскости перпендикулярной передне-задней оси личинки, то есть в той плоскости, в которой располагались бы диссепименты между сегментами. Так, может быть, лате-

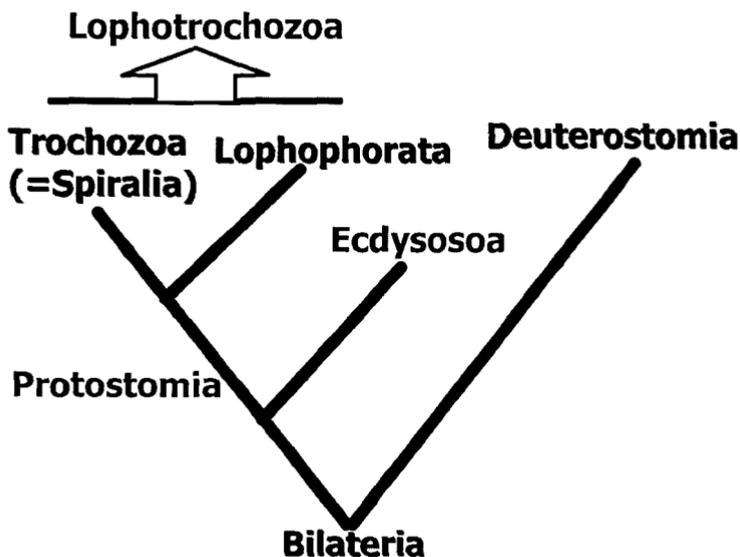


Рис. 14. Положение форонид в системе животного царства, согласно новым данным молекулярной филогенетики.

ральные мезентерии представляют собой диссепимент между двумя туловищными сегментами (рис. 15А)? Такая трактовка подтверждается и тем, что на латеральных мезентериях открываются воронки нефридиев (рис. 15В), как это имеет место у типичных метамерных Bilateria. В этом случае форониды должны рассматриваться как метамерные, точнее олигомерные организмы, имеющие два туловищных сегмента.

Трактовка латеральных мезентериев форонид как диссепимента получила бы солидную поддержку, если бы оказалось, что латеральные мезентерии других лофофорат имеют такую же природу. Интересно, что точка зрения на латеральные мезентерии брахиопод как на диссепименты высказывалась еще тридцать лет назад (Gutmann et al., 1978). Идея эта не получила никакого распространения.

После выяснения особенностей организации и метаморфоза личинок брахиопод Craniida взгляды на план строения брахиопод существенно изменились. Как оказалось личинка *Neocrania anomala* имеет метамерное строение (Nielsen, 1991). У нее есть три пары пучков щетинок, которым соответствуют три пары целомических мешков (плюс непарный предротовой целом). При метаморфозе личинка *N. anomala* скла-

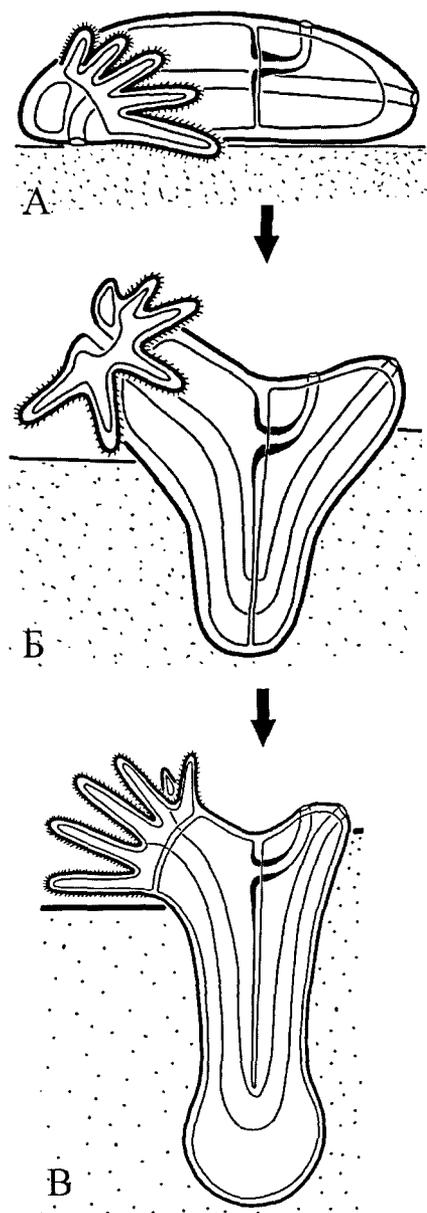


Рис. 15. Гипотетическая схема преобразования плана строения форонид в филогенезе. А — гипотетический олигомерный предок форонид с тремя отделами целома, при этом туловищный целом подразделен на два сегмента диссепиментом, на котором открываются воронки нефридиев. Б — появление вентрального выпячивания, в который затягивается петля кишечника и диссепимент. В — схематизированное современное состояние.

двывается на брюшную сторону. Передняя часть спинной стороны личинки выделяет так называемую спинную (брахиальную) створку, а задняя часть спинной стороны — вентральную (педальную) створку. Предполагается, что эти процессы отражают филогенетические преобразования плана строения брахиопод.

Если принять идею о складывании брахиопод, то становится понятным наличие у них латеральных мезентериев. Они соответствуют двум последовательным диссепиментам, которые делили туловище предковых форм брахиопод на три сегмента (рис. 16). Сегментарная природа латеральных мезентериев подчеркивается тем, что на них открываются воронки нефридиев, как это часто бывает у метамерных животных (например, аннелид). У некоторых представителей отряда *Lingulida*

имеется две пары гонад, каждая из которых связана с соответствующим латеральным мезентерием. Все это показывает, что брахиоподы сохраняют сегментарную организацию и во взрослом состоянии, но метамерия маскируется искривлением передне-задней оси. Таким образом, брахиоподы имеют больше туловищных сегментов, чем форониды. У брахиопод две пары латеральных мезентериев и, соответственно, три туловищных сегмента. Форониды имеют одну пару латеральных мезентериев и, соответственно, два туловищных сегмента. Более выраженная целомическая метамерия у брахиопод коррелирует с наличием у личинок метамерных пучков щетинок.

Таким образом, Lophophorata оказываются метамерными животными. Общий счет целомических компартментов у форонид оказывается таким: предротовой целом (выраженный у личинок *Phoronopsis* в виде целомического цилиндра под аборальным органом, а у взрослых форм в виде целома эпистома), околотротовой щупальцевый целом, и два туловищных сегмента. У брахиопод метамерия выражена чуть полнее: у них имеется три туловищных сегмента, разделенных двумя парами латеральных мезентериев. И форониды и брахиоподы, таким образом — олигомерные животные (рис. 16). Причина их олигомерности понятна и состоит в том, что главная ось тела взрослых форм в обеих группах перпендикулярна оси метамерии. Подчеркнем лишний раз, что эволюционные преобразования плана строения у форонид и брахиопод протекали по-разному, что отражается в различном характере метаморфоза (в одной группе образуется брюшной вырост, а в другой группе тело личинки складывается на брюшную сторону). И, тем не менее, в обеих группах метамерия удерживается в организации взрослых форм. Это говорит о том, что метамерия — базисная черта организации лофофорат (рис. 16). Единственная группа Lophophorata, у которой метамерия утрачена полностью, — это мшанки. Здесь утрата метамерности связана с крайней миниатюризацией отдельных особей в колонии.

Обнаружение метамерии у лофофорат позволяет с высокой степенью вероятности предположить, что метамерная организация первична и для всех Lophotrochozoa (рис. 16). Более того, тот факт, что личинки Craniida имеют метамерные пучки щетинок (которые идентичны щетинкам полихет) позволяет предполагать, что метамерные щетинконосные придатки — это синапоморфный признак для Lophotrochozoa, и вероятный предок этой группы имел «аннелидную» организацию. Общего предка Lophotrochozoa следует представлять себе как организм с выраженной

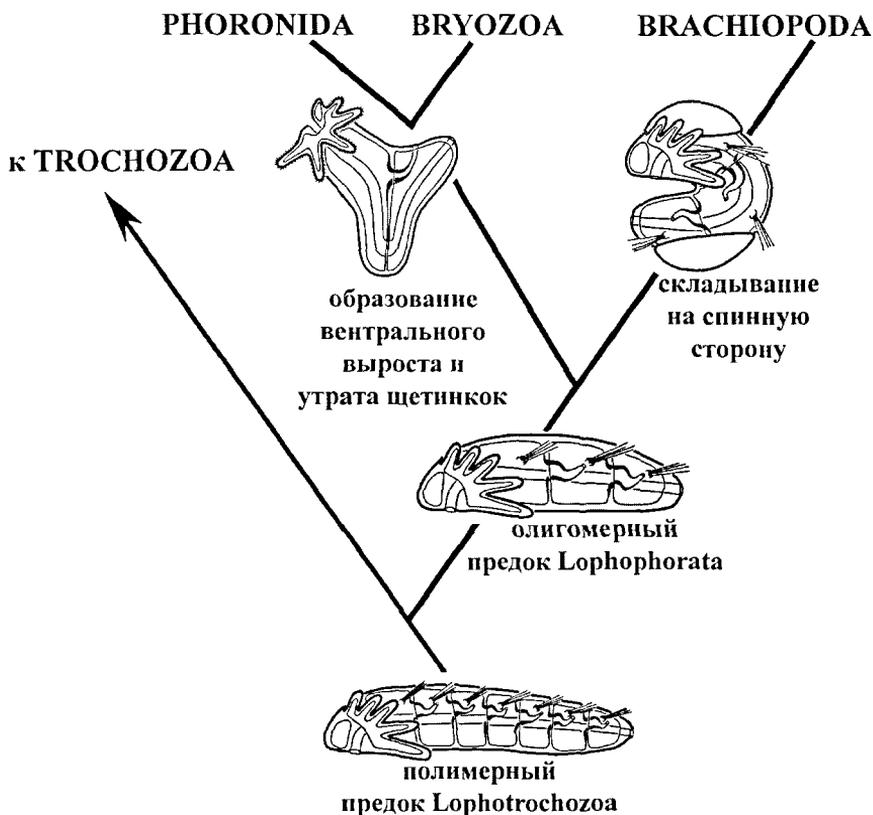


Рис. 16. Преобразование плана строения и филогенетические отношения Lophophorata.

целомической метамерией и метамерными щетинконосными придатками (рис. 16).

Разумеется, это не означает, что аннелиды были предками лофофорат. Аннелиды — это типичные *Spiralia* и их развитие характеризуется типичными для этой группы синапоморфиями, а именно, детерминированным спиральным дроблением и телобластическим способом закладки целомической мезодермы, берущей начало от 4d бластомера. Радиальное недетерминированное дробление и многоклеточные способы закладки целомической мезодермы (включая энтероцелию), несомненно, более примитивные черты развития. Эволюция возможна от недетер-

минированного радиального дробления в сторону детерминированного спирального, и от многоклеточных способов закладки мезодермы к закладке мезодермы от двух клеток-мезобластов, но не наоборот. Это означает, что Lophophorata отделились от ствола Lophotrochozoa раньше возникновения таких синапоморфий, как спиральное дробление и телобластический способ закладки мезодермы.

Сохранение у лофофорат примитивных черт в развитии коррелирует с целым рядом архаических особенностей их тканевой организации: моноцилиарный эпителий в покровах личинок (включая ресничные шнуры) и взрослых форм, эпителиально-мышечные клетки в эпидермисе личинок, эпителиально-мышечные клетки в кишечнике взрослых форм, эпителиально-мышечные моноцилиарные клетки выстилки целома личинок и взрослых животных, интраэпителиальное расположение нервной системы, имеющей организацию нервного плексуса, отсутствие постоянно существующих гонад и др.

Спиральное дробление и телобластический способ закладки мезодермы (наряду с другими чертами организации) — синапоморфии Trochozoa (syn. Spiralia). А есть ли синапоморфии у Lophophorata, ведь, учитывая фундаментальное различие в плане строения форонид и брахиопод, может оказаться, что Lophophorata — полифилетическая группа? Нам представляется, что такие синапоморфии могут быть найдены. У всех Lophophorata при метаморфозе происходит редукция почти всей предротовой лопасти вместе с апикальным органом. В результате этого у взрослых лофофорат предротовой отдел редуцирован до степени относительно небольшого эпистома и нет надглоточного ганглия, который закладывается в связи с апикальным органом. Вторая синапоморфия более традиционна — это наличие лофофора. Здесь важно подчеркнуть, что речь идет не о ресничном щупальцевом аппарате вообще, а именно о лофофоре с определенным планом строения.

## **ПРИЛОЖЕНИЕ. СИНОПСИС МИРОВОЙ ФАУНЫ ФОРОНИД**

Синопсис представляет собой сводку, обобщающую существующие к настоящему времени сведения по таксономии, распространению и биологии форонид и их личинок. Подобная сводка впервые составлена на русском языке, содержит оригинальные данные, в том числе описания двух новых для науки видов форонид, ключ для определения всех существующих видов взрослых форонид и личинок.

В главе приведены характеристики типа *Phoronida* и двух родов *Phoronis* и *Phoronopsis*. Для каждого вида дана сводная таблица, содержащая описания варьирующих определительных признаков по литературным и собственным данным. С учетом новых данных и ревизии каждого вида дано его уточненное описание. Описание иллюстрировано фотографиями и рисунками животных, гистологических срезов через разные участки тела, трехмерными реконструкциями выделительных органов. Для каждого вида приведены дифференциальный диагноз, описание ареала распространения, иллюстрированное картой, и сведения по биологии.

Синописис содержит подробные описания известных на настоящий момент личинок форонид. Для личинок четырех видов дано подробное описание личиночного развития, иллюстрированное фотографиями и рисунками личинок на разных стадиях. Для каждой личинки выделены определительные признаки и дано развернутое описание морфологии и анатомии. Впервые составлен ключ для определения личинок форонид. В качестве признака для определения родовой принадлежности личинок предложено использовать форму предротового целома.

## ВЫВОДЫ

1. Форониды характеризуется необычным сочетанием специализированного плана строения и весьма архаичной тканевой организацией, а также примитивным типом эмбрионального развития.

2. Примитивной особенностью организации покровного эпителия форонид является то, что он образован жгутиковыми клетками, причем базальным телом жгута служит одна из центриолей. Эпидермальные клетки несут микроворсинки, которые пронизывают примитивную рыхлую протокутикулу. Обнаружено, что протокутикула форонид заселена симбиотическими бактериями.

3. Архаичным является строение нервной системы форонид, которая лишена нервных ганглиев и организована по типу интраэпидермального нервного плексуса. Выявлено, что расположение элементов нервной системы в толще эпидермиса во всех участках тела подчиняется общему плану клеточной организации: непосредственно над базальной пластинкой проходят нервные волокна, образующие нейропилль, над ним располагаются тела глиеподобных клеток, а еще выше — тела нервных клеток. Слоистая структура нервного плексуса пронизана отростками эктодермальных поддерживающих клеток, снабженных мощными тонофиламенатами.

4. Обнаружено, что выстилка целома форонид во всех его участках образована примитивными жгутиковыми эпителиально-мышечными клетками. Мускулатура форонид представляет собой часть целомической выстилки и сохраняют организацию слоя эпителиально-мышечных жгутиковых клеток. Сократимая часть мышечных клеток организована по типу гладкой мускулатуры.

6. Форониды имеют замкнутую сложно организованную кровеносную систему, в состав которой входят два поперечных и четыре (а не три, как считалось ранее) продольных сосуда, слепые капилляры щупалец и сложная капиллярная сеть, развитая на поверхности пищеварительного тракта. Обнаружено, что по особенностям ультраструктурной организации сосудистая стенка у форонид может быть подразделена на три главных типа: двухслойная, трехслойная и шестислойная.

7. Впервые проведенный функционально-морфологический анализ фильтрационного аппарата форонид показал, что взвешенные в воде частицы задерживаются ситом из латеро-фронтальных ресничек, отбрасываются на фронтальную поверхность и транспортируются к основанию щупалец. Показано, что протяженная эпистомная складка направленная в сторону внешнего ряда щупалец регулирует верхний размер частиц проникающих в пищевой желобок, ведущий ко рту.

8. Впервые, основываясь на особенностях цитологической организации, предложено новое подразделение пищеварительного тракта форонид на следующие отделы: глотка, пищевод, преджелудок, желудок, пилорическая часть, средняя, задняя и прямая кишки. Во всех отделах гастродермис представлен моноцилиарными микровиллярными клетками. Архаичной особенностью гистологической организации кишечника форонид является то, что в желудке и средней кишке гастродермис образован эпителиально-мышечными клетками.

9. Выделительные органы представлены парными нефридиями, состоящими из ресничной воронки и выделительного канала. Строение дистальной части нефридия является одним из важнейших определяющих признаков в таксономии форонид. Впервые для форонид обнаружен половой диморфизм в строении дистальной части нефридия. Эпителий воронки и канала образован моноцилиарными эпителиально-мышечными клетками, в которых миофиламенты проходят в апикальных (воронка, канал) и базальных (канал) частях.

10. У форонид нет постоянно существующих гонад. Оогенез может быть охарактеризован как аутосинтетический на фоне развитого фолли-

кула. Имеются наружные репродуктивные органы, представленные нидаментальными железами и лофофоральными органами. Они представляют собой разрастание эпителия лофофоральной вогнутости и эпителия абфронтальной стороны щупалец внутреннего ряда. Нидаментальные железы выделяют секрет, склеивающий развивающиеся в кроне щупалец эмбрионы в скопления. В лофофоральных органах происходит формирование сперматофоров.

11. Опровергнуты ранее существовавшие в литературе представления о спиральном типе дробления форонид. Дробление яйца форонид недетерминированное и протекает по радиальному типу. Мезодерма формируется из двух многоклеточных зачатков — переднего и заднего, при этом передний образуется за счет иммиграции клеток, задний — типичным энтероцельным способом. Передний зачаток дает начало предротовому и щупальцевому целомам, задний — туловищному целома.

12. Форониды характеризуются разнообразием типов личиночного развития. В наиболее примитивном типе свободное существование личинки начинается со стадии жгутиковой бластулы. Жгутиковый характер покровных клеток сохраняется на всех стадиях развития. Ресничные шнуры личинок форонид тоже образованы жгутиковыми клетками. В эпидермисе личинки обнаружены эпителиально-мышечные клетки.

13. Ресничные шнуры актинотрохи представлены преоральным и посторальным ресничными шнурами и телотрохом. Щупальцевый аппарат личинки образуется за счет постротового ресничного шнура. Реснички преорального шнура бьют спереди назад (как у первичноротых), а реснички посторального — также спереди назад (как у вторичноротых). Щупальца личинки функционируют по типу “up-stream” механизму.

14. Доказано наличие истинной тримерии целома у личинок форонид рода *Phoronopsis*. Тримерная организация целомического аппарата — исходное состояние для личинок форонид. У личинок рода *Phoronis* наблюдается редукция передней стенки предротового целома, что ведет к частичной утрате тримерии целома.

15. Целомическая выстилка у личинок образована моноцилиарными эпителиально-мышечными клетками. Описана кровеносная система у личинок форонид, наличие которой — уникальная особенность организации планктотрофных личинок беспозвоночных.

16. Впервые обнаружено, что мускулатура личинок форонид образована жгутиковыми мышечными клетками бластоцеля, которые не образуют эпителиев, а их сократимая часть организована по типу поперечно-полосатой мускулатуры.

17. Впервые прослежено развитие выделительных органов личинок *Phoronopsis harmeri*. Обнаружено, что протонефридий образован U-образно изогнутым выделительным каналом и двумя ветвями, несущими терминальные клетки.

18. Впервые описан метаморфоз *Phoronopsis harmeri*. В ходе метаморфоза происходит редукция большей части преоральной лопасти (вместе с апикальным органом) и дистальных участков щупалец. Дефинитивные щупальца возникают из базальных участков личиночных щупалец. Дефинитивная кровеносная система развивается на основе личиночной. При метаморфозе происходит редукция терминальных клеток протонефридия, в эктодермальный канал протонефридия открывается выделительная воронка, формирующаяся за счет мезодермального эпителия целома. Таким образом, дефинитивные нефридии форонид суть нефромиксии.

19. Ревизия мировой фауны форонид выявила в ее составе 12 валидных видов (2 из них описано автором настоящей работы), имеющих всесветное распространение. В фауне России зарегистрировано 8 видов форонид, из них 8 в морях Дальнего Востока, 3 в Черном море, 1 в Белом море (первая находка представителей типа в Арктическом бассейне).

20. Впервые у личинок форонид выделены морфологические признаки, позволяющие надежно идентифицировать род, а в ряде случаев — и вид. В водах России обнаружены личинки 6 видов форонид. Впервые для форонид описаны гигантские личинки и проанализирован феномен гигантских личинок, которые известны в разных группах животных: у кишечнополостных, ресничных червей, полухордовых, хордовых.

21. Анализ особенностей организации и метаморфоза форонид позволяет предложить новую трактовку плана строения форонид. Латеральные мезентерии являются производными диссепимента между двумя туловищными сегментами, что подтверждается их положением (перпендикулярным к передне-задней оси личинки) и наличием на них воронок нефридиев. У брахиопод имеются две пары латеральных мезентериев — производных от диссепиментов между тремя туловищными сегментами. Lophophorata, таким образом, являются метамерными (точнее, олигомерными) животными. Это позволяет признать справедливость выделения таксона Lophotrochozoa, в котором Lophophorata являются примитивной группой, сохранившей плезиоморфные черты развития и тканевой организации.

## Список публикаций по теме диссертации

- Малахов В.В., Темерева Е.Н., 1999. Эмбриональное развитие форониды *Phoronis ijimai*: два источника целомической мезодермы // Доклады Российской Академии наук, 365 (4), 574–576.
- Малахов В.В., Темерева Е.Н., 2000. Эмбриональное и личиночное развитие форониды *Phoronis ijimai* // Биология моря, 26 (6), 392–399.
- Малахов В.В., Темерева Е.Н., 2000. Проблема планов строения лофофорных животных // Материалы II Всероссийского симпозиума «Экологические проблемы онтогенеза» Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова, Москва. С. 8.
- Темерева Е.Н., Малахов В.В., 1999. Новый вид сверлящих форонид *Phoronis svellanae* (Lophophorata, Phoronida) из Японского моря // Зоологический журнал, 78 (5), 626–630.
- Темерева Е.Н., 2000. Новый вид форониды *Phoronopsis malakhovi* (Lophophorata, Phoronida) из Южно-Китайского моря // Зоологический журнал, 79 (9), 1088–1093.
- Темерева Е.Н., Малахов В.В., 2000. Кровеносная система личинок форонид // Доклады Российской Академии наук, 375 (5), 712–714.
- Темерева Е.Н., Малахов В.В., Яковис Е.Л., Фокин М.В., 2000. *Phoronis ovalis* (Phoronida, Lophophorata) в Белом море – первая находка форонид в Арктическом бассейне // Доклады Российской Академии наук, 374 (4) 1–3.
- Темерева Е.Н., Малахов В.В., 2001. Морфология форониды *Phoronopsis harmeri* // Биология моря, 27 (1), 34–42.
- Темерева Е.Н., Малахов В.В., Юшин В.В., 2001. Гистология и ультраструктура кожно-мышечного мешка форониды *Phoronopsis harmeri* // Биология моря, 27 (3), 192–201.
- Темерева Е.Н., Малахов В.В., Яковис Е.Л., Фокин М.В., 2001. Первая находка форонид в Белом море // Материалы V научной конференции Беломорской биологической станции имени Н.А. Перцова, 10–12 августа 2000 года. С. 17–19.
- Темерева Е.Н., Малахов В.В., 2002. Форониды имеют эпителиально-мышечные клетки в кишечнике // Доклады Российской Академии наук, 386 (4), 570–573.
- Темерева Е.Н., 2003. Форониды. Отчет о деятельности РАН в 2002 г. Важнейшие итоги. Москва. С. 57
- Темерева Е.Н., Малахов В.В., 2003. Организация и происхождение кровеносной системы форонид // Доклады Российской Академии наук, 389 (4), 1–4.
- Темерева Е.Н., Малахов В.В., 2004. Ультраструктура кровеносной системы форониды *Phoronopsis harmeri* Pixell, 1912. I. Капилляры // Биология моря, 30 (1), 46–53.
- Темерева Е.Н., Малахов В.В., 2004. Ультраструктура кровеносной системы форониды *Phoronopsis harmeri* Pixell, 1912. II. Главные сосуды // Биология моря, 30 (2), 120–130.
- Темерева Е.Н., Малахов В.В., 2004. Определитель личинок форонид Японского моря // Зоологический журнал, 83 (9), 1115–1126.
- Темерева Е.Н., Малахов В.В., 2004. Особенности микроскопической анатомии и ультраструктуры метанефридиев форониды *Phoronopsis harmeri*, Pixell, 1912

(Phoronida, Lophophorata) // Зоология беспозвоночных, 1 (1), 93–103.

Темерева Е.Н. 2005. Форониды // Биота Российских вод Японского моря. Т.3: Брахиоподы и форониды. Владивосток, Дальнаука. С. 50–136.

Кузьмина Т.В., Малахов В. В., Темерева Е.Н., 2006. Анатомия целомической системы замковой брахиоподы *Hemithyris psittacea* (Brachiopoda, Articulata) // Зоологический журнал, 85 (9), 1118–1128.

Темерева Е.Н., Малахов В.В., 2006. Развитие выделительных органов у личинок форонид: от протонефридия к нефромиксию // Зоологический журнал, 85 (6), 915–924.

Темерева Е.Н., Малахов В.В., 2006. Микроскопическая анатомия и ультраструктура лофофоральных органов и прилежащих к ним эпителиев лофофоральной вогнутости и анального бугра у форониды *Phoronopsis harmeri* Pixell, 1912 (Lophophorata, Phoronida) // Биология моря, 32 (6), 340–352.

Темерева Е.Н., Малахов В.В., 2006. Ответ Томасу Бартоломеусу: «Личинки форониды *Phoronopsis harmeri* имеют три отдела целома» // Зоология беспозвоночных, 3 (1), 1–21.

Темерева Е.Н., Малахов В.В., 2006. Личинки форониды *Phoronopsis harmeri* Pixell, 1912 (Phoronida) имеют тримерную организацию целома // Доклады Российской Академии наук, 410 (3), 1–5

Темерева Е.Н., Малахов В.В., Чернышев А.В., 2006. Гигантская актинотроха – личинка форониды из Южно-Китайского моря и феномен гигантских личинок // Доклады Российской Академии наук, 410 (5), 1–4.

Temereva E.N., Malakhov V.V., 2006. Trimeric organization of the larval coelom in phoronids // Abstracts of VII<sup>th</sup> International Larval Biology Symposium. P. 42.

Temereva E.N., 2006. Phoronid larvae of the Russian Seas // Abstracts of VII<sup>th</sup> International Larval Biology Symposium. P. 52.

Малахов В.В., Темерева Е.Н., 2006. Эмбриональное и личиночное развитие форонид // Сборник статей по материалам Юбилейной конференции памяти А.В. Иванова «Проблемы эволюционной морфологии животных». С. 77–78.

Темерева Е.Н., Малахов В.В., 2006. Развитие выделительной системы форонид // Сборник статей по материалам Юбилейной конференции памяти А.В. Иванова «Проблемы эволюционной морфологии животных». С. 115–116.

Темерева Е.Н., Куликова В.А., 2007. Личинки форонид из залива Терпения (юго-восточный Сахалин) // Биология моря, 33 (1), 65–69.

Temereva E.N., Malakhov V.V., 2007. Embryogenesis and larval development of phoronid *Phoronopsis harmeri* Pixell, 1912: dual origin of the coelomic mesoderm // Invertebrate Reproduction and Development, 50 (2), 57–66.

Темерева Е.Н., Малахов В.В., 2007. Развитие и филогения форонид // Записки Казанского Государственного Университета. Т. 149. Серия Естественные науки. Кн. 3. С. 174–178.

Temereva E.N., 2008. New data on distribution, morphology and taxonomy of phoronid larvae (Phoronida, Lophophorata) // Marine Biology Research. In press.

Temereva E.N., Malakhov V.V., Yushin V.V., 2008. Ultrastructural study of oogenesis in the phoronid *Phoronopsis harmeri* (Phoronida) // Acta Zoologica. In press.