

Московский государственный университет
имени М.В. Ломоносова
БИОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ



Т.В. Кузьмина, А.А. Мадисон

**Руководство для большого практикума
по зоологии беспозвоночных:
Брахиоподы**

Учебно-методическое пособие

Товарищество научных изданий КМК
Москва ♦ 2024

УДК 592(076.5)
ББК 28.691я73-5
К89

Кузьмина Т.В., Мадисон А.А. Руководство для большого практикума по зоологии беспозвоночных: Брахиоподы. Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2024. 83 с.

Пособие содержит теоретический материал и изложение лекций по учебной дисциплине 24086 «Щупальцевые и вторичноротые» в рамках большого практикума по зоологии беспозвоночных для студентов-магистров первого года, обучающихся по направлению 06.04.01 Биология на кафедре зоологии беспозвоночных биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова. Дисциплина включает практические и теоретические занятия, направленные на формирование у студентов компетентных знаний о группах беспозвоночных животных, включая лофофорат. Настоящее пособие посвящено биологии, экологии, строению, онтогенезу и таксономии современных брахиопод, а также эволюции и общей филогении этого типа. Пособие состоит из 20 глав, которые содержат данные по организации всех систем органов и особенностям онтогенеза брахиопод. Прослежены тенденции в эволюции отдельных систем органов и структур в связи с современными представлениями о происхождении брахиопод. Особое внимание уделено проблеме формирования плана строения брахиопод. Отдельные разделы посвящены микроструктуре и морфологии раковины брахиопод. Текст сопровождается 40 рисунками, наглядно иллюстрирующими изложенный материал. Пособие может быть полезно для студентов и преподавателей биологических, экологических и палеонтологических специальностей университетов, педагогических вузов.

Рецензенты:

А.О. Борисанова, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова.

А.В. Пахневич, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН.

Рекомендовано Учебно-методической комиссией биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова в качестве учебно-методического пособия для преподавателей и студентов биологического факультета, обучающихся по стандартам МГУ, по направлению подготовки 06.04.01 «Биология»

ISBN 978-5-907747-15-9

© Кузьмина Е.В., оформление обложки, 2024
© Кузьмина Т.В., Мадисон А.А., текст, иллюстрации, 2024
© Товарищество научных изданий КМК, издание, 2024

Содержание

1. Предисловие	4
2. Краткая история изучения современных брахиопод	5
3. Положение брахиопод в системе Bilateria	7
4. Общий план строения брахиопод.....	8
5. Таксономическое разнообразие и биология современных брахиопод	10
6. Строение раковины современных брахиопод	13
7. Строение стенки тела и мантии. Гипотезы секреции раковины брахиопод	17
8. Строение щетинок	20
9. Строение ножки	22
10. Функциональная морфология и эволюция лофофора	24
11. Мышечная система	33
12. Нервная система	36
13. Пищеварительная система	42
14. Целомическая система	45
15. Кровеносная система	52
16. Выделительная система	59
17. Половая система	61
18. Развитие	67
19. Формирование плана строения брахиопод.....	75
20. Филогения брахиопод	78
Благодарности	80
Список литературы	81

1. Предисловие

Брахиоподы (или плеченогие) — это тип морских беспозвоночных животных, имеющих богатую палеонтологическую историю. Данная группа животных появилась в раннем кембрии, наибольшего расцвета достигла в палеозое, однако после массового вымирания в конце перми не смогла восстановить своё таксономическое разнообразие. Палеонтологическая история брахиопод прослежена благодаря минерализованной раковине этих животных, которая хорошо сохраняется в ископаемом состоянии и подробно изучена палеонтологами. В отличие от многих других организмов с раковинами, внутренняя поверхность раковины брахиопод несёт отпечатки различных

органов и элементы скелета, которые позволяют реконструировать строение мягкого тела вымерших брахиопод путём сравнения этих структур с современными. Несмотря на то, что современные представители типа изучены в меньшей мере, в мировой литературе имеется большое количество публикаций, посвященных строению и развитию разных групп ныне живущих брахиопод (см. гл. 2). Данное пособие представляет собой подробный анализ имеющихся литературных данных по организации, биологии и эволюции современных брахиопод и может быть полезным как зоологам, так и палеонтологам.

2. Краткая история изучения современных брахиопод

Первые рисунки раковин ископаемых брахиопод были сделаны в XVI веке. В начале XIX века было предложено латинское название группы — *Brachiopoda* (Dumeril, 1806). Долгое время, вплоть до конца девятнадцатого столетия, брахиопод относили к моллюскам. В 1888 г. был предложен таксон *Tentaculata*, куда вошли брахиоподы, форониды и мшанки (Hatschek, 1888). В начале XX века был создан таксон *Lophophorata*, в который в настоящее время включают брахиопод, но первоначально в него помещали только форонид и мшанок (Schneider, 1902).

В XIX веке были опубликованы основополагающие работы, в которых подробно рассматривалась анатомическая организация ныне живущих брахиопод (например, Blochmann, 1892, 1900). Рисунки, приведенные в этих работах, до сих пор используются в современных руководствах. В это же время были выполнены классические исследования А.О. Ковалевского (1874) по эмбриологии брахиопод, в которых были показаны ключевые различия в онтогенезе плеченогих и моллюсков и высказано предположение о близости брахиопод и метамерных животных — аннелид.

Эмбриология брахиопод интенсивно исследовалась на протяжении всего XX века. Эмбриональное и личиночное развитие в основном были изучены для ринхонеллиформных (замковых) брахиопод (например, Percival, 1944, 1960; Малахов, 1976). Подробная работа Ятсу (Yatsu, 1902), описывающая развитие *Lingula anatina*, остаётся основным исследованием эмбрионального развития лингулиформных брахиопод. В 1991 г. вышла в свет работа Нильсена (Nielsen, 1991), посвященная эмбриональному и личиночному развитию *Novocrania anomala*, которая оказала огромное влияние на изучение брахиопод и стала основанием для «гипотезы складывания» при формировании плана строения брахиопод (см. гл. 18, 19).

В 1959 г. был опубликован обзор накопленных к тому времени сведений об организации современных брахиопод в 5-м томе фундаментального руководства по зоологии беспозвоночных (Нуман, 1959). Это наиболее полный свод, суммирующий результаты столетнего периода исследований микроскопической анатомии брахиопод, выполненных на гистологическом уровне. В конце XX века в свет выходят работы, выполненные с применением методов электронной микроскопии и посвященные строению отдельных органов и тканей

брахиопод (например, Reed, Cloney, 1977; Lüter, 1995). Результаты работ, касающиеся ультраструктурного уровня организации, суммированы в одной из глав фундаментального руководства по микроскопической анатомии беспозвоночных (James, 1997). Кроме того, достаточно полный обзор данных о строении современных брахиопод был опубликован в серии томов по палеонтологии «*Treatise of Invertebrate Paleontology*», выходящих с 1997 по 2007 г. Также большое значение имела книга Радвика (Rudwick, 1970), в которой излагается эволюционная история брахиопод и данные по общей морфологии и экологии ныне живущих и вымерших видов.

Современные брахиоподы были объектом таксономических и биогеографических исследований О.Н. Зезиной (например, Зезина, 1976, 1985, 1997). В её работах проведена ревизия фауны, а также описаны новые виды современных плеченогих. Подобные исследования также проводились учёными из других стран (например, Bitner et al., 2008; Bitner, 2010; Gaspard et al., 2008). Надо заметить, что большинство исследователей современных брахиопод изучают либо отделённое от раковины мягкое тело, либо выделяют новые таксоны только по раковине современных брахиопод, т.е. работают как палеонтологи. Единственным брахиоподчиком, который активно исследовал и раковину, и мягкое тело стал сэр Олуин Уильямс, который внёс огромный вклад в исследование механизмов секреции раковины современных брахиопод и подробно изучил строение их мантии и периостракума (например, Williams, 1968, 1977).

Впервые классификация типов строения щупальцевого аппарата, т.е. лофофора, была предложена еще в XIX веке (Beecher, 1897). Большое значение для понимания организации лофофора имеют многочисленные исследования Дафны Эткинса (например, Atkins, 1959, 1960, 1961), в которых можно найти сведения по строению и развитию разных типов щупальцевого аппарата брахиопод. В XX столетии активно дискутировался вопрос о механизме фильтрации лофофора плеченогих (например, Strathmann, 1973; Кузьмина, Малахов, 2007).

В XXI веке появляется ряд работ, выполненных комплексом методов, включающих построение 3D-реконструкций по сериям гистологических срезов, трансмиссионную электронную микроскопию и иммуноцитохимию в сочетании с

конфокальной лазерной микроскопией (например, Kuzmina, Temereva, 2021; Ратновская, Кузьмина, 2022; Plandin, Temereva, 2023). Новый методологический подход позволил подробно изучить строение лофофора, целомическую, кровеносную и центральную нервную систему, а также онтогенетические стадии брахиопод. В настоящее время ведутся работы по изучению тонкого строения и физиологии мантии, мускулатуры, пищеварительной системы, фильтрационного аппарата, а также процессов биоминерализации раковины у брахио-

под. Появляются новые данные по развитию брахиопод с использованием методов *in situ* гибридизации и анализа дифференциальной экспрессии генов на разных стадиях онтогенеза (например, Passamanek et al., 2015). Кроме того, в настоящее время палеонтологи и зоологи проводят совместные работы, необходимые для реконструкции строения мягкого тела и онтогенеза ископаемых представителей группы (например, Madison, Kuzmina, 2019).

3. Положение брахиопод в системе Bilateria

Брахиоподы вместе с форонидами и мшанками входят в надтиповой таксон Lophophorata, для представителей которого характерно наличие щупальцевого органа — лофофора. Данные по морфологии целомической, нервной и мышечной систем лофофора подтверждают монофилию лофофорат. Однако данные по молекулярной систематике довольно противоречивы. В большинстве работ форониды и брахиоподы рассматриваются как сестринские группы, а в некоторых статьях форониды даже оказались внутри типа Brachiopoda. Кроме того, долгое время мшанок исключали из группы Lophophorata и объединяли с внутрипорошицевыми (Entoprocta). Однако есть работы, в которых брахиопод объединяют с мшанками, а форонид, наоборот, рассматривают как группу близкую к внутрипорошицевым. В последние годы несколько работ по молекулярной систематике подтвердили монофилию лофофорат. Однако в настоящее время снова рассма-

тривается таксон Polyzoa, в состав которого входят мшанки, внутрипорошицевые и циклиофоры, а монофилия лофофорат вновь подвергается сомнению.

Поскольку для брахиопод характерно недетерминированное радиальное дробление, энтероцельный способ закладки целомической мезодермы (см. гл. 18) и тримерия целома (см. гл. 14) традиционно их рассматривали как группу, имеющую промежуточное положение между первичноротыми и вторичноротыми животными. Однако данные, полученные с помощью методов молекулярной систематики, прочно укрепили положение брахиопод среди первичноротых животных. В настоящее время брахиоподы, форониды, мшанки вместе с циклиофорами, внутрипорошицевыми, аннелидами, моллюсками и немертинами входят в состав группы Lophotrochozoa, морфологической синапоморфией которой является наличие щетинок.

4. Общий план строения брахиопод

Брахиоподы — билатерально-симметричные животные, чьё мягкое тело защищено минерализованной двустворчатой раковиной. Важно отметить, что створки раковины покрывают тело брахиопод со спинной и брюшной стороны, а не с боков, как это имеет место у двустворчатых моллюсков. При этом плоскость билатеральной симметрии у брахиопод проходит перпендикулярно плоскости смыкания створок (рис. 1). Необходимо подчеркнуть, что «дорсальная» и «вентральная» створки также могут называться «брахиальная» и «педальная» соответственно. В данном руководстве использованы традиционные названия створок брахиопод — дорсальная и вентральная. В раковине брахиопод выделяют передний и задний края. Раковина приоткрывается для фильтрации на переднем крае, а ближе к заднему краю у большинства брахиопод расположена ножка. Передний конец мягкого тела расположен у переднего края створок, а задний конец тела — у заднего края створок. Туловищный целом животного занимает заднюю часть внутреннего простран-

ства между створками раковины. Створки раковины выстланы мантией, ограничивающей мантийную полость (рис. 1). По периферии мантии у большинства брахиопод проходит ряд щетинок. Внутри мантийной полости находится щупальцевый орган — лофофор, который у брахиопод имеет большое разнообразие форм (см. гл. 10). Брахиоподы — целомические животные с хорошо развитым лофофоральным и туловищным целомом. Внутри туловищного целома мягкого тела расположены основные органы: пищеварительный тракт, сердце и основные кровеносные сосуды, мышцы, метанефридии, а у некоторых групп — гонады. Большинство брахиопод прикрепляются к субстрату ножкой, строение которой различается в разных группах. У большинства брахиопод при прикреплении ножкой вентральная створка обычно оказывается сверху, а дорсальная — снизу (рис. 2-3). Брахиоподы демонстрируют сочетание сложного анатомического строения с весьма примитивными архаичными особенностями их гистологической организации.

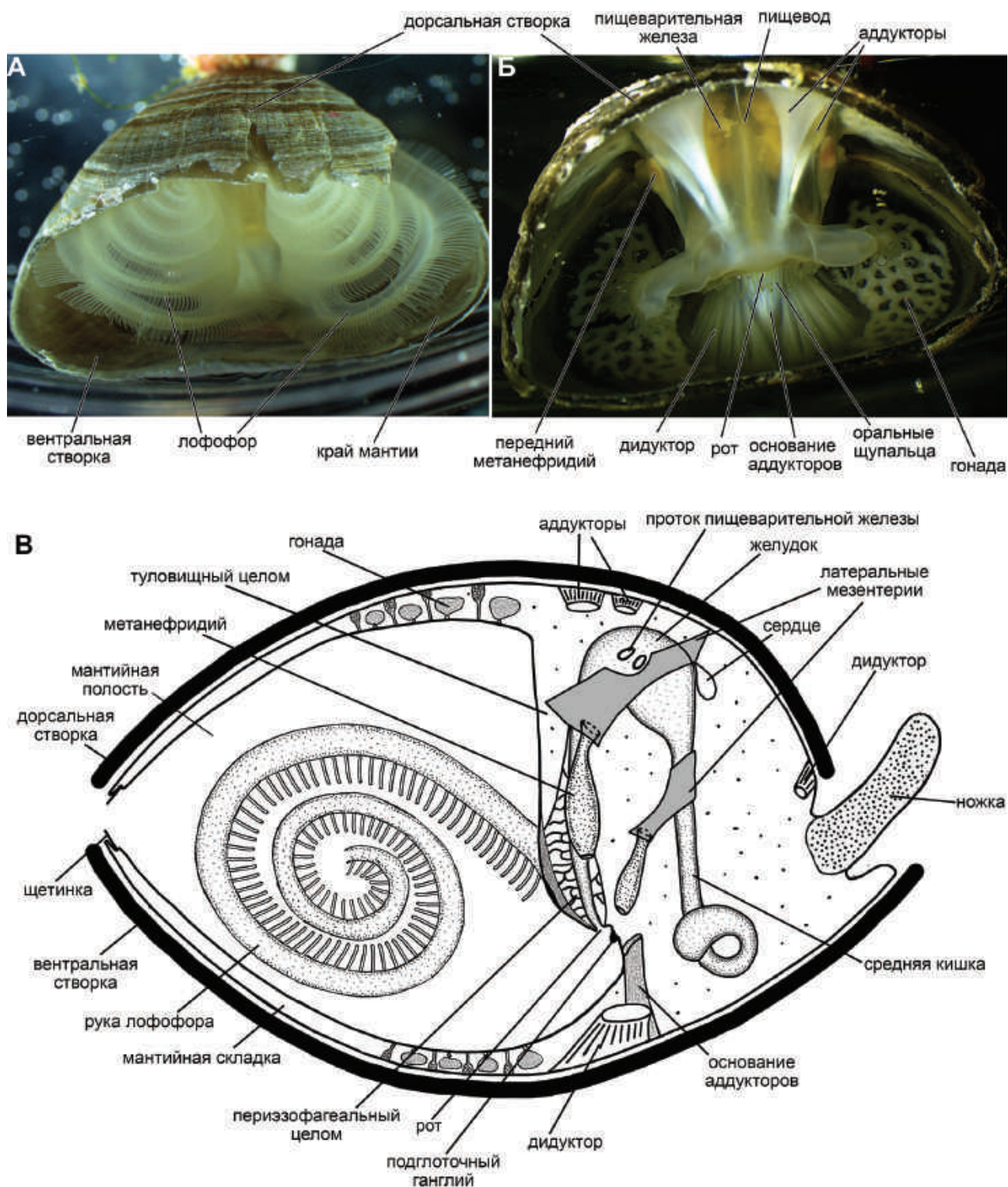


Рис. 1. Общая анатомическая организация брахиопод на примере *Hemithiris psittacea* (Rhynchonelliformea: Rhynchonellida; по Kuzmina et al., 2024, с изменениями). А — вскрытая мантийная полость, виден спиролофный лофофор; Б — вскрытая мантийная полость, руки лофофора обрезаны у основания; В — схема анатомической организации, вид сбоку (педальные мышцы, замок и скелет лофофора не изображены).

5. Таксономическое разнообразие и биология современных брахиопод

Брахиоподы разделены на три подтипа: Linguliformea, Craniiformea и Rhynchonelliformea, которые различаются по строению и химическому составу раковины, а также внутренней анатомией и особенностями онтогенеза.

Лингулиформные брахиоподы имеют хитинофосфатную раковину, лишенную замка. В современной биоте подтип Linguliformea представлен двумя семействами: Lingulidae и Discinidae.

В состав семейства Discinidae входят четыре современных рода: *Discina* (1 вид), *Discinisca* (4 вида), *Discradisca* (7 видов) и *Pelgodiscus* (1 вид; рис. 2А–Б). Дисциниды обитают на твердых субстратах, к которым прикрепляются при помощи короткой мышечной ножки. Дорсальная мантия несет более длинные щетинки, чем вентральная (рис. 2А), а у некоторых видов щетинки у переднего края раковины расположены тесно друг к другу и формируют псевдосифон, через который вода поступает в мантийную полость. Известно, что *Discradisca strigata* двигает дорсальной створкой относительно вентральной из стороны в сторону, при этом длинные щетинки как бы подметают пространство вокруг, вероятно, подавляя рост эпифауны вокруг раковины.

В состав семейства Lingulidae входят всего два современных рода *Lingula* (8 видов) и *Glottidia* (5 видов; рис. 2В–Д). Лингулиды имеют длинную ножку, которая заканчивается расширением, напоминающим ампулу форонид (рис. 2Г–Д). Мы предлагаем использовать этот термин и для терминального расширения ножки лингулид. Лингулиды живут в вертикальных норках в мягком субстрате (рис. 2Г). Их норка состоит из двух частей. Верхняя часть, в которой перемещается раковина, овальная в поперечном сечении и составляет примерно две трети от общей длины норки. Цилиндрическая нижняя часть норки содержит только ножку. Полностью вытянутая ножка может быть в 20 раз длиннее раковины. Стенки норки покрыты слизью,

выделяемой краями мантии и ножкой. Слизистый слой скрепляет стенки норки и облегчает движения животного внутри неё. Ампула прочно закреплена в субстрате на дне норки за счет того, что она имеет железистый эпителий, к которому прилепляются песчинки и различные частицы детрита. Лингулиды могут обитать в литоральной зоне, где во время отлива они прячутся внутрь норки. Питаются лингулиды, как и другие брахиоподы, путем фильтрации. Для питания лингулиды вытягивают ножку так, чтобы передний край раковины достигал входа норки. Длинные щетинки формируют два боковых и один медиальный псевдосифон. Вода поступает в мантийную полость через боковые псевдосифоны, а выходит через медиальный. Перед тем, как выкопать норку, мускулатура ножки лингулиды напрягается таким образом, что животное сгибается: конец ножки и передний край раковины упираются в субстрат (рис. 2В). Закапывание в грунт происходит путём чередования движений створок раковины, включающих движение створок в боковые стороны («ножницеобразное движение»), медленное открывание створок, медленное закрывание створок, открытие створок и быстрое их схлопывание, в результате чего струя воды поступает в окружающий осадок. Боковые щетинки не дают частичкам грунта попадать в мантийную полость и, кроме того, транспортируют частицы грунта вверх. Животное зарывается под углом вглубь грунта, а затем поворачивает и роет норку вертикально вверх, пока не достигнет поверхности осадка. Таким образом, сначала формируется U-образная норка, нежилая часть которой засыпается, и остается вертикальная норка с фильтрующей брахиоподой. Лингулиды — единственные брахиоподы, которые употребляются в пищу человеком, их ножки едят во Вьетнаме и Японии.

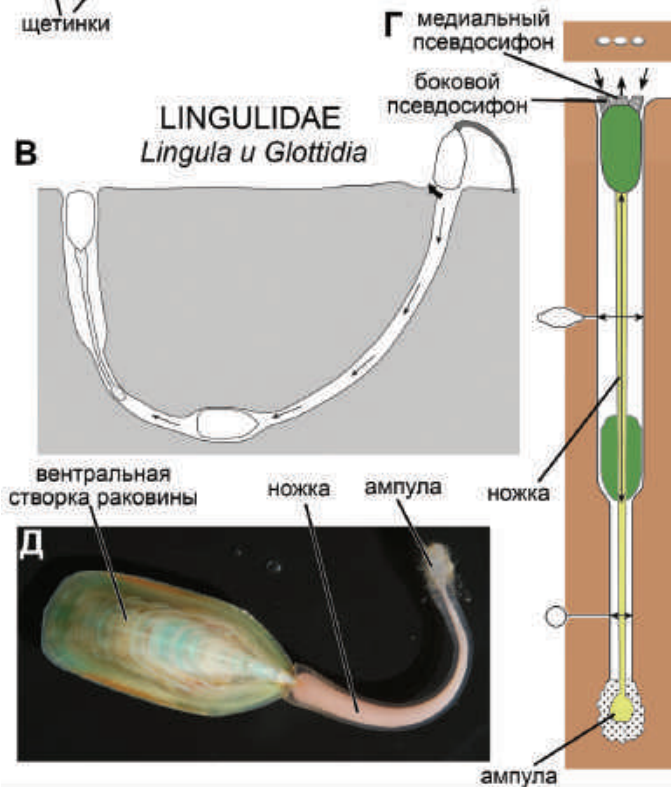
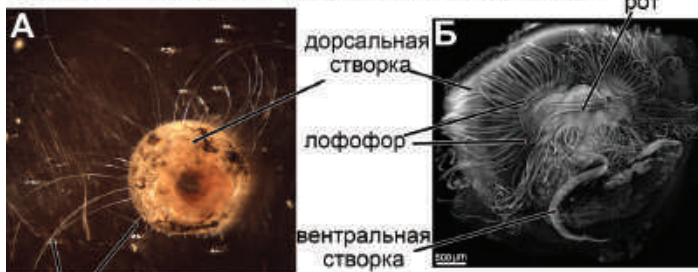
Кранииформные брахиоподы имеют кальцитовую раковину, лишенную замка. В современ-

Рис. 2. Таксономическое разнообразие и биология современных брахиопод: **А** — *Pelagodiscus atlanticus* с дорсальной стороны (ориг.); **Б** — вид спереди на мантийную полость *Pelagodiscus atlanticus* (микротомография; по Kuzmina, Temereva, 2019, с изменениями); **В** — закапывание *Glottidia* sp. (по Emig, 1997, с изменениями); **Г** — схема продольного среза через норку лингулиды в положении во время фильтрации и во время сокращения ножки (по Emig, 1997, с изменениями); **Д** — *Lingula anatina* (фотография А.А. Прудковского); **Е** — *Novocrania anomala* на камне (по Shipley, 1895); **Ж** — *Hemithiris psittacea* (фотография А.А. Семенова); **З** — *Coptothyris grayi* (по: Кузьмина, Темерева, 2018, с изменениями); **И** — вскрытая мантийная полость *Coptothyris grayi* (ориг.); **К** — *Pajaudina atlantica* (по Logan, 2004, с изменениями).

LINGULIFORMEA

DISCINIDAE

Discina, Discinisca, Discradisca, Pelagodiscus



CRANIIFORMEA

Novocrania, Neoancistrocrania, Valdiviathyris



RHYNCHONELLIFORMEA

o. Rhynchonellida



o. Terebratulida



o. Thecideida



ной биоте подтип Craniiformea представлен всего тремя родами семейства Craniidae: *Novocrania* (8 видов), *Valdiviathyris* (1 вид) и *Neoancistrocrania* (1 вид). У краниид отсутствует ножка; их взрослые особи цементируются к твердому субстрату вентральной створкой и лишены щетинок (рис. 2Е). Данные по развитию краниид легли в основу гипотезы формирования плана строения брахиопод (см. гл. 19).

Ринхонеллиформные брахиоподы также имеют кальцитовую раковину, но их створки скреплены замком. Это самая разнообразная и успешная группа брахиопод. Эволюционный успех Rhynchonelliformea, вероятно, связан с появлением замка, мышц-размыкателей раковины, а также известкового скелета лофофора, благодаря которому лофофор и соответственно площадь фильтрующей поверхности могли увеличиваться в размерах. В современной биоте ринхонеллиформные (или замковые) брахиоподы представлены тремя отрядами: Rhynchonellida, Terebratulida и Thecideida.

Ринхонеллиды (рис. 2Ж) включают шесть современных семейств: Basiliolidae, Cryptoporidae, Frieleidae, Tethyrhynchiidae, Hemithirididae и Notosariidae. Это довольно интересная группа ринхонеллиформных брахиопод, которая, вероятно, сохранила плезиоморфные признаки: спиролофный лофофор (см. гл. 10) и наличие двух пар метанефридиев (см. гл. 16). Кроме того, рин-

хонеллиды — единственная группа современных брахиопод, у которой нет пор в раковине. Поэтому представителей данного отряда легко определить, рассмотрев раковину с внутренней стороны.

Отряд Terebratulida (рис. 2-3-И) отличается самым большим видовым разнообразием среди современных брахиопод и включает 19 семейств. У представителей данного отряда лофофор имеет самую сложную организацию и состоит из трех рук, что позволяет наиболее эффективно сортировать частицы по сравнению с другими типами лофофора. Лофофор теребратулид поддерживается сложно организованным скелетом — петлей. В состав теребратулид входят два подотряда: Terebratulidina (с короткой петлей, поддерживающей только основание лофофора) и Terebratellidina (с длинной петлей, поддерживающей боковые руки лофофора; см. гл. 10).

Отряд Thecideida (рис. 2К) — это небольшой отряд замковых брахиопод, включающих семь современных родов. Для современных тецидеид характерен микроморфизм (мелкие размеры тела), вынашивание личинок в мантийной полости, отсутствие щетинок и ножки у взрослых особей. Представители данного отряда цементируются вентральной створкой к субстрату и имеют прикрепленный к дорсальной мантии лофофор. Предполагается, что тецидеиды произошли путем педоморфоза.

6. Строение раковины современных брахиопод

У брахиопод тело заключено в двустворчатую раковину, состоящую из дорсальной и вентральной створок. У ринхонеллиформных брахиопод вентральная створка обычно длиннее дорсальной, в её задней части расположено отверстие для выхода ножки; внутренняя поверхность дорсальной створки несёт скелет лофофора.

Наружная морфология раковины. У раковин брахиопод выделяют макушку, задний и передний края. На макушке расположен первично-сформированный участок раковины (рис. 3). В зависимости от типа роста макушка может располагаться в центре, ближе к заднему краю раковины или же прямо на заднем крае раковины. В случае голопериферического роста округлые створки раковины равномерно увеличиваются по периферии, поэтому макушка находится в центре раковины (рис. 3А). Такой тип роста встречается у дисцинид и краниид. У лингулид раковина растёт гемипериферическим способом: макушка расположена на заднем крае, рост раковины сопровождается удлинением латеральных и переднего краев (рис. 3Б). У ринхонеллиформных брахиопод миксопериферический рост раковины: створки растут по периферии со всех сторон, при этом задний край растёт намного медленнее и загибается вперед, а макушка расположена ближе к заднему краю раковины (рис. 3В).

Для лучшего разделения входящих и выходящих токов воды посередине переднего края одной створки раковины может быть развито продольное возвышение (седло), а на другой — соответствующее ему углубление (синус). В зависимости от этого передний край раковины имеет разную форму: прямую при отсутствии синуса и седла (рис. 3Г), сулькатную (на дорсальной створке — выемка (синус), а на вентральной — выступ (седло; рис. 3Д) и пликатную (на дорсальной створке имеется седло, а на вентральной — синус; рис. 3Е). Снаружи раковина несёт разнообразную скульптуру, как правило, это рёбра, складки, а также в различной степени выраженные линии нарастания. В редких случаях раковина современных брахиопод, например, у *Acanthobasiliola doederleini* и *Novocrania lecointei*, может быть покрыта иголочками.

У современных лингулид отсутствует специализированное отверстие для выхода ножки, в то время как у *Rhynchonelliformea* отверстие для выхода ножки находится в задней части вентральной створки и может иметь разную форму. Треуголь-

ное отверстие для выхода ножки называется дельтирием (рис. 5Б). У ринхонеллиформных брахиопод с тонкой ножкой по бокам дельтирия расположены дельтидиальные пластинки, которые уменьшают отверстие для выхода ножки и тем самым защищают брахиоподу от проникновения паразитов и хищников (рис. 3Ж). У ряда групп дельтидиальные пластинки срастаются, образуя дельтидий, и закрывают дельтирий снизу, при этом у макушки формируется круглое отверстие — форамен (рис. 3-З). У современных тецидеид от верхушки дельтирия растёт единая пластина — псевдодельтидий, который может закрывать дельтирий целиком. В случае полного зарастания отверстия для выхода ножки брахиопода становится свободнолежащей или цементируется макушкой брюшной створки.

Микроструктура и химический состав раковины современных брахиопод. Раковина брахиопод снаружи покрыта периостракумом — тонким белковым слоем, различающимся по строению в разных отрядах брахиопод и дающим самую разнообразную окраску раковинам; его внутренняя поверхность служит матрицей для откладывания минеральных частиц. У *Rhynchonelliformea* и *Craniiformea* раковины кальцитовые, а у *Linguliformea* — хитино-фосфатная. Хотя во всех трёх подтипах раковина состоит из нескольких минерализованных слоёв, эти слои принципиально отличаются по своему строению. Выделяют первичный, вторичный и в некоторых случаях третичный слои раковины (рис. 4А, Г, Ж). Перечисленные слои состоят из разных микроструктурных элементов. Эти элементы, как и скелеты других беспозвоночных, в свою очередь состоят из наногранул — минеральных частиц диаметром около 70 нм, формирующие различно организованные агрегаты и, таким образом, образующие разные типы микроструктур.

Первичный слой брахиопод тонкий, от 2 до 30 мкм толщиной в зависимости от группы. В большинстве случаев, например, у некоторых теребратулид, первичный слой неструктурированный, т.е. он образован хаотично расположенными агрегатами наногранул. У других брахиопод, например, у современных ринхонеллид, первичный слой может быть столбчатым. В этом случае наногранулы организованы в вертикальные столбики.

Вторичный слой брахиопод гораздо более разнообразен. У современных ринхонеллиформных бра-

хиопод вторичный слой фиброзный; т.е. наногранулы организованы в столбики, которые, в свою очередь, слагают линзовидные в поперечном сечении фибры, растущие под острым углом к поверхности створки (рис. 4А–В). У некоторых групп ринхонеллиформных брахиопод фибры могут менять направление роста на 90° , то есть резко поворачивать внутрь створки и превращаться в сильно утолщённые призмы, тем самым образуя третичный призматический слой (рис. 4А, В). Раковина

тецидеид состоит преимущественно из первичного слоя, только некоторые элементы внутреннего скелета состоят из фибр, что даёт основание предполагать происхождение тецидеид путём пedomорфоза. У краниид вторичный слой ламинарный, его ламинны (рис. 4Г–Е) нарастают по спирали от внутренней поверхности раковины к внешней и состоят из шарообразных агрегатов наногранул. У *Linguliformea* вторичный слой состоит из чередующихся апатитовых и органических пластин (рис. 4Ж–З). Апати-

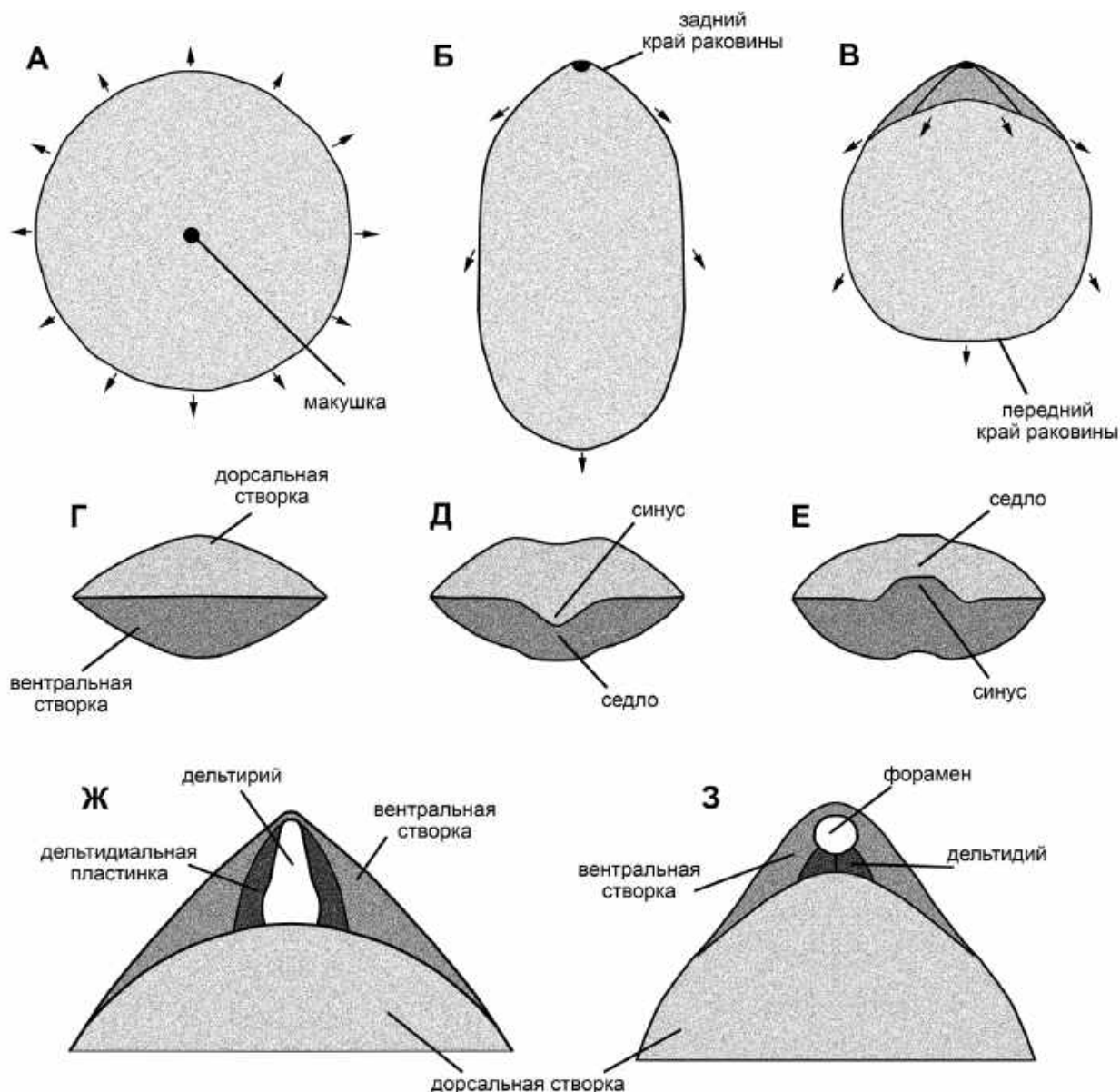


Рис. 3. Типы роста и морфология раковины современных брахиопод. А — голопериферический тип роста раковины; Б — гемипериферический тип роста раковины; В — миксопериферический тип роста раковины; Г — прямая линия смыкания створок раковины; Д — сулькатная линия смыкания створок раковины; Е — пликатная линия смыкания створок раковины; Ж — дельтирий ринхонеллиформных брахиопод (ориг.); З — форамен ринхонеллиформных брахиопод (ориг.). А–Е — по Williams, Rowell, 1965, с изменениями.

товые прослойки образованы слоями шарообразных агрегатов фосфатных наногранул, которые могут образовывать плотные слои или быть организованы в три типа микроструктуры: колумнарную, камератную и бакулятную. Эти типы микроструктуры не имеют аналогов среди брахиопод с кальцитовой раковиной. Колумнарная микроструктура представляет собой столбики, расположенные

между слоями плотно упакованных сферических агрегатов наногранул. В случае камератной микроструктуры между плотными слоями расположены соединяющиеся перегородки, образующие камерки. Бакулятная микроструктура представляет собой стерженьки, хаотично расположенные между плотными слоями (рис. 4И). Органические прослойки содержат хитин и глюкозамины.

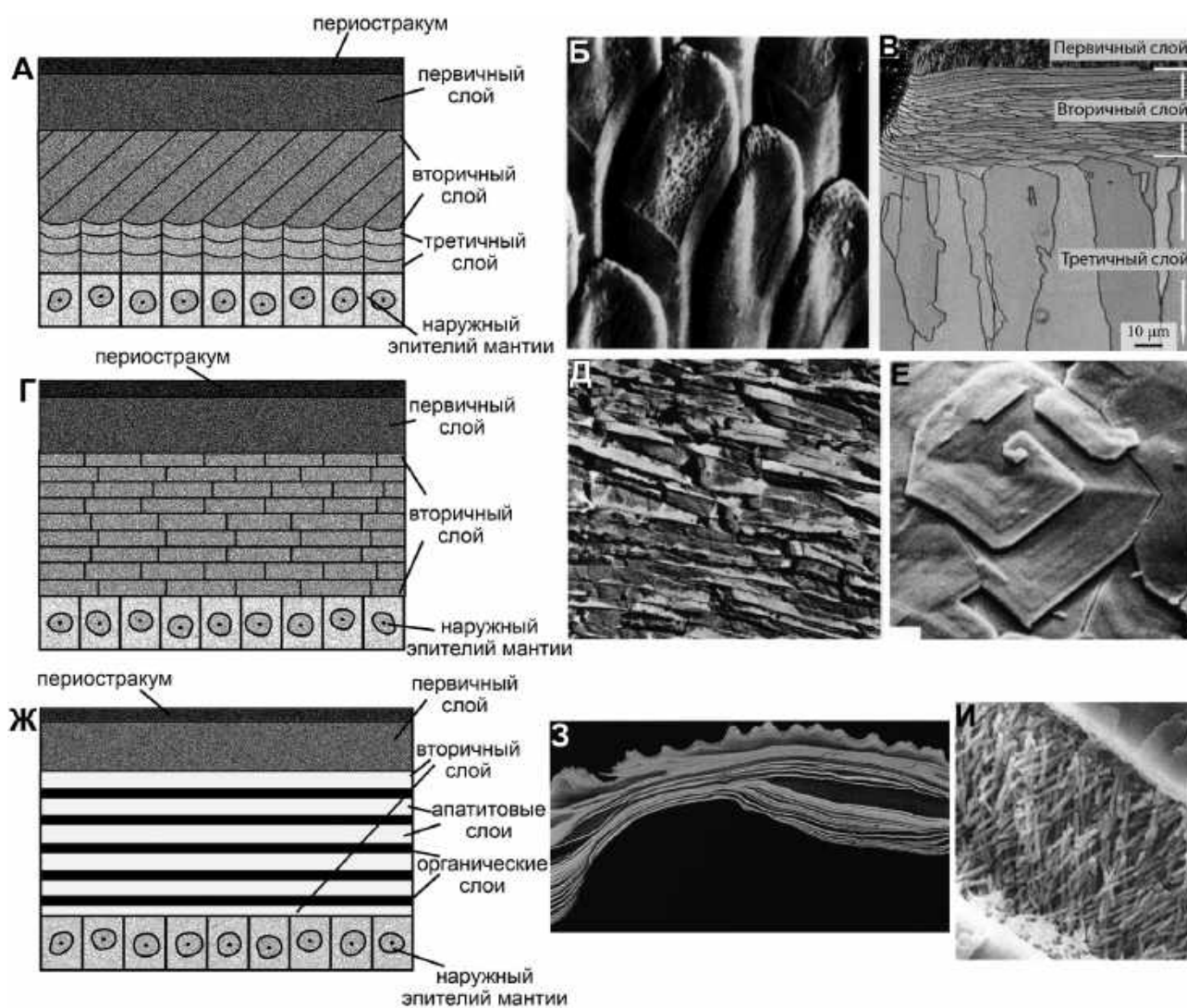


Рис. 4. Микроструктура раковины современных брахиопод. **А** — схема поперечного среза через раковину ринхонеллиформных брахиопод (ориг.); **Б** — фибры во вторичном слое раковины ринхонеллиды *Notosaria nigricans* (по Williams, 1997 et al., с изменениями); **В** — фотография, полученная методом дифракции обратно рассеянных электронов и показывающая разницу в микроструктуре у трёхслойных створок *Gryphus vitreus* (по Ye et al., 2018, с изменениями); **Г** — схема поперечного среза через раковину краниiformных брахиопод (ориг.); **Д** — ламинарный вторичный слой на поперечном сколе раковины *Novocrania anomala* (по Williams, 1970, с изменениями); **Е** — внутренняя поверхность дорсальной створки *Novocrania anomala* (по Williams, 1970, с изменениями); **Ж** — схема поперечного среза через раковину лингулиформных брахиопод (ориг.); **З** — скол через раковину *Discina striata*, апатитовые слои белые, органические слои — от серого до черного (по Williams et al., 1992, с изменениями); **И** — бакулятный апатитовый слой на поперечном сколе раковины *Glottidia pyramidata* (по Iwata, 1982, с изменениями). **Б, Д, Е, З, И** — сканирующая электронная микроскопия.

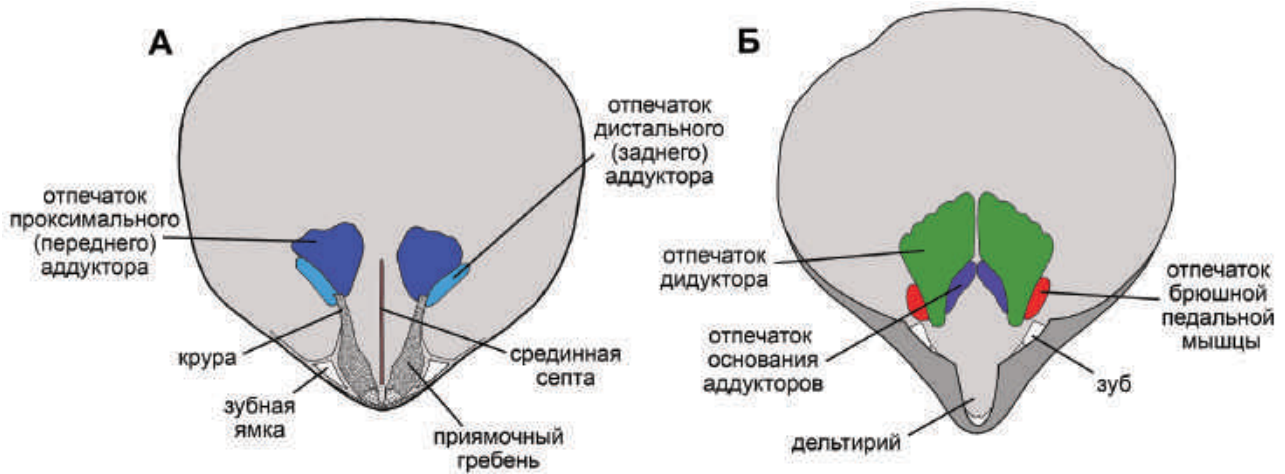


Рис. 5. Схемы внутренней морфологии раковины ринхонеллиформных брахиопод на примере *Hemithiris psittacea* (по: Кузьмина, 2010, с изменениями). **А** — дорсальная створка; **Б** — вентральная створка.

Таким образом, микроструктура раковины имеет принципиальную важность для определения группы брахиопод. Однако в подтипе Rhynchonelliformea большое таксономическое значение имеет и внутренний скелет, который у этих брахиопод связан с замком, мускульными отпечатками и скелетом лофофора. Если брахиоподы подтипов Linguliformea и Craniiformea не имеют внутреннего скелета и у них часто отсутствует специальное отверстие для выхода ножки, то морфология раковины брахиопод подтипа Rhynchonelliformea гораздо сложнее.

Строение замка. Створки ринхонеллиформных брахиопод прочно скрепляются между собой при помощи замка. Замок состоит из двух выростов у основания отверстия для выхода ножки в брюшной створке — зубов, входящих в зубные ямки в спинной створке (рис. 5). Зубы могут поддерживаться мощными парными зубными пластинами. Зубные ямки ограничены гребневидными утолщениями — прямочными гребнями. Наличие замка — важная синапоморфия подтипа, представителей которого также называют замковыми брахиоподами.

7. Строение стенки тела и мантии.

Гипотезы секреции раковины брахиопод

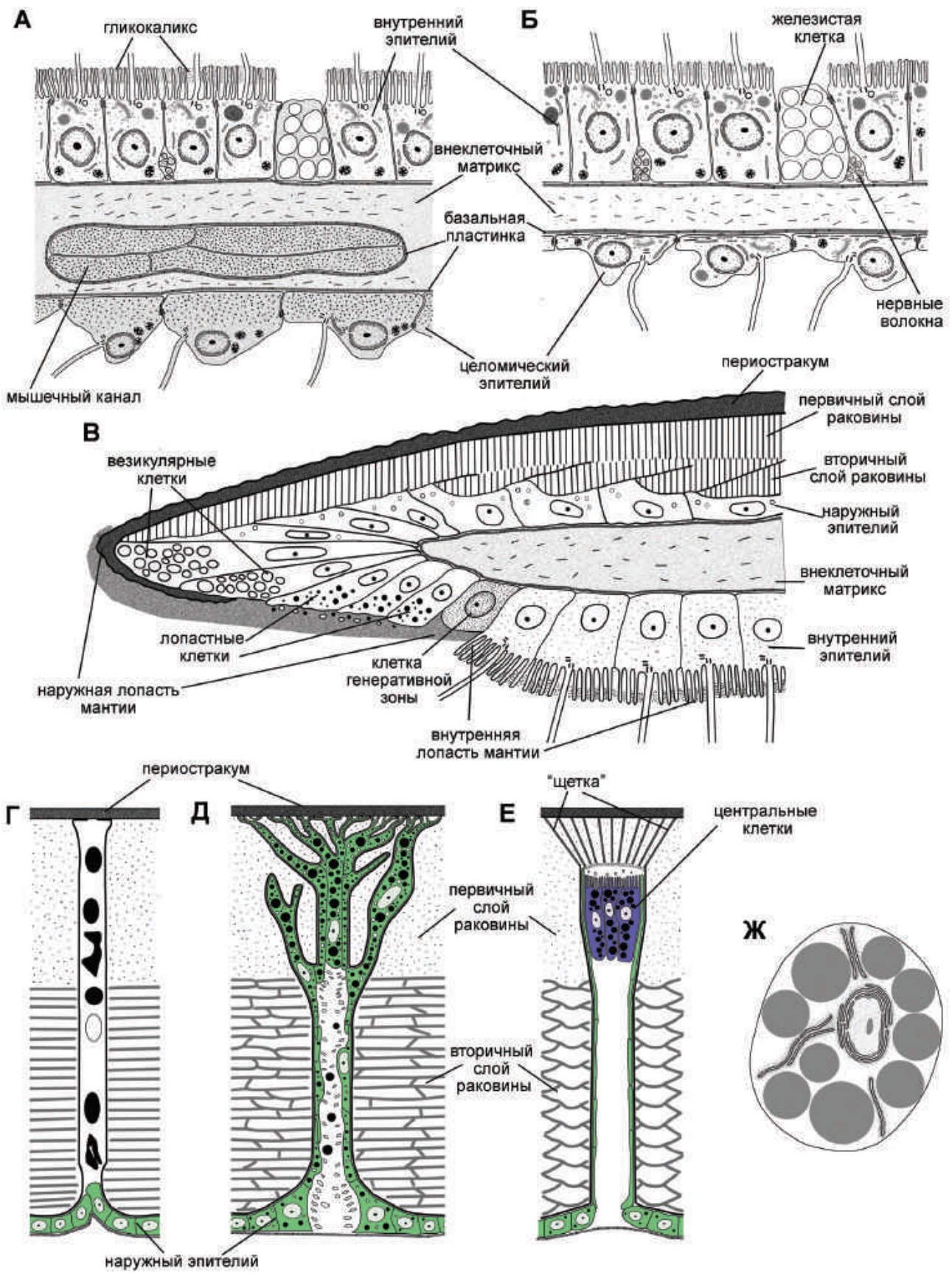
Можно выделить два типа покровного эпителия у брахиопод: наружный и внутренний. Внутренний эпителий контактирует с мантийной полостью. Он образован моноцилиарными клетками с развитым слоем микроворсинок, среди которых разбросаны железистые клетки (рис. 6А–Б). Между микроворсинками расположен рыхлый слой гликокаликса. Между основаниями клеток эпителия проходят пучки нервных волокон. Наружный покровный эпителий выстилает створки раковины изнутри и покрывает ножку брахиопод. Он образован специализированными секреторными клетками без ресничек; эти клетки образуют вещество раковины или кутикулу, покрывающую ножку (рис. 6В, 8А–Б).

Передняя и боковые стенки тела образованы внутренним эпителием, внеклеточным матриксом и целомическим эпителием туловищного целома (рис. 6А–Б). Внеклеточный матрикс содержит коллагеновые волокна, среди которых могут встречаться клетки амебоциты. Стенка тела лингулиформных брахиопод толстая и мышечная: целомический эпителий состоит из эпителиально-мышечных клеток. Кроме того, во внеклеточном матриксе между базальными пластинками внутреннего и целомического эпителиев расположены каналы, окруженные базальной пластинкой и заполненные мышечными клетками (рис. 6А). Вероятно, такие каналы являются дивертикулами целома. Целомические каналы, заполненные мышечными клетками, также описаны во внеклеточном матриксе, который окружает пищеварительный тракт брахиопод (см. гл. 14). Стенка тела кранииформных и ринхонеллиформных брахиопод довольно тонкая, ее целомическая выстилка образована уплощенными эпителиально-мышечными клетками, мышечные каналы во внеклеточном матриксе отсутствуют (рис. 6Б). Такая разница в строении стенки тела связана с разными механизмами открывания створок раковины у представителей трех подтипов брахиопод (см. гл. 11).

Мантия представляет собой складку стенки тела и образована внутренним и наружным эпителиями, между базальными пластинками которых находится слой внеклеточного матрикса (рис. 6В). Внутренний эпителий мантии состоит из кубических моноцилиарных клеток с развитым слоем микроворсинок. Между моноцилиарными клетками разбросаны железистые клетки, которые лишены ресничек и заполнены включениями со слизистым содержимым. Внеклеточный матрикс мантии содержит глюкозаминогликаны

и коллагеновые волокна, среди которых встречаются амебоциты. У большинства брахиопод во внеклеточном матриксе мантии также обнаружены лакуны, заполненные гликопротеидами и гликоеновыми гранулами. У представителей отряда Rhynchonellida в мантии описаны крупные глобулярные клетки, которые заполнены крупными включениями (рис. 6Ж). Вероятно, лакуны и глобулярные клетки выполняют запасную функцию. У всех брахиопод во внеклеточный матрикс мантии заходят целомические каналы туловищного целома (см. гл. 14). Во внеклеточном матриксе мантийных складок многих ринхонеллиформных брахиопод находятся известковые спиккулы, которые секретируются клетками — склеробластами. Кроме того, во внеклеточном матриксе мантии также расположены продольные мышцы, которые могут быть образованными одной или несколькими мышечными клетками и всегда окружены базальной пластинкой, и, вероятно, являются производными целомических каналов.

По краю мантии находится переходная зона внутреннего эпителия в наружный, которая разделена на две лопасти: наружную и внутреннюю (рис. 6В). Внутренняя лопасть образована внутренним мантийным эпителием, в то время как наружная — двумя типами клеток видоизмененного наружного эпителия: лопастными и везикулярными (у кранииформных брахиопод отсутствуют лопастные клетки). Между внутренней и наружной лопастями расположен мантийный желобок, где происходит рост мантии и начальные этапы секреции раковины. У ряда брахиопод в мантийном желобке описаны слабо дифференцированные клетки, которые могут являться генеративной зоной мантии. Лопастные и везикулярные клетки наружной лопасти мантии участвуют в секреции мукополисахаридного слоя и периостракума, наружного белкового слоя раковины (см. гл. 6). За везикулярными клетками располагаются клетки наружного эпителия, которые подстилают раковину (рис. 6В). Первые несколько клеток наружного эпителия имеют вытянутую форму и контактируют с первичным слоем раковины, вероятно, участвуя в его секреции. Остальные клетки наружного эпителия участвуют в секреции вторичного слоя раковины. Строение клеток наружного эпителия зависит от микроструктуры вторичного слоя раковины. Эти клетки лишены ресничек и связаны гемидесмосомами с внутренней поверхностью раковины.



В настоящее время существует две гипотезы роста мантии и секреции раковины у брахиопод. Гипотеза частичного конвейера предполагает, что клетки каждого типа мантийного эпителия делятся митозом при росте брахиоподы. При этом клетки не меняют своей функции на протяжении жизни. Предполагается, что при росте раковины ринхонеллиформных брахиопод каждая клетка наружного эпителия способна передавать фибру вторичного слоя соседней клетке. Гипотеза полного конвейера предполагает, что в мантии брахиопод существует отдельный пояс генеративной зоны, располагающийся в мантийном желобке. Каждая новая клетка, образованная в генеративной зоне, проходит несколько стадий дифференцировки, синтезируя различные слои раковины брахиопод по мере продвижения на внешнюю сторону наружной лопасти мантии. Гипотеза полного конвейера подразумевает, что каждая фибра вторичного слоя раковины секретируется одной клеткой и остается связанной с ней на протяжении всей жизни.

Раковина всех брахиопод (кроме представителей отряда Rhynchonellida) пронизана поровыми каналами, которые открываются порами на внутренней стороне створки и заканчиваются слепо, не доходя до наружной поверхности раковины (рис. 6Г–Е). У лингулиформных брахиопод каналы очень узкие, диаметром до 300 нм. Однако такие каналы могут формировать горизонтальные и вертикальные расширения шириной до 1 мкм. Внутреннее содержимое каналов лингулид заполнено электронно-плотными включениями и гранулами апатита (рис. 6Г). У кранииформных и ринхонеллиформных брахиопод поровые каналы (punctae) имеют диаметр до 20 мкм и выстланы наружным эпителием мантии (саеса). Ультраструктура этих образований различается у разных отрядов брахиопод. У теребратулид верхняя часть порового канала заполнена центральными клетками, в цитоплазме которых находятся многочис-

ленные включения (рис. 6Е). Поверхность клеток, обращенная к периостракуму, покрыта густыми микроворсинками. Дистальная часть порового канала крепится к внутренней поверхности периостракума при помощи тонких белковых трубочек, которые пронизывают часть первичного слоя раковины и образуют густую щетку (“brush”). У кранииформных брахиопод поровые каналы сильно ветвятся; в их дистальных узких веточках находятся клетки, несущие тонкие выросты, напоминающие микроворсинки, которые также примыкают к периостракуму (рис. 6Д). Проксимальные части порового канала краниид заполнены внеклеточными включениями. Функция поровых каналов в раковине брахиопод до сих пор не определена. Было предположено, что у ринхонеллиформных брахиопод центральные клетки, а у кранииформных клетки выстилки каналов участвуют в секреции и запасании питательных веществ. У лингулиформных и кранииформных брахиопод в каналах располагаются внеклеточные образования, также служащие для запаса питательных веществ. Есть предположения, что клетки поровых каналов выделяют химические вещества, отпугивающие эпибионтов, а также видов-сверлильщиков. Кроме того, рассматривается возможное участие поровых каналов в восстановлении поврежденных участков раковины.

Мантия брахиопод выполняет ряд разнообразных функций. Во-первых, мантия отвечает за рост и секрецию раковины, а также накапливает питательные вещества в особых клетках внеклеточного матрикса и внутри поровых каналов. Кроме того, мантия является сенсорным органом, поскольку по своему краю несет щетинки и связанные с ними рецепторные клетки (см. гл. 8). У большинства брахиопод в целомических каналах мантии расположены гонады (см. гл. 14), ресничный внутренний эпителий мантии способствует созданию токов воды в мантийной полости, а также транспортирует псевдофекалии к краю раковины.

Рис. 6. Строение стенки тела и мантии брахиопод. **А** — схема поперечного среза через переднюю стенку тела лингулиформных брахиопод (ориг.); **Б** — схема поперечного среза через переднюю стенку тела ринхонеллиформных и кранииформных брахиопод (ориг.); **В** — схема сагиттального среза через край мантии ринхонеллиформных брахиопод на примере *Notosaria nigricans* (по Williams, 1977, с изменениями); **Г** — схема строения канала в раковине лингулиформных брахиопод; **Д** — схема строения порового канала в раковине кранииформных брахиопод; **Е** — схема строения порового канала в раковине ринхонеллиформных брахиопод на примере теребратулид; **Ж** — схема строения глобулярной клетки во внеклеточном матриксе мантии ринхонеллид (по: Кузьмина, 2006). **Г–Е** — по Williams, 1997 et al., с изменениями.

8. Строение щетинок

У брахиопод имеются два типа щетинок, которые различаются морфологией и строением фолликулярного кармана: личиночные и взрослые. Личиночные щетинки располагаются пучками на мантийной лопасти личиночных стадий всех групп брахиопод, кроме лингулид. У лингулид личиночные щетинки отсутствуют. Как правило, личиночные щетинки покрыты игольчатыми выростами (рис. 7А). После оседания личиночные щетинки сбрасываются, а по краю мантии ювенильной особи формируется ряд взрослых щетинок, которые, как правило, голые (рис. 7Б). В онтогенезе дисцинид последовательно формируются три типа щетинок, которые у взрослой особи сбрасываются и заменяются на взрослые щетинки (см. гл. 18). Щетинки отсутствуют у взрослых особей краниид, а также у ряда представителей ринхонеллиформных брахиопод (отряда *Thecidea* и сем. *Megathyridae* отряда *Terebratulida*), однако у личинок данных групп щетинки присутствуют.

Ультраструктура щетинконосных (фолликулярных) карманов брахиопод сходна с аннелидами. Предполагается, что наличие щетинок — это синапоморфия *Lophotrochozoa*, а отсутствие щетинок у некоторых брахиопод вторично. У взрослых брахиопод щетинконосный карман сформирован клетками внутреннего эпителия мантии. На дне щетинконосного кармана расположена крупная клетка — хетобласт с длинными микроворсинками (рис. 7Г–Д). Микроворсинки хетобласта служат матрицей для растущей щетинки, поскольку между ними откладывается хитин. В результате щетинка содержит полые каналы, представляющие собой пространства, в которых во время секреции располагались микроворсинки хетобласта (рис. 7Г–Д). Во время роста щетинки хетобласт растет, количество микроворсинок увеличивается, при этом сама щетинка утолщается. У взрослых щетинок лингулид появление новых микро-

ворсинок скоординировано, поэтому поверхность их щетинок несет поперечные ряды коротких выростов, которые образуются в результате одновременного появления микроворсинок по периферии хетобласта (рис. 7В). У личиночных щетинок всех групп брахиопод появление новых микроворсинок хетобласта происходит время от времени, в результате чего поверхность щетинок покрыта игольчатыми выростами (рис. 7А). Важно отметить, что в секреции поверхностных слоев взрослых щетинок участвуют клетки, выстилающие щетинконосный карман. Эти клетки несут микроворсинки, которые крепятся к щетинке при помощи гемидесмосом (рис. 7Г). В то время как у личиночных щетинок только один хетобласт участвует в секреции щетинки, а щетинконосный карман формирует всего одна моноцилиарная клетка, которая не образует клеточных контактов с поверхностью щетинки (рис. 7Д). Поэтому личинки брахиопод легко теряют свои щетинки.

Щетинки брахиопод выполняют сенсорную функцию. Рядом с щетинками располагаются механорецепторные клетки, формируя сенсорные комплексы. У личинок ринхонеллиформных и кранииформных брахиопод щетинки расположены пучками. Основание личиночных щетинок окружено мышечной обкладкой, которая образована эпителиально-мышечными клетками целомических мешков, расположенных в мантийной лопасти личинок (см. гл. 18). У взрослых ринхонеллиформных брахиопод к основанию щетинки подходят продольные мантийные мышцы. У взрослых лингулиформных брахиопод описана сложно организованная мускулатура щетинок, которая располагается по краю мантии и состоит из леваторов, протракторов и ретракторов щетинок. Щетинки лингулиформных брахиопод, помимо сенсорной, выполняют ряд дополнительных функций (см. гл. 5).

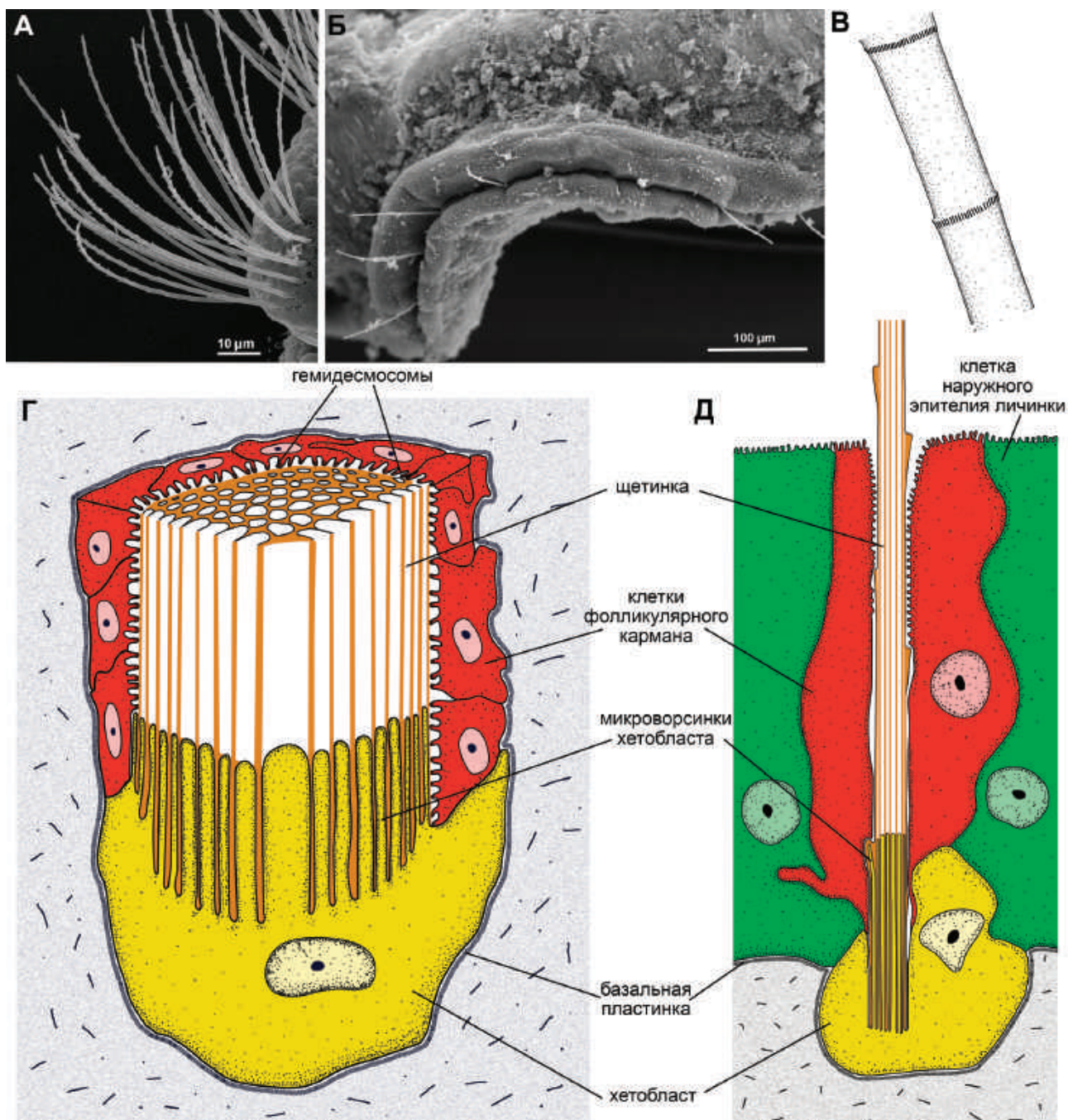


Рис. 7. Строение щетинок брахиопод. **А** — пучок щетинок личинки *Coptothyris grayi* (Rhynchonelliformea: Terebratulida; сканирующая электронная микроскопия; ориг.); **Б** — край мантии взрослой особи *Hemithiris psittacea* (Rhynchonelliformea: Rhynchonellida; сканирующая электронная микроскопия; по: Кузьмина, 2006); **В** — схема строения взрослой щетинки *Lingula anatina* (Linguliformea: Lingulidae; ориг.); **Г** — схема продольного среза через фолликулярный карман взрослой щетинки брахиопод (по Williams, 1997 et al., с изменениями); **Д** — схема продольного среза через фолликулярный карман личиночной щетинки брахиопод (по Lüter, 2007, с изменениями).

9. Строение ножки

Брахиоподы ведут малоподвижный образ жизни. Они могут цементироваться вентральной створкой к субстрату (Craniida, Thecideida), прикрепляться к субстрату при помощи ножки (большинство брахиопод) или обитать в норках (Lingulidae). Некоторые современные брахиоподы лежат на поверхности дна свободно, например, *Anakinetica cumingi*, в онтогенезе которой ножка редуцируется. Внутреннее строение ножек лингулиформных и ринхонеллиформных брахиопод отличается друг от друга.

У Rhynchonelliformea в центре ножки находится соединительная ткань, которая окружена наружным эпителием и слоем кутикулы, содержащей хитин (рис. 8А). Плотная соединительная ткань несет коллагеновые волокна и крупные клетки. Дистальный конец ножки может нести корневидные отростки, которые служат для прикрепления к субстрату. Кутикула, покрывающая ножку, не распространяется на поверхность, контактирующую с субстратом. Корневидные отростки покрыты фиброзным матриксом, который секретирует эпителий ножки, и способны растворять карбонатные субстраты. У современных ринхонеллиформных брахиопод выделяют несколько типов ножек:

- 1) Ножка средней длины с короткими корневидными отростками, встречается у большинства брахиопод, например, у *Hemithiris psittacea* и *Terebratulina retusa* (рис. 8В).
- 2) Длинная массивная ножка с длинными корневидными отростками, например, у *Macandrevia cranium* (рис. 8Г).
- 3) Короткая массивная ножка с короткими корневидными отростками, например, у *Coptothyris grayi* и *Gwynia capsula* (рис. 8Д).
- 4) Очень длинная ножка с нерегулярными боковыми ветвями, например, у *Chlidonophora chuni*. Известно, что данный вид брахиоподы обитает на мягких грунтах, тонкие корневидные отростки на боковых ветвях плотно цементируются к раковинкам фораминифер (рис. 8Е).
- 5) Ножка, которая разветвляется на корневидные отростки сразу за ножным отверстием, например, у *Terebratulina septentrionalis* и *Chlidonophora incerta* (рис. 8Ж).

У представителей семейства Lingulidae лингулиформных брахиопод очень длинная ножка, которая заканчивается расширением — ампулой (рис. 2Г–Д). В центре ножки лингулид проходит целомический канал, который является продолжением туловищного целома, на конце ножки целомический канал формирует небольшой пузырек, расположенный в ампуле. Ультраструктурные данные показывают, что мускулатура ножки лингулид образована видоизмененным целомическим эпителием. Мышечные волокна расположены в продольном направлении по спирали. За мускулатурой ножки располагается тонкий слой соединительной ткани. Ножка окружена наружным эпителием, несущим толстый слой хитиновой прозрачной кутикулы. Наружный эпителий дистального расширенного участка ножки (ампулы) содержит большое количество железистых клеток, которые выделяют секрет, прикрепляющий к поверхности ножки частицы извне, что позволяет закрепляться ножкой на дне норки. Сокращение мускулатуры ножки лингулид, а также перемещение целомической жидкости из ножки в туловищный целом и обратно имеет большое значение для закапывания, а также для удлинения и укорочения ножки во время обитания в норках (см. гл. 5). Имеются данные о способности к регенерации ампулы у лингулид. У дисцинид ножка имеет сходное внутреннее строение, однако не имеет такой обширной целомической полости, внутреннее содержимое ножки заполнено развитой мускулатурой, которая также является производной целомического эпителия.

Считается, что ножки ринхонеллиформных и лингулиформных брахиопод не гомологичны друг другу, что в первую очередь связано с различиями в онтогенезе. Так, ножка взрослых особей Rhynchonelliformea формируется из ножной лопасти личинки, поэтому эпителий ножки в равной степени связан с дорсальным и вентральным мантийными эпителиями (см. гл. 18). У Linguliformea ножка является выростом вентральной части эпителия эмбриона, и у взрослых форм связана с вентральной мантией. Однако есть гипотеза, предполагающая, что ножки всех брахиопод гомологичны и сформировались в филогенезе как анальная папилла (см. гл. 19).

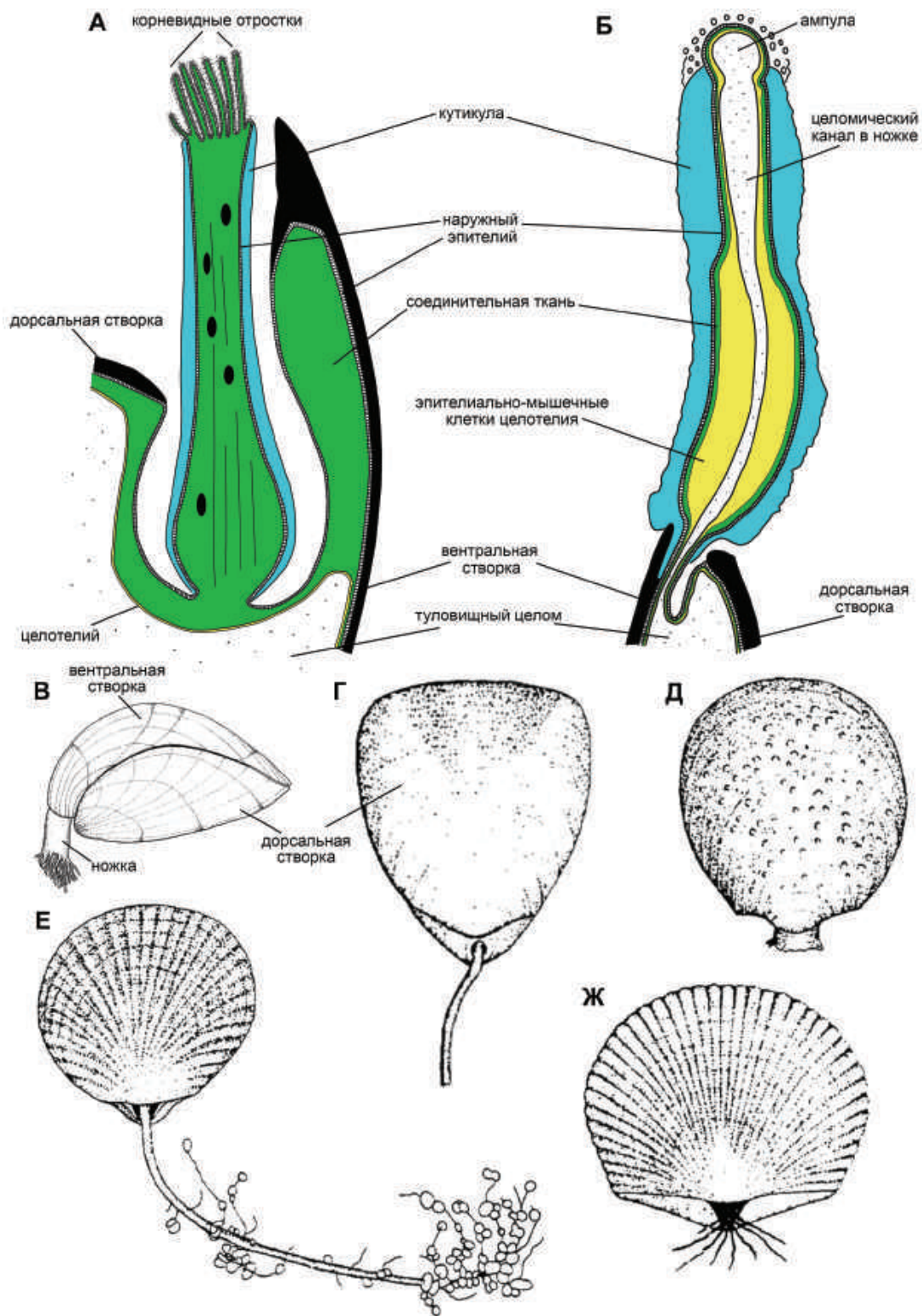


Рис. 8. Строение ножки брахиопод. **А** — схема продольного среза через ножку ринхонеллиформных брахиопод (по Ekman, 1896, с изменениями); **Б** — схема продольного среза через ножку лингулиды (по Williams, 1997 et al., с изменениями); **В** — ножка средней длины у *Terebratulina retusa* (по Lüter, 1995, с изменениями); **Г** — длинная массивная ножка у *Macandrevia cranium*; **Д** — короткая массивная ножка у *Gwynia capsula*; **Е** — очень длинная ножка с нерегулярными боковыми ветвями у *Chlidonophora chuni*; **Ж** — ножка, которая разветвляется на корневидные отростки сразу после выхода из дельтирия у *Chlidonophora incerta*. **Г–Ж** — по Bromley, Surlyk, 1973, с изменениями.

10. Функциональная морфология и эволюция лофофора

Строение лофофора. Лофофор является щупальцевым органом, создающим внутри мантийной полости токи воды, в первую очередь необходимые для фильтрации и дыхания животного. Кроме того, у некоторых ринхонеллиформных брахиопод (тецидеид и ринхонеллид) на щупальцах лофофора развиваются личинки, а у ювенильных планктонных стадий лингулиформных брахиопод лофофор выполняет локомоторную функцию.

Лофофор состоит из брахиальной оси, которая представляет собой ленту, несущую ряд щупалец (рис. 9). Вдоль щупалец тянется брахиальная складка; между брахиальной складкой и щупальцами располагается пищевой желобок, по которому отфильтрованные пищевые частицы транспортируются ко рту. Рот расположен в центре брахиальной оси и всегда находится в пищевом желобке между рядом щупалец и брахиальной складкой (рис. 10). На ранних стадиях онтогенеза лофофора брахиальная складка располагается только над ртом (рис. 10А–Б). Участок брахиальной складки, расположенный над ртом, также называют эпистомом; за ртом располагаются оральные щупальца. Брахиальная ось всегда разомкнута спереди, где на её концах закладываются новые щупальца (рис. 10, 11). У брахиопод имеется два типа брахиальной оси: простой и сложный. Простая брахиальная ось несет ряд одинаковых неспециализированных округлых в поперечном сечении т.н. оральных щупалец (рис. 9А–Б). Оральные щупальца первые появляются в онтогенезе и у взрослых особей остаются расположенными за ртом. В сложной брахиальной оси ряд щупалец двойной: ближе к брахиальной складке находятся внутренние гребенчатые щупальца, а дальше от брахиальной складки находятся наружные желобчатые щупальца (рис. 9В–Д). Наружные и внутренние щупальца чередуются между собой. У щупалец выделяют фронтальную сторону, обращенную к брахиальной складке, и абфронтальную, расположенную с противоположной стороны.

Наружный эпителий щупалец представлен моноцилиарными клетками, несущими на апикальной поверхности слой микроворсинок. Во всех типах щупалец можно выделить четыре ресничные зоны, представляющие собой продольные полосы, которые тянутся вдоль щупальца: фронтальная, две латеральные и абфронтальная (рис. 9Б, Г–Д).

Клетки фронтальной зоны наружных желобчатых щупалец выстилают фронтальный желобок (рис. 9Д), а у внутренних гребенчатых и оральных щупалец, наоборот, формируют фронтальный гребень (рис. 9Б, Г). По бокам фронтальной ресничной зоны расположены латеро-фронтальные сенсорные клетки. Моноцилиарные клетки латеральных зон сильно вытянуты в продольном направлении и расположены очень плотно, таким образом, количество ресничек на единицу площади поверхности увеличивается, и формируются мощные латеральные ресничные гребни.

У оральных щупалец латеральные гребни располагаются по бокам щупалец на одинаковом расстоянии от фронтальной и абфронтальной стороны, у наружных желобчатых щупалец — по краям от фронтального желобка, а у внутренних гребенчатых щупалец сдвинуты к абфронтальной стороне (рис. 9Б, Г–Д). Абфронтальная зона образована кубическим эпителием и содержит большое количество железистых клеток. В гребенчатом и оральном щупальцах эпителий абфронтальной зоны представлен узкой полосой между латеральными ресничными гребнями, а в желобчатом щупальце формирует абфронтальный гребень.

Простая брахиальная ось всегда прикреплена к передней стенке тела и дорсальной мантийной складке (рис. 10А–Б, Д), а сложная брахиальная ось в одних случаях может быть прикрепленной (рис. 10В–Г, Е, 13В–Г), а в других случаях свободно подниматься в мантийную полость и формировать руки лофофора (рис. 11, 13Д–Е). Таким образом, рука лофофора — это поднятая в мантийную полость брахиальная ось.

Типы лофофора. Предполагается, что эволюция брахиопод сопровождалась увеличением размера их тела, что связано с необходимостью увеличивать фильтрующую поверхность, т.е. длину брахиальной оси. Удлинение брахиальной оси и ее размещение в мантийной полости в разных группах брахиопод происходило по-разному. Лофофор самой простой организации относится к таксолофному типу: брахиальная ось имеет форму полумесяца, новые щупальца добавляются на концах брахиальной оси (рис. 10А). Брахиальная ось трохолофного лофофора имеет форму кольца, разомкнутого спереди в том месте, где формируются новые щупальца (рис. 10Б). Брахиальная ось трохолофа и таксолофа относится к простому типу, брахиальная складка (эпистом) корот-

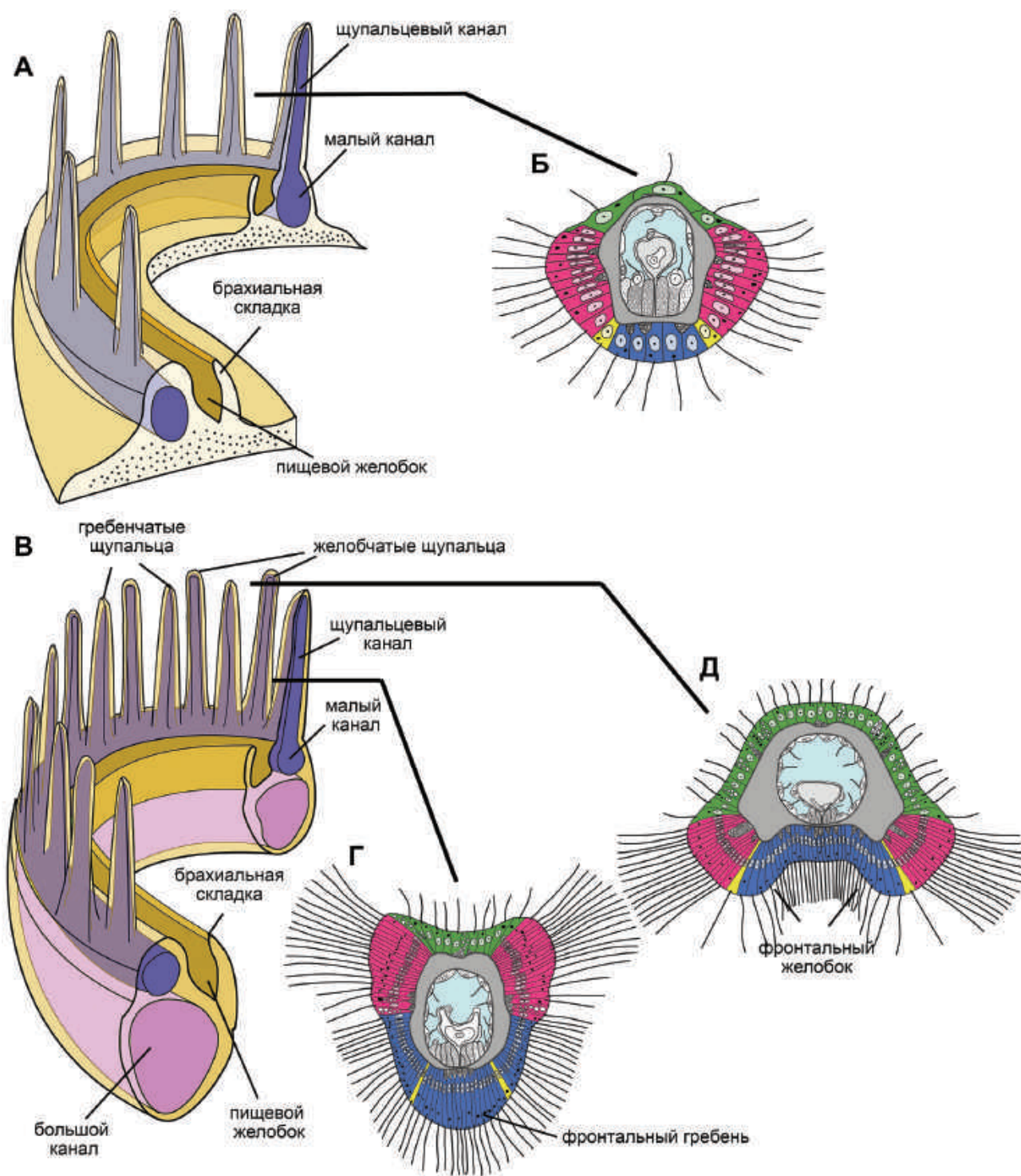


Рис. 9. Организация брахиальной оси брахиопод. **А** — простая брахиальная ось; **Б** — схема поперечного среза через оральное щупальце; **В** — сложная брахиальная ось; **Г** — схема поперечного среза через внутреннее ребенчатое щупальце; **Д** — схема поперечного среза через наружное желобчатое щупальце. На схемах поперечных срезов щупалец синий цвет обозначает фронтальную ресничную зону, желтый — латеро-фронтальные сенсорные клетки, тёмно-розовый — латеральную ресничную зону, зеленый — абфронтальную ресничную зону, голубой — целомический канал, серый — внеклеточный матрикс. **А, В** — по Kuzmina et al., 2021, с изменениями; **Б, Г–Д** — по Kuzmina, Temereva, 2024a, с изменениями.

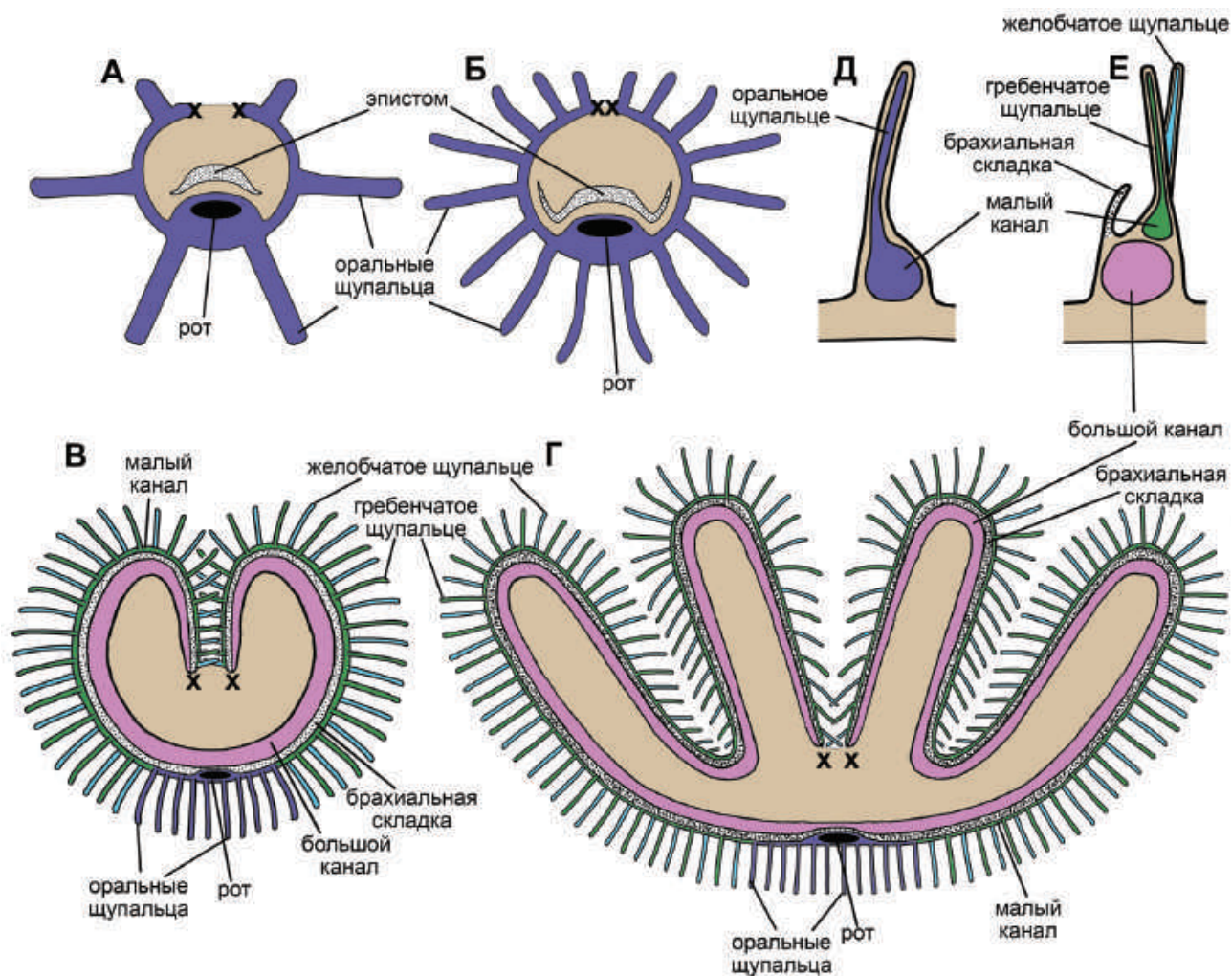


Рис. 10. Прикрепленные к стенке тела и к дорсальной мантии типы лофофора. А — таксолоф (ориг.); Б — трохолоф (ориг.); В — шизолоф; Г — птихолоф; Д — схема поперечного среза через брахиальную ось таксолофа и трохолофа; Е — схема поперечного среза через брахиальную ось шизолофа и птихолофа. В–Е — по: Кузьмина, Малахов, 2007, с изменениями. Обозначения: х — место формирования новых щупалец.

кая и расположена только надо ртом. Брахиальная ось других типов лофофора относится к сложному типу. Шизолофный и птихолофные лофофоры остаются прикрепленными к дорсальной складке мантии. Шизолоф имеет форму подковы и состоит из двух коротких лопастей, концы брахиальной оси загибаются внутрь (рис. 10В, 13В). Таксолофный лофофор является первой стадией онтогенеза лофофора брахиопод и встречается только у ювенильных особей. Трохолофный и шизолофный лофофоры у большинства брахиопод также являются стадией онтогенеза более сложных типов лофофора, однако они могут встречаться у взрослых особей ряда педоморфных родов отряда Terebratulida; шизолоф также известен для некоторых взрослых тецидеид. Брахиальная ось птихолофа формирует дополнительные изгибы и пет-

ли на дорсальной мантии (рис. 10Г). Птихолофный лофофор встречается у ринхонеллиформных брахиопод, например, у современных представителей отряда Thecideida (рис. 2К) и семейства Megathyridae отряда Terebratulida.

В случае спиролофного лофофора удлиненная брахиальная ось открепляется от передней стенки тела, и формирует две спирально закрученные руки, свободно расположенные в мантийной полости (рис. 1А, 2Ж, 11А, 13Д–Е). Спиролофный лофофор встречается у представителей трех подтипов современных брахиопод, а именно у лингулид, краниид и ринхонеллид. Кроме того, спиролоф также, вероятно, был самым широко распространенным типом лофофора у ископаемых брахиопод. Зиголофный лофофор (зиголоф) состоит из двух боковых рук, поднятых в мантийную по-

лость, при этом в каждой руке брахиальная ось делает петлю и возвращается ко рту (рис. 11И). Таким образом, каждая рука зиголофа образована двумя брахиальными осями, и соответственно вдоль боковой руки тянется два ряда щупалец, два пищевых желобка, два малых целомических канала. Однако большие целомические каналы сливаются в один общий, что, вероятно, необходимо для дополнительной поддержки боковых рук (рис. 11Е). Плектолофный лофофор (плектолоф) формируется из зиголофного путем добавления третьей спирально закрученной руки, состоящей из двух брахиальных осей, спирально закрученных в сагиттальной плоскости (рис. 2И, 11К, 3). В средней руке плектолофного лофофора большие целомические каналы двух брахиальных осей не сливаются между собой, а связаны между собой соединительнотканной перегородкой. Зиголофный и плектолофный лофофоры встречаются у представителей отряда Terebratulida ринхонеллиформных брахиопод.

У всех перечисленных типов лофофора брахиальная ось направлена в сторону переднего края раковины. Недавно были выделены два новых типа лофофора у современных представителей семейства Discinida лингулиформных брахиопод, часть брахиальной оси которых направлена назад. Видоизмененный зиголоф состоит из двух боковых рук, направленных назад (рис. 2Б, 11В). При этом, как и в обычном зиголофе, каждая боковая рука образована двумя брахиальными осями, однако большие каналы не сливаются, а находятся в общем соединительнотканном матриксе (рис. 11Д). Видоизмененный спиролоф формируется в онтогенезе из видоизмененного зиголофа путем добавления двух спирально закрученных рук, расположенных в передней части мантийной полости (рис. 11Б).

Скелет лофофора. У ринхонеллиформных брахиопод лофофор поддерживается известковым скелетом, строение которого различается у представителей разных отрядов. В том случае, когда скелет лофофора поднят в мантийную полость, его называют брахидиумом. У ринхонеллид основание спиролофного лофофора поддерживается при помощи крур, которые представляют собой короткие выросты прямочных гребней (рис. 5А, 12А). У тецидеид прикрепленные птихолоф и шизолоф поддерживаются сложно организованным скелетом (рис. 12Б). Скелет лофофора тецидеид крепится к дорсальной створке и, как правило, состоит из крур и связывающих их пластинок, а также интербрахиальных гребней, которые растут на всей поверхности дорсальной створки, имеют изогнутую форму и окружают углубления в дорсальной створке — интербрахиальные лопасти. Брахиальная ось птихолофного лофофора проходит внутри интербрахиальных лопастей. У некоторых теребратулид и

тецидеид во внеклеточном матриксе лофофора расположены известковые спиккулы, которые являются дополнительной поддержкой лофофора.

У теребратулид от крур растет сложно устроенный брахидиум — петля. У представителей подотряда Terebratulidina петля короткая и поддерживает основание плектолофного лофофора (рис. 12В). У представителей подотряда Terebratellidina брахидиум образован длинной петлей, которая в большинстве случаев сопровождает брахиальную ось в боковых руках плектолофного лофофора и образована нисходящими и восходящими ветвями. В онтогенезе нисходящие ветви растут от крур, а восходящие ветви являются выростами срединной септы. У некоторых видов по мере роста брахидиума восходящие ветви отсоединяются от срединной септы (рис. 12Г). У ископаемых брахиопод строение скелета чрезвычайно разнообразно. Выделено несколько типов скелета лофофора ископаемых брахиопод: септы, брахиальные гребни, беа, брахиофоры, круры, спиральный брахидиум, петля. Строение скелета лофофора является определяющим признаком как для ныне живущих, так и для ископаемых видов брахиопод.

Циркуляция воды в мантийной полости и механизм фильтрации. Циркуляцию воды в мантийной полости создает биение латеральных ресничек щупалец (рис. 9Г–Д, 13А), а также ресничек, покрывающих мантию. Вода проходит между щупальцами в направлении от фронтальной к абфронтальной стороне. Брахиальная ось разграничивает внутреннее пространство мантийной полости на вводную и выводную камеры. Вода поступает в вводную камеру, проходит между рядами щупалец, попадает в выводную камеру и оттуда выходит во внешнюю среду (рис. 13). Направление водных потоков в мантийной полости зависит от типа лофофора.

У брахиопод с лофофором, приросшим к передней стенке тела и дорсальной мантии (рис. 10), вода поступает в мантийную полость медиально, а выходит вдоль дорсальной створки во всех направлениях (рис. 13В). Брахиоподы с приросшим лофофором при фильтрации вынуждены широко раскрывать створки, при этом нет строгого разделения входящего и выходящего потоков воды (рис. 13Г).

У брахиопод с поднятым в мантийную полость лофофором при фильтрации створки раковины лишь слегка приоткрыты, а щупальца полностью перегородывают мантийную полость, благодаря чему достигается более совершенное разграничение вводной и выводной камер. В случае спиролофного, зиголофного и плектолофного лофофоров вода поступает в мантийную полость с боков, а выходит медиально (рис. 13Д–Е). В случае видоизмененного зиголофа и видоизмененного спиролофа вода поступает медиально, а выходит с боков.

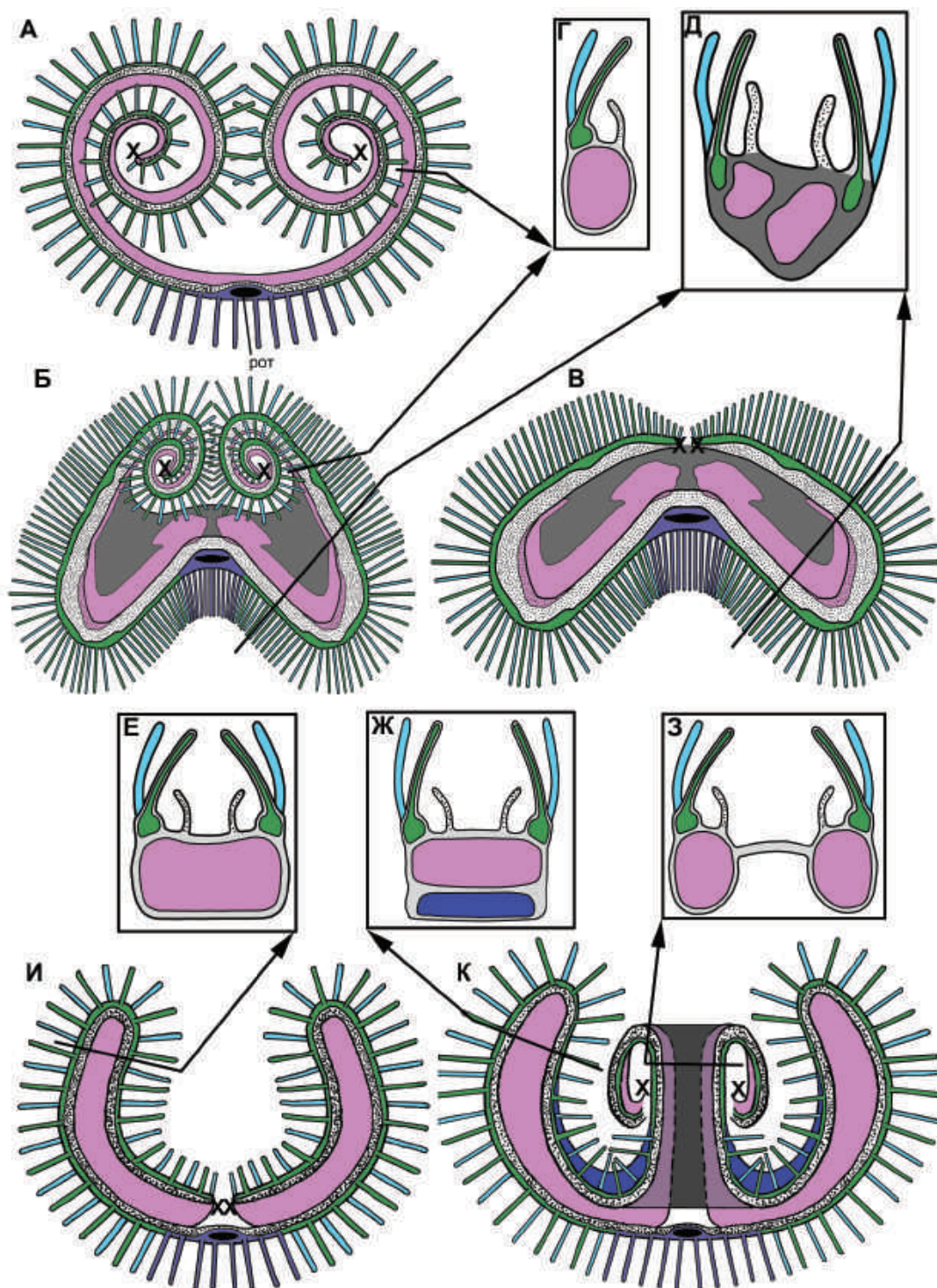


Рис. 11. Поднятые в мантийную полость типы лофофора. **А** — спиролоф; **Б** — видоизмененный спиролоф (ориг.); **В** — видоизмененный зиголоф; **Г** — схема поперечного среза через руку спиролофа и среднюю руку видоизменного спиролофа; **Д** — схема поперечного среза через боковую руку видоизменного зиголофа и спиролофа; **Е** — схема поперечного среза через руку зиголофа; **Ж** — схема поперечного среза через боковую руку плектолофа; **З** — схема поперечного среза через среднюю руку плектолофа; **И** — зиголоф; **К** — плектолоф. Обозначения: **х** — место формирования новых щупалец, розовый — большой канал, зеленый — малый канал и гребенчатые щупальца, голубой — желобчатые щупальца, фиолетовый — перизофагеальный целом и оральные щупальца, синий — брахиальный карман, брахиальная складка заточкована. **А, Г, Е–К** — по: Кузьмина, Малахов, 2007, с изменениями; **В, Д** — по Kuzmina, Temereva, 2019, с изменениями.

Фильтрация воды и улавливание пищевых частиц происходит на границе вводной и выводной камер. Латеральные реснички бьют от фронтальной к абфронтальной стороне щупалец, создавая токи воды в мантийной полости (рис. 13А). Входящие потоки с пищевыми частицами встречаются с фронтальной поверхностью щупалец, захват частиц происходит с верхней фронтальной стороны латеральных ресничек, что характерно для так называемой “upstream collecting system” (системы, собирающей частицы с верхнего потока). Захваченные частицы попадают на фронтальные желобки наружных щупалец, перемещаются по ним вниз и поступают в пищевой желобок, где обволакиваются слизью и транспортируются ко рту (рис. 13А–Б). В настоящее время у брахиопод не рассматривается механизм фильтрации за

счет просеивания частиц между неподвижными латеро-фронтальными ресничками, как это происходит у форонид и мшанок. Существует ряд гипотез о том, каким образом происходит захват пищевых частиц, однако ни одна из них не является общепринятой.

Мы рассмотрим сочетание нескольких гипотез: сортировка по размеру, по массе и гипотезу локального реверсирования латеральных ресничек. Частицы определенного размера и массы сталкиваются с латеро-фронтальными сенсорными ресничками наружных щупалец, стимуляция которых вызывает локальное изменение направления биения латеральных ресничек, расположенных по краю желобка. При этом латеральные реснички начинают бить в сторону фронтального желобка, в результате чего частица отбрасывается на по-

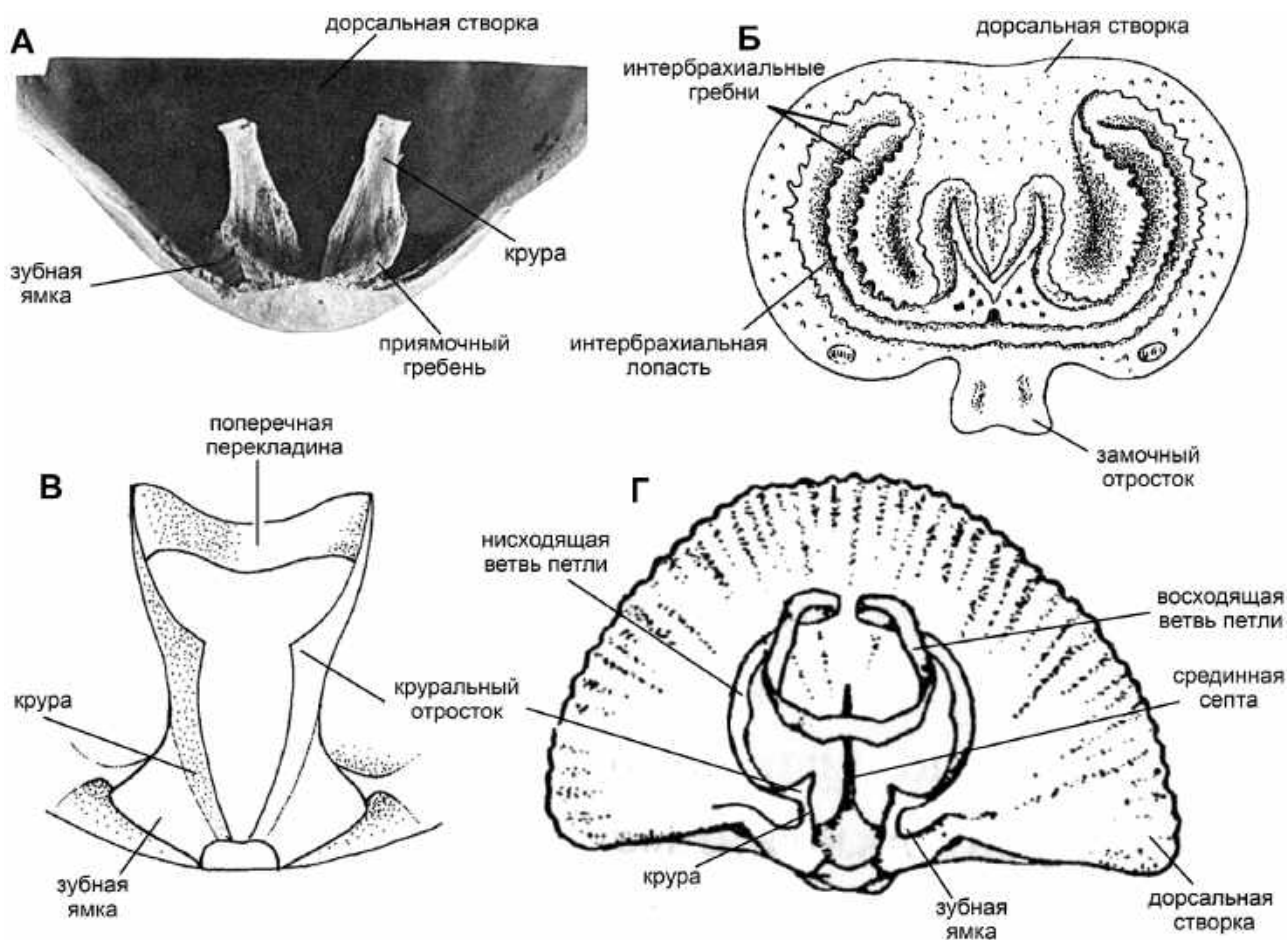


Рис. 12. Скелетная поддержка лофофора ринхонеллиформных брахиопод. **А** — внутреннее строение заднего конца дорсальной створки ринхонеллиды *Hemithiris psittacea* (световая микроскопия; по Cooper, 1959); **Б** — схема строения скелетной поддержки лофофора тецидеиды *Lacazella* sp. (по Lacaze-Duthiers, 1861); **В** — короткая петля у представителей подотряда Terebratulidina (Terebratulida; по Cooper, 1983, с изменениями); **Г** — схема строения длинной петли *Coptothyris grayi* (Terebratulida: Terebratellidina; по: Конжукова, 1957, с изменениями).

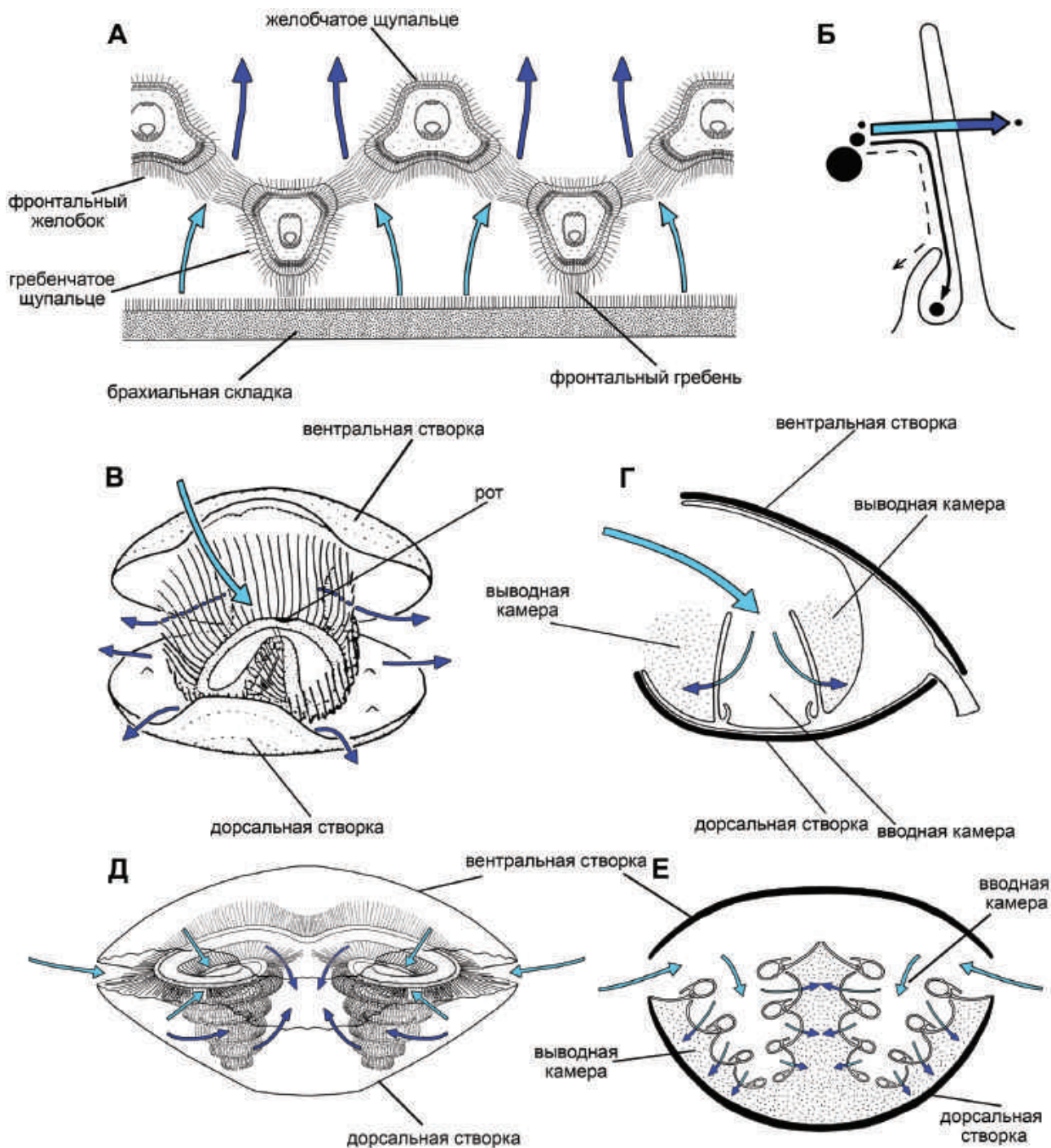


Рис. 13. Циркуляция воды в мантийной полости и механизм фильтрации брахиопод. **А** — схема расположения двойного ряда щупалец относительно брахиальной складки; **Б** — схема предполагаемого механизма фильтрации; **В** — схема циркуляции воды в мантийной полости у брахиопод с прикрепленным лофофором (шизолоф); **Г** — схема парасагиттального среза через раковину брахиоподы с прикрепленным шизолофным лофофором; **Д** — схема циркуляции воды в мантийной полости у брахиопод с поднятым лофофором (спиролоф); **Е** — схема поперечного среза брахиоподы в средней части мантийной полости с поднятым спиролофным лофофором. **А, Б, Г, Е** — по: Кузьмина, Малахов, 2007, с изменениями; **В, Д** — по Rudwick, 1962, с изменениями. Голубыми стрелками показаны входящие потоки воды, синими — выходящие потоки воды.

верхность желобка наружного щупальца, реснички которого бьют в сторону основания щупалец, направляя пищевые частицы в сторону пищевого желобка (рис. 13Б). Было предположено, что верхний предел размера съедобных частиц может определяться расстоянием между внутренним щупальцем и вершиной брахиальной складки и составляет около 100 мкм. Таким образом, частицы более 100 мкм не попадают в пищевой желобок. Однако недавно было показано, что размер принятых частиц может достигать 200 мкм. Вероятно, верхний предел размера частиц определяется расстоянием между внутренними щупальцами. Крупные и тяжелые частицы не проходят в выводную камеру и остаются на фронтальной стороне щупалец. В процессе очистки лофофора происходит реверсия биения фронтальных ресничек, которые транспортируют ненужные частицы к кончикам щупалец и переносят их в выводную камеру. По некоторым данным при фильтрации происходит разделение функций внутренних и наружных щупалец: наружные участвуют в захвате пищевых частиц, а внутренние — в очищении лофофора.

Однако при сильном засорении лофофора в процесс очистки включаются и наружные щупальца.

Онтогенез лофофора. У брахиопод зачаток лофофора формируется на головной лопасти личинки (см. гл. 18). Одновременно может формироваться от 1 до 4 пар щупалец. Таким способом формируется таксолофный лофофор, который является первой стадией онтогенеза у всех брахиопод (рис. 14). Добавление новых щупалец происходит на концах брахиальной оси, в результате чего формируется трохолофный и шизолофный типы лофофора. Дальнейший рост лофофора зависит от типа лофофора у взрослой особи. Шизолофный лофофор дает начало птихолофному, спиролофному или зиголофному. Дальнейший рост брахиальной оси зиголофной стадии онтогенеза приводит к формированию плектолофного лофофора. Таксолофный лофофор также дает начало видоизмененному зиголофному лофофору, который, в свою очередь, при дальнейшем росте может формировать видоизмененный спиролофный лофофор. При этом таксолофный лофофор не встречается у взрослых форм, а является лишь стадии-

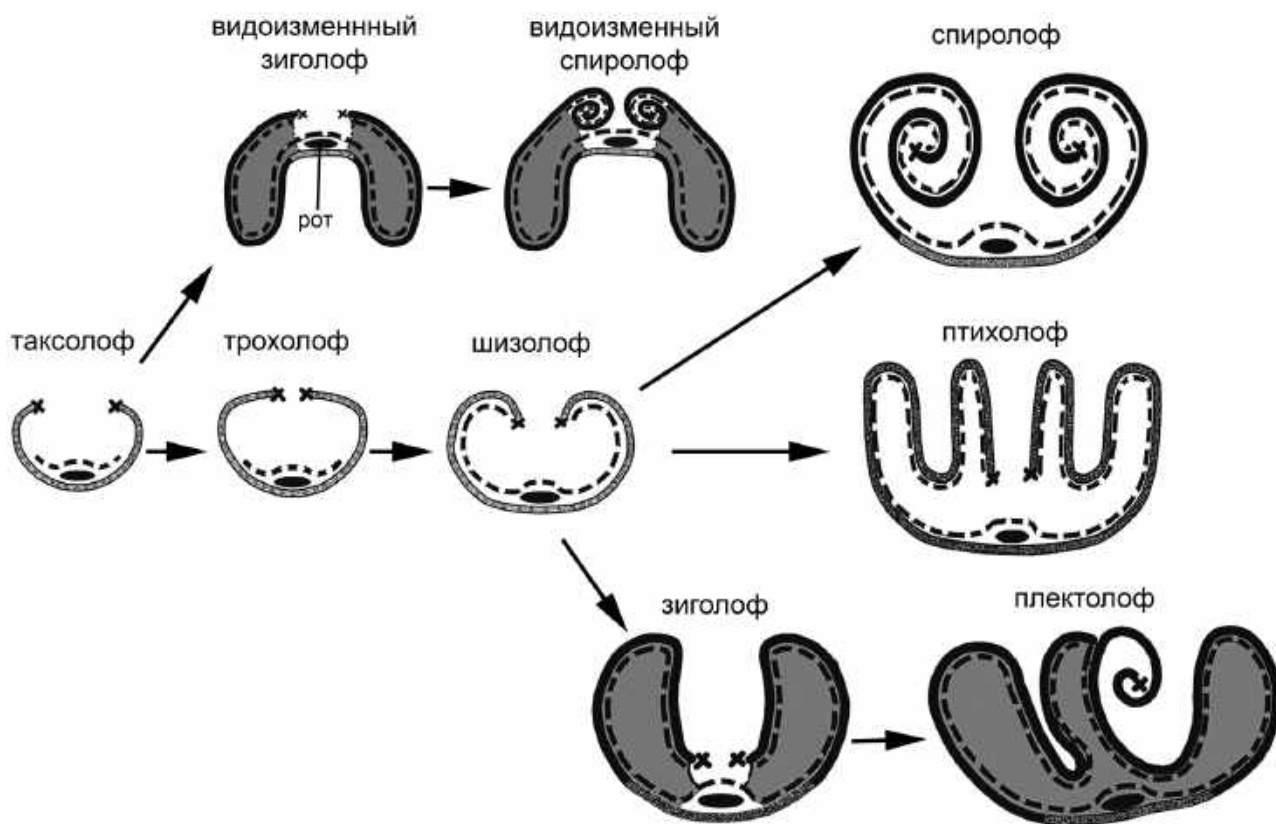


Рис. 14. Онтогенез лофофора (по Kuzmina et al., 2021, с изменениями). Пунктиром обозначена брахиальная складка, заточкованной линией — прикрепленная брахиальная ось, темной линией — поднятая в мантийную полость брахиальная ось, x — место формирования новых щупалец.

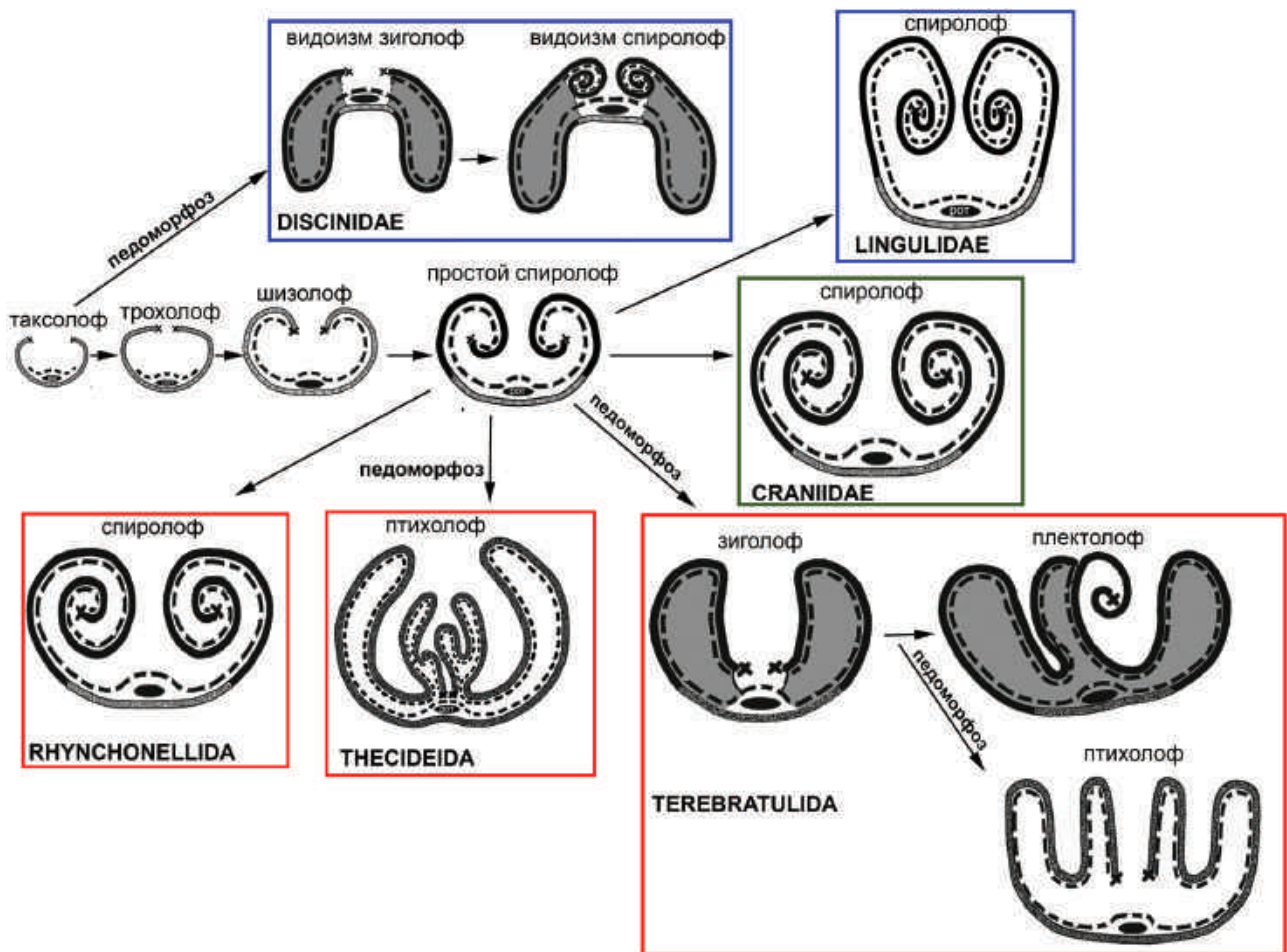


Рис. 15. Эволюция лофофора брахиопод (по Kuzmina et al., 2021, с изменениями). Пунктиром обозначена брахиальная складка, заточкованной линией — прикрепленная брахиальная ось, темной линией — поднятая в мантийную полость брахиальная ось, х — место формирования новых щупалец, синей рамкой выделены представители подтипа Linguliformea, зеленой — Craniiformea, красной — Rhynchonelliformea.

ей онтогенеза. Остальные типы лофофора могут встречаться у взрослых особей брахиопод.

Эволюция лофофора. Существует две гипотезы эволюции лофофора брахиопод. На основе данных по онтогенезу современных брахиопод было предположено, что шизолофный лофофор дал начало большому разнообразию форм лофофора (рис. 14). На основе анализа данных по строению и онтогенезу лофофора как у современных, так и у ископаемых брахиопод было предположено, что предок брахиопод имел т.н. простой спиролофный лофофор, у которого каждая рука формировала только один оборот спирали (рис. 15).

В онтогенезе простой спиролофный лофофор проходил через таксолофную, трохолофную и шизолофную стадии. В эволюции группы простой спиролофный лофофор дал начало всем спиральным лофофорам, которые встречаются у представителей трех подтипов современных и ископаемых брахиопод. Птихолофный, зиголофный и видоизмененный зиголофный лофофоры, вероятно, возникли в результате пedomорфоза. Зиголофный лофофор дал начало плектолофному, а видоизмененный зиголофный — видоизмененному спиролофному лофофору.

1 1. Мышечная система

Можно выделить два вида мускулатуры брахиопод: висцеральную и основную. Висцеральная мускулатура является производным целомического эпителия и располагается в разных органах, подробно ее строение мы рассмотрим в главе 14. Основная мускулатура представлена мышечными пучками, которые ответственны за движение створок, ножки и у некоторых брахиопод за движение лофофора.

Организация основной мускулатуры брахиопод в первую очередь зависит от наличия или отсутствия замка, а также большое значение имеет механизм открывания створок раковины и поддержание их в приоткрытом состоянии во время фильтрации.

У замковых брахиопод (*Rhynchonelliformea*) имеется три группы мышц: аддукторы, дидукторы и ножные мышцы (рис. 1Б, 16А). Аддукторы, или мышцы-замыкатели, как правило, имеют общее сухожильное основание, которое крепится к вентральной створке (рис. 5Б). От основания отходит две пары мышц, которые прикрепляются сократимой частью к дорсальной створке (рис. 5А). Пара проксимальных аддукторов (их также называют передними аддукторами) расположена ближе к переднему краю раковины и содержит гладкую мускулатуру (рис. 16А). Дистальная пара аддукторов (их также называют задними аддукторами) расположена ближе к заднему краю раковины и представлена поперечнополосатой мускулатурой. Пара дидукторов, или мышц-размыкателей, своим сухожильным основанием крепятся к замочному отростку, который расположен на заднем крае дорсальной створки и выступает назад за ее край (рис. 12Б), а сократимой частью к вентральной створке чуть спереди от места прикрепления сухожильного основания аддукторов (рис. 5Б). У некоторых брахиопод замочный отросток отсутствует, в таком случае сухожильное основание дидукторов крепится к середине заднего края дорсальной створки. Такое расположение дидукторов позволяет при их сокращении открывать раковину, действуя наподобие рычага. Мышцы-размыкатели гладкие. Сокращение дистальной поперечнополосатой части аддукторов приводит к быстрому схлопыванию створок, а сокращение проксимальной гладкой части позволяет удерживать створки раковины закрытыми длительное время. Сокращение дидукторов и расслабление аддукторов приводит к раскрытию створок.

У замковых брахиопод количество и расположение ножных мышц различается у разных видов в зависимости от строения ножки. Мы рассмотрим строение ножных мышц на примере ринхонеллиды *Hemithiris psittacea*, у которой имеются спинные,

брюшные, боковые pedalные мышцы, а также ретракторы ножки (рис. 16А). Все ножные мышцы имеют сократимую и сухожильную части. Сухожильная часть всегда крепится к ножке. Сократимая часть спинных pedalных мышц прикрепляется к основанию круп. Сократимая часть брюшных pedalных мышц крепится к вентральной створке сбоку и немного сзади по отношению к дидукторам. Боковые pedalные мышцы сократимой частью прикрепляются к вентральной створке ближе к замку. Ретракторы ножки на большей части своего протяжения имеют характер сухожилия. Одним концом они прикрепляются ко дну вентральной створки между зубами, а другим концом — к проксимальной стороне ножки. Сокращение ножных мышц ринхонеллиформных брахиопод приводит к изменению положения раковины относительно субстрата, к которому прикреплена ножка. Это в первую очередь позволяет ориентировать раковину относительно водных потоков.

У беззамковых брахиопод (*Linguliformea* и *Craniiformea*) мускулатура устроена намного сложнее, что обусловлено отсутствием замка и соответственно возможностью двигать створки раковины в боковые стороны. Можно выделить три группы мышц: аддукторы, косые мышцы и мускулатуру лофофора (рис. 16Б–Г). Беззамковые брахиоподы имеют передние и задние аддукторы. У лингулид имеется пара передних аддукторов, которые также называют центральными мышцами, и непарный задний аддуктор, который в некоторых источниках называют умбональным (рис. 16Б). У дисцинид и краниид имеется пара передних и пара задних аддукторов (рис. 16Б–Г). Важно отметить, что передние аддукторы беззамковых брахиопод, как и аддукторы *Rhynchonelliformea*, состоят из двух частей. У лингулид проксимальная часть аддуктора темная и содержит гладкую мускулатуру, а дистальная часть переднего аддуктора прозрачная и состоит из косо-исчерченной мускулатуры. У дисцинид проксимальная часть аддуктора более крупная, чем дистальная, однако в литературе отсутствуют данные о ее гистологии. У краниид проксимальная часть небольшая, а дистальная часть передних аддукторов более крупная, и частично окружает проксимальную часть. Имеются данные по тонкому строению аддукторов лингулид и ринхонеллиформных брахиопод. Показано, что у обеих групп толстые мышечные волокна проксимальной гладкой части аддукторов содержат толстый парамиозиновый стержень, который способствует так называемому “catch”-сокращению, приводящему к длительной ретракции мышц при малом расходе АТФ. Таким

образом, несмотря на то, что не хватает данных по ультраструктуре мускулатуры краниид и дисциплин, можно предположить, что у всех групп брахиопод имеются аддукторы, которые гомологичны друг другу и состоят из двух частей: исчерченная дистальная часть участвует в быстром схлопывании створок при опасности, а гладкая проксимальная часть — в удержании створок закрытыми длительное время. У ринхонеллиформных брахиопод задние аддукторы, характерные для беззамковых брахиопод, отсутствуют. Функция задних аддукторов беззамковых брахиопод до сих пор неясна. В ранних работах предположено, что сокращение задних аддукторов приводит к открыванию створок раковины. Однако в настоящее время рассматривают гидростатический механизм открывания створок беззамковых брахиопод (см. ниже), а функцией задних аддукторов считают закрывание створок.

Мышцы косой мускулатуры беззамковых брахиопод проходят между створками раковины под углом, поэтому их сокращение приводит к движению створок относительно друг друга в плоскости, разделяющей створки, т.н. “scissors-like movement”, или «движение по типу ножниц». У лингулид описано четыре пары косых мышц: передние латеральные, средние латеральные, наружные латеральные и трансмедиальные (рис. 16Б). У дисциплин имеются внутренние, задние и латеральные косые мышцы (рис. 16В). А у краниид — латеральные и внутренние косые мышцы (рис. 16Г). Наличие развитой косой мускулатуры лингулид, вероятно, связано с закапыванием в норки, при котором необходимо движение створок в боковые стороны (см. гл. 5, рис. 2В). У дисциплин движение дорсальной створки, из-под края которой торчат длинные щетинки, приводит к очищению пространства вокруг, что, вероятно, не дает осесть рядом другим организмам (см. гл. 5).

У всех современных брахиопод целомический эпителий малого целомического канала лофофора формирует брахиальную мышцу, которая развита в разной степени в разных группах брахиопод (см. гл. 14). Кроме того, у беззамковых брахиопод описаны отдельные мышечные пучки, которые контролируют движение лофофора. Однако в настоящее время данные об их строении противоречивы. В первую очередь это касается краниид, у которых по данным ранних работ описаны пары протракторов, элеваторов и ретракторов лофофора. В то время как в настоящее время протракторы лофофора рассматриваются как малые передние мышцы, которые, вероятно, поддерживают основание лофофора (рис. 16Г). Элеваторы лофофора краниид одни современные авторы рассматривают как части передних аддукторов, а другие — как отдельные мышцы. Кроме того, у краниид была описана кольцевая мышца, которая окружает передние и задние аддукторы, к ней крепятся брахиаль-

ные мышцы (рис. 16Г). В настоящее время показано, что т.н. кольцевая мышца не содержит мышечной ткани, а представляет собой утолщенный слой внеклеточного матрикса стенки тела (Ф. Пландин, неопубл.). У дисциплин описаны ретракторы лофофора (рис. 16В), а у лингулид — протракторы, ретракторы и элеваторы лофофора. Предполагается, что эти мышцы могут менять положение лофофора в мантийной полости, однако необходимы дополнительные исследования для реконструкции строения и расположения мышц лофофора беззамковых брахиопод.

У беззамковых брахиопод раскрытие створок происходит по-разному. У лингулиформных брахиопод сокращение мышечной стенки тела (рис. 6А) приводит к усилению гидростатического давления целомической жидкости туловищного целома, что приводит к раскрытию створок. У краниид стенка тела не содержит развитую мускулатуру (рис. 6Б). Предполагается, что открытие створок краниид происходит за счет сокращения косых мышц, из-за чего передняя стенка тела втягивается назад, сдавливая переднюю часть туловищного целома, что приводит к усилению гидростатического давления целомической жидкости и поднятию дорсальной створки.

Места прикрепления мускулатуры. Створки брахиопод всех трёх подтипов имеют на внутренней поверхности мускульные отпечатки. Поскольку наибольшие усилия требуются для открывания и закрывания створок, то наибольшие отпечатки в средней части створок оставляют аддукторы и дидукторы (рис. 5). Створки брахиопод подтипов *Linguliformea* и *Craniiformea* могут двигаться параллельно разделяющей их плоскости при помощи косых мышц, также оставляющих следы на дне раковины, поэтому у них отпечатки мускулов имеют более сложный рисунок. Кроме того, мантийные целомические каналы тоже могут оставлять следы на раковине и имеют весьма различные очертания, что широко используется в систематике ископаемых групп брахиопод. У краниид сочетание мускульных и мантийных отпечатков имеет форму черепа, что дало название отряду — *Craniida* (от лат. *cranium* — череп).

У многих замковых брахиопод имеется замочный отросток, являющийся выростом заднего края дорсальной створки, к которому крепятся сухожильные основания мускулов-замыкателей раковины (рис. 12Б). Кроме того, у большинства ринхонеллиформных брахиопод вдоль середины внутренней стороны дорсальной створки тянется срединная септа, которая, вероятно, изначально была связана с прикреплением сократимых частей мышц-замыкателей, а у многих современных видов участвует в формировании скелетных поддержек лофофора и может быть развита в разной степени в зависимости от таксономической группы (рис. 5, 12).

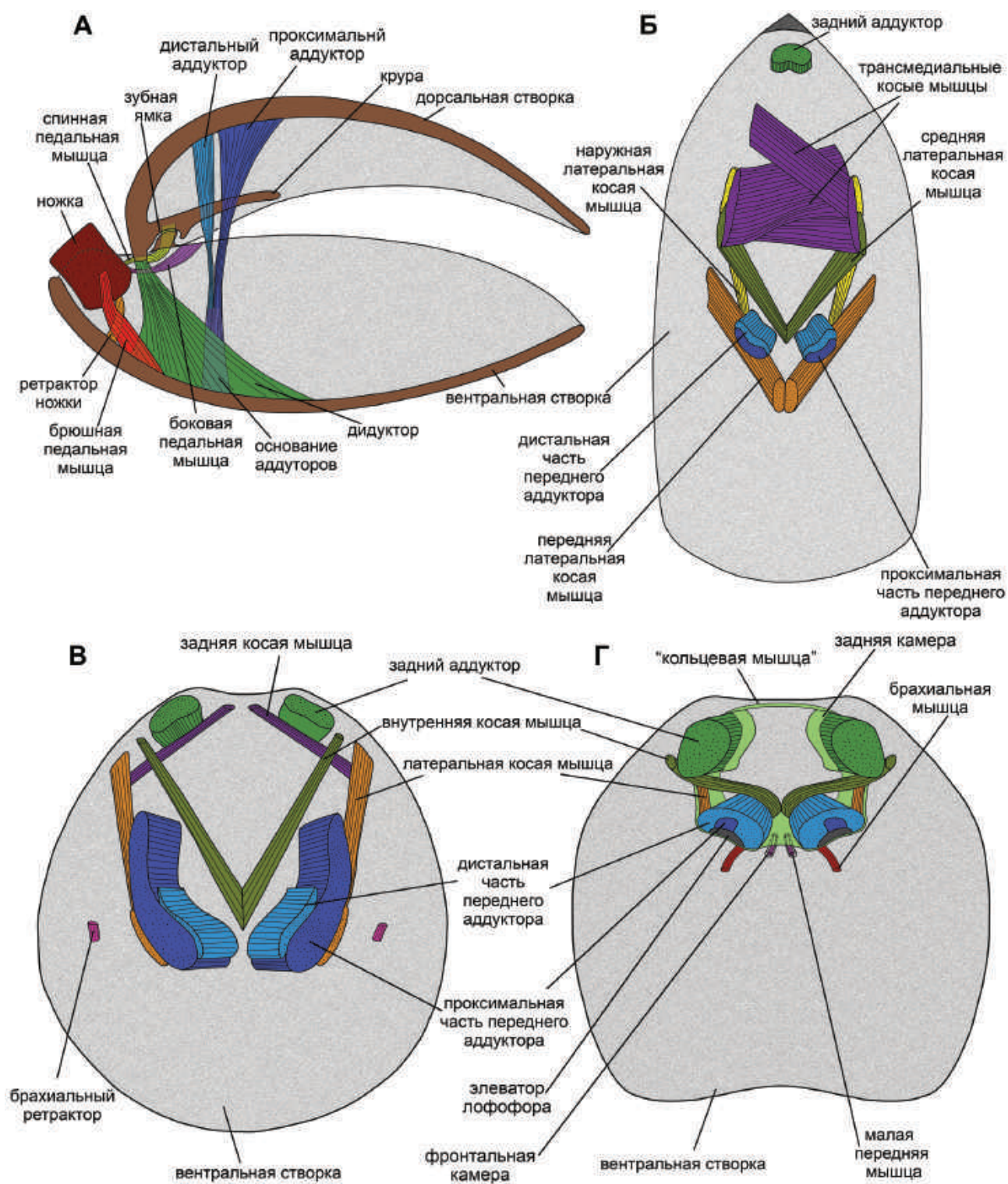


Рис. 16. Строение основной мускулатуры брахиопод. **А** — схема строения мускулатуры ринхонеллиформных брахиопод на примере ринхонеллид, вид сбоку (по Rudwick, 1961, с изменениями); **Б** — схема строения мускулатуры лингулид, вид со спинной стороны (мышцы лофофора не показаны; по Bulman, 1939, 1939, с изменениями); **В** — схема строения мускулатуры дисцинид, вид со спинной стороны (по Bulman, 1939, с изменениями); **Г** — схема строения мускулатуры краниид, вид со спинной стороны (по данным Bulman, 1939, Robinson, 2014 и Ф. Пландин, неопубл.).

12. Нервная система

Анатомия нервной системы. Общая анатомия нервной системы известна лишь благодаря работам XIX века. Центральными элементами нервной системы брахиопод являются подглоточный и надглоточный ганглии, связанные друг с другом окологлоточными коннективами. Подглоточный ганглий имеется у всех групп брахиопод. Он расположен за щупальцами подо ртом. Небольшой надглоточный ганглий выражен только у ринхонеллиформных брахиопод и представляет собой утолщение эпителия над брахиальной складкой (рис. 17А, 19А). У взрослых кранииформных и лингулиформных брахиопод надглоточный ганглий отсутствует, окологлоточное нервное кольцо образовано коннективами, которые отходят от подглоточного ганглия и связаны над ртом тонкими дорсальными нервами (рис. 17Б–В). От подглоточного ганглия идут две пары мантийных нервов к вентральной и дорсальной складкам мантии, а также нервы к основным группам мышц и к ножке. В мантии проходят радиальные нервы, которые сильно ветвятся и впадают в краевой нерв мантии.

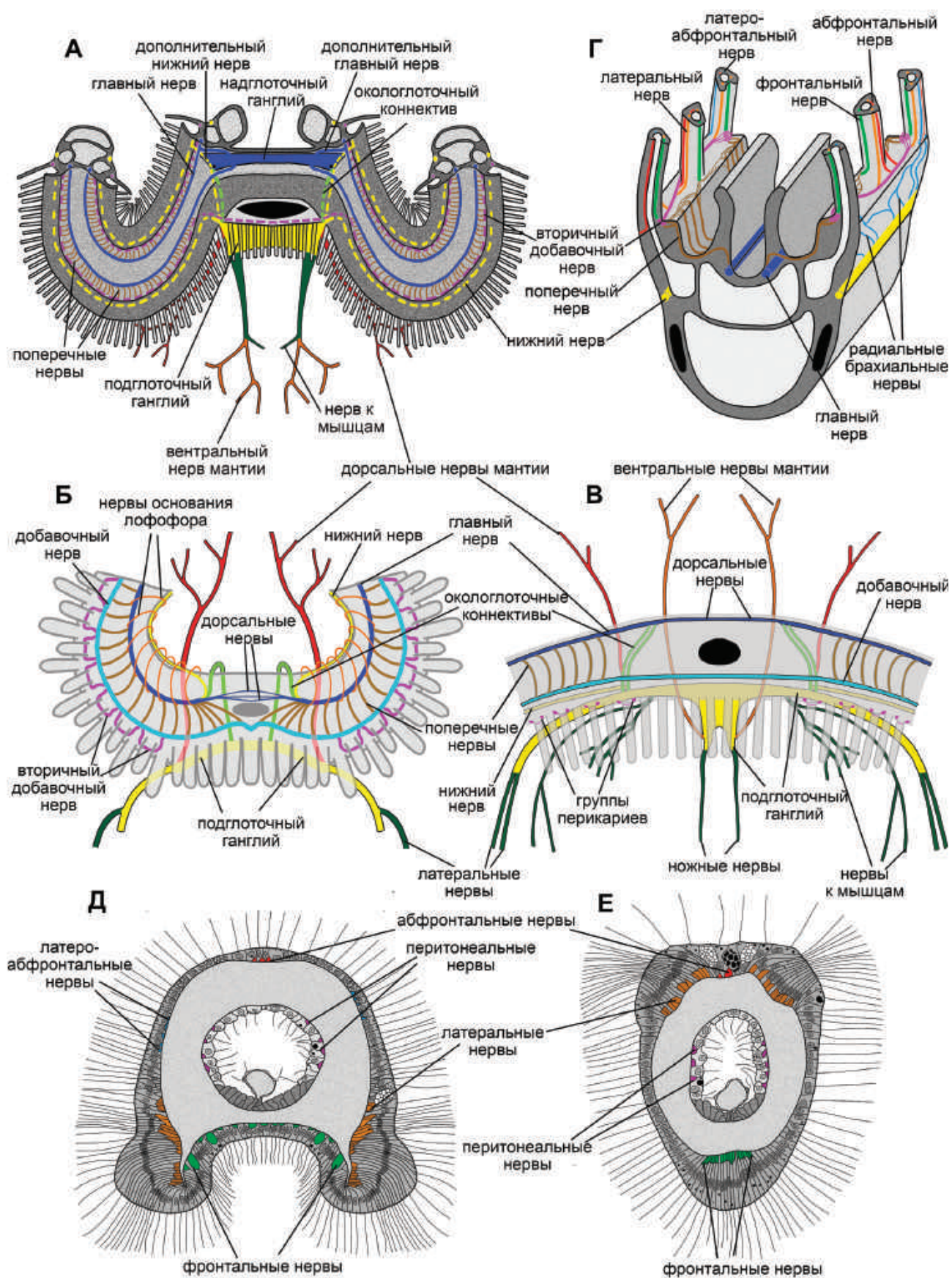
Иннервация лофофора. В настоящее время наиболее подробно изучена анатомия нервной системы лофофора брахиопод. У брахиопод имеется 4 брахиальных нерва, которые тянутся вдоль брахиальной оси (ряда щупалец): главный, нижний, добавочный и вторичный добавочный (рис. 17). Главный нерв проходит в эпителии в основании брахиальной складки. У ринхонеллиформных брахиопод главные нервы берут начало от надглоточного ганглия (рис. 17А), в то время как у беззамковых брахиопод (*Craniiformea* и *Linguliformea*) главные нервы отходят от дорсальных нервов, расположенных над ртом (рис. 17Б–В). Нижний нерв проходит в наружном эпителии лофофора у основания щупалец. У *Rhynchonelliformea* нижний нерв берет начало от подглоточного ганглия, а у беззамковых брахиопод нижние нервы отходят от окологлоточных коннективов. Добавочный нерв проходит в пищевом желобке у всех изученных брахиопод, кроме теребратулид, у которых он отсутствует. Вторичный добавочный нерв проходит в эпителии между основаниями наружных и вну-

тренних щупалец у всех изученных групп брахиопод, кроме *Linguliformea*. У лингулиформных брахиопод имеются группы перикариев, расположенные у основания щупалец, которые, вероятно, соответствуют вторичному добавочному нерву других брахиопод (рис. 17В).

В щупальцах брахиопод описано 4 продольных нерва: фронтальный, два латеральных и абфронтальный (рис. 17Г–Е). Фронтальные нервы проходят во фронтальном эпителии гребня внутреннего щупальца и желобка наружного щупальца. Латеральные нервы тянутся вдоль латеральных ресничных зон, а абфронтальный нерв — вдоль абфронтальной ресничной зоны. У ринхонеллиформных и кранииформных брахиопод также описано два латеро-абфронтальных нерва, которые располагаются между латеральными и абфронтальными нервами наружных щупалец (рис. 17Д). Кроме того, имеются перитонеальные нервы, которые проходят интерэпителиально в целомическом эпителии канала щупалец (рис. 17Д–Е, 22В).

У всех изученных брахиопод от главного нерва на протяжении всей брахиальной оси отходят поперечные нервы, которые у беззамковых брахиопод связывают главный нерв с добавочным нервом, а у *Rhynchonelliformea* — главный нерв с вторичным добавочным нервом (рис. 17А–В). У брахиопод также описаны нервы, которые тянутся в эпителии наружной части лофофора. У беззамковых брахиопод они связывают главный и нижний нервы, т.н. нервы основания лофофора (рис. 17Б); кроме того, у кранииформных и ринхонеллиформных брахиопод имеются радиальные брахиальные нервы, которые проходят в эпителии абфронтальной стороны основания щупалец (рис. 17Г). Также кранииды имеют главный и нижний дополнительные нервы; такая сложная организация нервной системы современных *Craniiformea*, вероятно, связана с их развитой мышечной системой и подвижностью лофофора. Кроме того, у теребратулид также описаны дополнительные нервы, связывающие главные и нижние нервы средней руки с надглоточным и подглоточным ганглиями (рис. 17А). Наличие этих нервов можно объяснить сложностью морфоло-

Рис. 17. Анатомия нервной системы брахиопод. **А** — схема строения нервной системы теребратулид (по Temereva, Kuzmina, 2021 с добавлением данных Bemmelen, 1883); **Б** — схема строения нервной системы краниид (по Temereva, 2022 с добавлением данных Blochmann, 1892); **В** — схема строения нервной системы лингулид (по данным Blochmann, 1900 и Temereva, Tzitrin, 2015); **Г** — схема иннервации боковой руки лофофора теребратулид; **Д** — схема поперечного среза наружного щупальца теребратулид; **Е** — схема поперечного среза внутреннего щупальца теребратулид. **Г–Е** — по Temereva, Kuzmina, 2021, с изменениями.



гии плектолофного лофофора: для быстрой и правильной реакции на раздражители каждая рука должна иннервироваться непосредственно из центральной нервной системы. У *Linguliformea* добавочный нерв играет наибольшую роль в иннервации щупалец, он дает начало фронтальным и латеральным нервам двух типов щупалец (табл. 1). У других групп брахиопод происходит появление вторичного добавочного нерва, после чего добавочный нерв постепенно редуцируется (рис. 18).

Важно отметить, что у ювенильных особей краинид с трохолофным лофофором имеется выраженный надглоточный ганглий, который состоит из двух лопасти, связанных поперечной комиссурой. При дальнейшем росте лофофора (формировании шизолафной стадии) комиссура надглоточного ганглия растет и дает начало главному нерву лофофора. Надглоточный ганглий также описан у ювенилей лингулиформных брахиопод (тегулолоф), которые плавают в толще воды (см. гл. 18). Он расположен в медиальном щупальце и также называется апикальным ганглием. Таким образом, наличие подглоточного и надглоточного ганглиев, связанных окологлоточными коннективами, вероятно, является плезиоморфным признаком брахиопод (рис. 18). Было предположено, что у предка брахиопод был простой спиролафный лофофор, который по палеонтологическим данным состоял из одинарного ряда щупалец. Эволюция лофофора брахиопод связана с появлением двойного ряда щупалец, в результате чего произошла постепенная редукция добавочного нерва и появление вто-

ричного добавочного нерва, который проходит между щупальцами и более эффективно, чем добавочный нерв, иннервирует как наружные, так и внутренние щупальца. У разных групп брахиопод формировались дополнительные нервы, которые связаны с особенностями организации их лофофоров, например, дополнительные нервы у краинид и теребратулид (см. выше).

Тонкое строение нервной системы. Большая часть нервной ткани брахиопод располагается базипителиально. Нервные волокна встречаются среди эпителиальных клеток всего тела брахиопод. В крупных нервах лофофора помимо нервных отростков также могут встречаться перикарии нейронов. Кроме того, у брахиопод описаны нервы, например, поперечные нервы лофофора, которые погружены во внеклеточный матрикс, при этом они всегда окружены базальной пластиной.

Наиболее подробно изучена ультраструктура ганглиев у теребратулид (рис. 19). Оба ганглия имеют вытянутую форму и залегают базипителиально в передней стенке тела (рис. 19А). Нервные элементы в обоих ганглиях располагаются между глиальными клетками, которые представляют собой видоизмененные клетки внутреннего эпителия и выполняют опорную и питательную функцию. Глиальные клетки имеют бокаловидную форму. Цитоплазма клеток содержит разнообразные включения и розетки гликогена. Клетки связаны друг с другом адгезивными и септированными клеточными контактами. Суженная базальная часть пронизывает толщу нейроэпителия,

Таблица 1.

Иннервация щупалец лофофора брахиопод

		Linguliformea <i>(Lingula anatina)</i>	Craniiformea <i>(Novocrania adult)</i>	Rhynchonellida <i>(Hemithiris psittacea)</i>	Terebratulida <i>(Coptothyris grayi)</i>
Внутреннее щупальце	фронтальный нерв	добавочный нерв лофофора	добавочный нерв лофофора	поперечный нерв лофофора	поперечный нерв лофофора
	латеральные нервы	добавочный нерв лофофора	вторичный добавочный нерв лофофора	вторичный добавочный нерв лофофора	вторичный добавочный нерв лофофора
	абфронтальный нерв	группа перикариев	вторичный добавочный нерв лофофора	вторичный добавочный нерв лофофора	вторичный добавочный нерв лофофора
Наружное щупальце	фронтальный нерв	добавочный нерв лофофора	добавочный нерв лофофора	поперечный нерв лофофора	вторичный добавочный нерв лофофора
	латеральные нервы	добавочный нерв лофофора	вторичный добавочный нерв лофофора	вторичный добавочный нерв лофофора	вторичный добавочный нерв лофофора
	латеро-абфронтальные нервы	нет	дополнительный нижний нерв лофофора	нижний нерв лофофора	нижний нерв лофофора
	абфронтальный нерв	нижний нерв лофофора	дополнительный нижний нерв лофофора	нижний нерв лофофора	нижний нерв лофофора

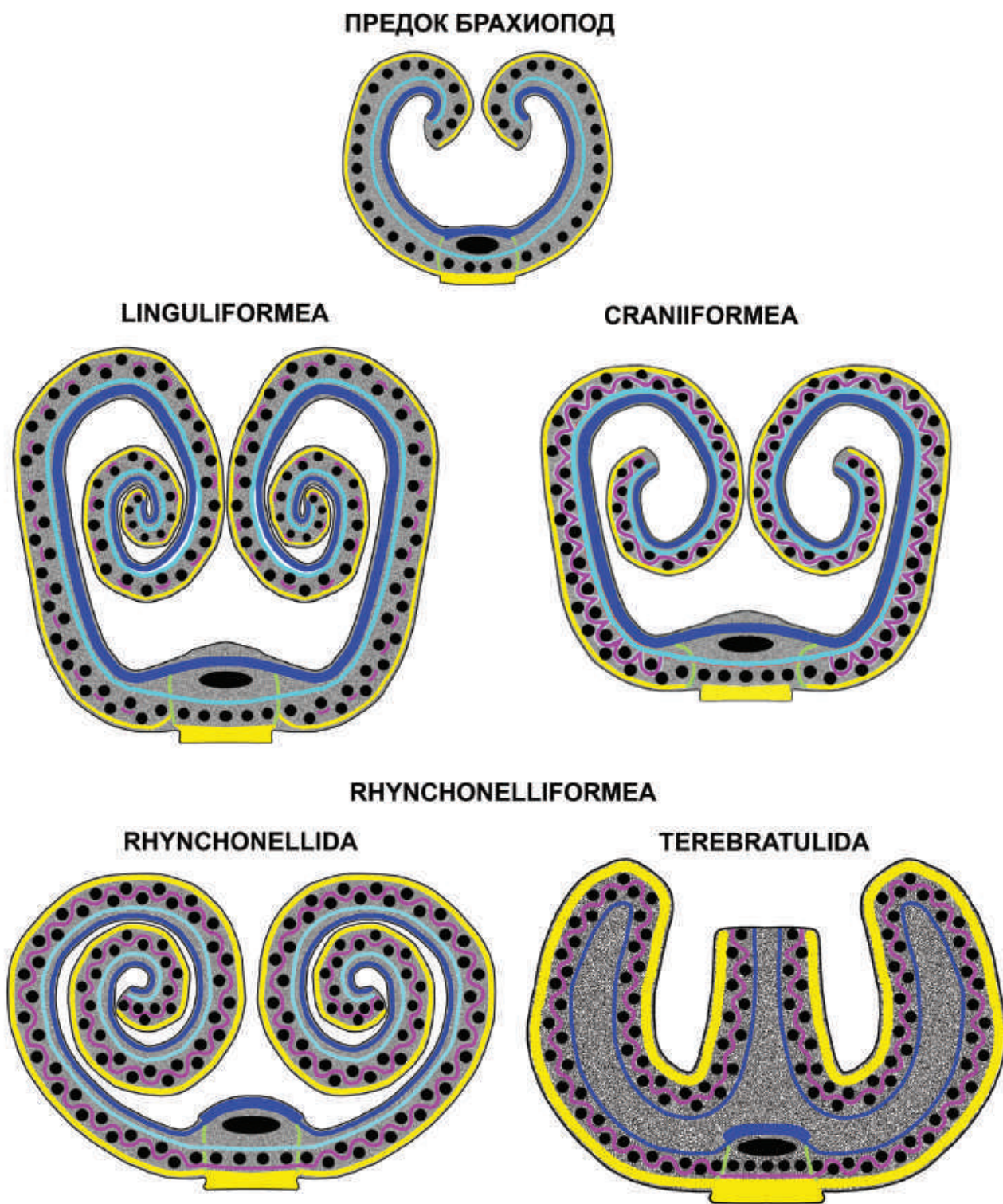


Рис. 18. Предполагаемая эволюция нервной системы лофофора брахиопод (по Temereva, Kuzmina, 2021 и Temereva, 2022). Обозначение цветов: черные круги — щупальца; желтый — подглоточный ганглий и нижний нерв; синий — надглоточный ганглий, дорсальные нервы и главный нерв; зеленый — окологлоточные коннективы; голубой — добавочный нерв; сиреневый — вторичный добавочный нерв.

содержит пучки промежуточных филаментов, которые крепятся при помощи гемидесмосом к базальной пластинке. Расположение нервных элементов двух ганглиев различается.

Надглоточный ганглий представляет собой простой нейроэпителий (рис. 19Б) и состоит из одного типа чувствительных нейронов, которые располагаются группами по 4–6 клеток (рис. 19Б). Апикальные части нейронов контактируют с мантийной полостью, несут по одной ресничке и связаны между собой и глиальными клетками адгезивными контактами. Перикарии нейронов дают начало первичным нервным отросткам, которые идут к базальной пластинке. Первичные отростки нейронов заполнены множеством митохондрий и электронно-плотными везикулами и формируют впячивания, окруженные базальной пластинкой и заходящие внутрь внеклеточного матрикса. Нейропилея располагается между перикариями нейронов и базальной пластинкой (рис. 19Б).

Подглоточный ганглий представляет собой стратифицированный нейроэпителий и состоит из трех слоёв (рис. 19В–Г). Апикальные расширенные части глиальных клеток связаны адгезивными клеточными контактами; они формируют верхний слой нейроэпителия и контактируют с мантийной полостью. Под телами глиальных клеток располагается второй клеточный слой, образованный крупными перикариями апикальных нейронов (рис. 19В). Апикальные нейроны униполярные и несут первичный отросток, который тянется в сторону базальной пластинки. Под слоем апикальных нейронов располагается нейропилея, который представлен двумя типами нейритов. Над базальной пластинкой встречаются нейроны второго типа — базальные нейроны. Они имеют вытянутую форму и содержат электронно-светлые и электронно-плотные везикулы. В перикариях этих нейронов были обнаружены две центриоли, расположенные под прямым углом друг к другу.

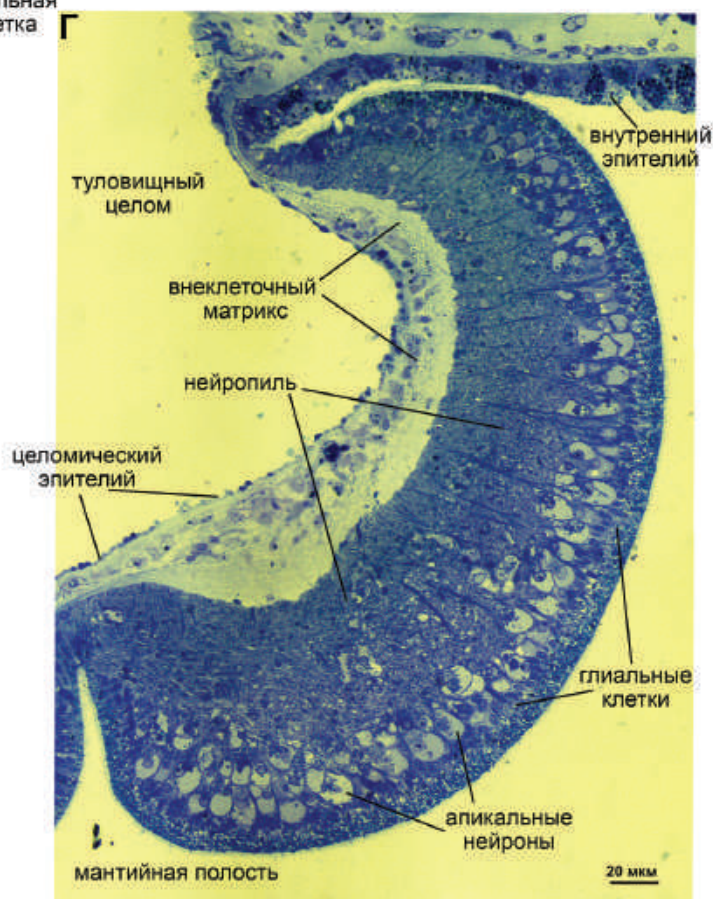
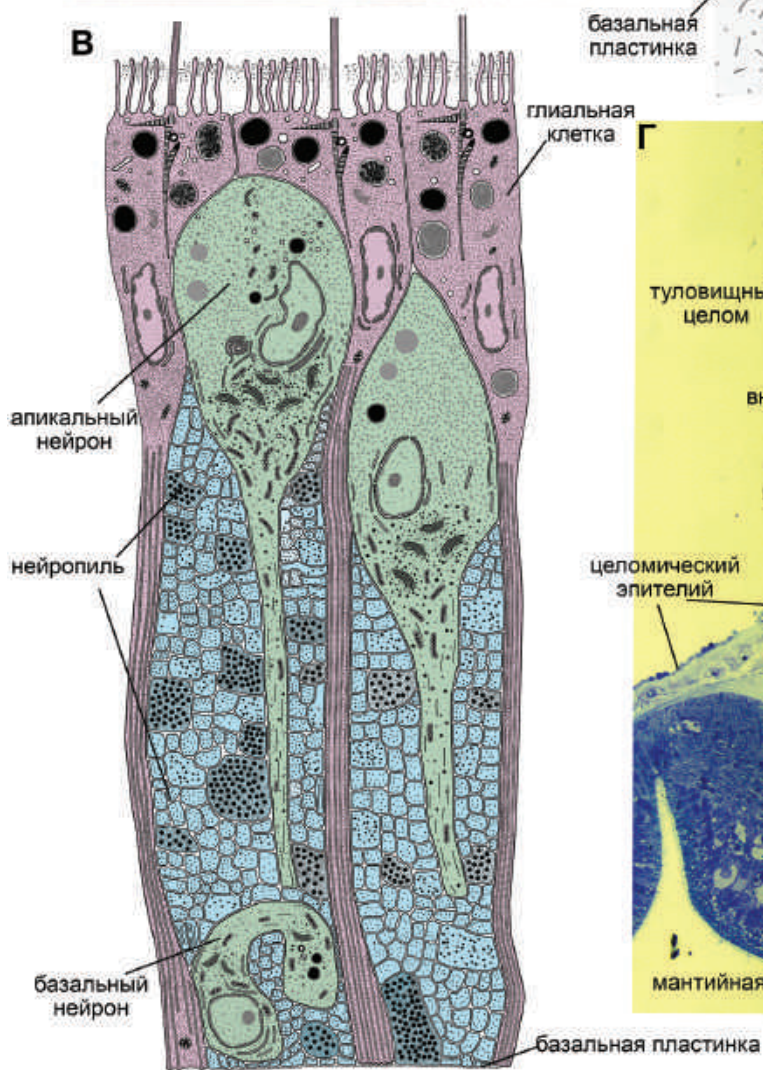
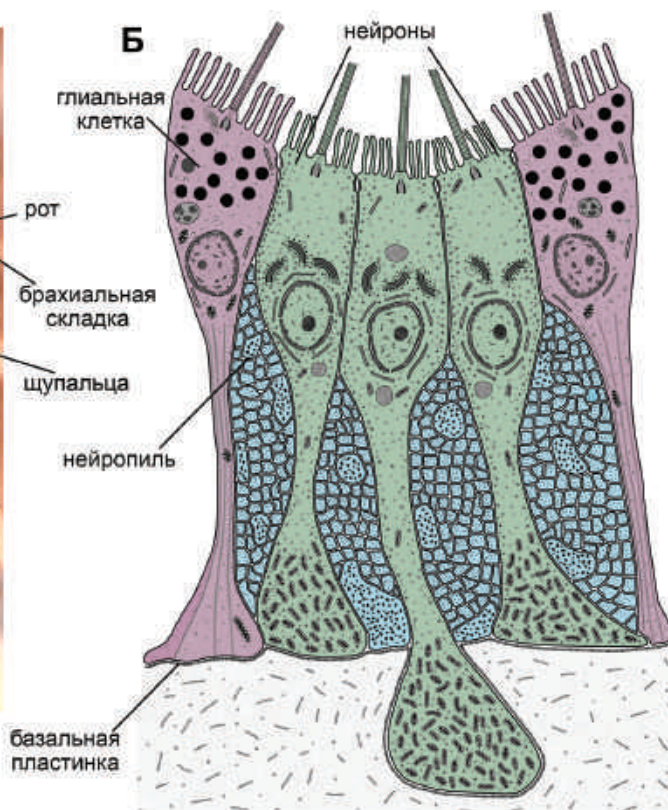
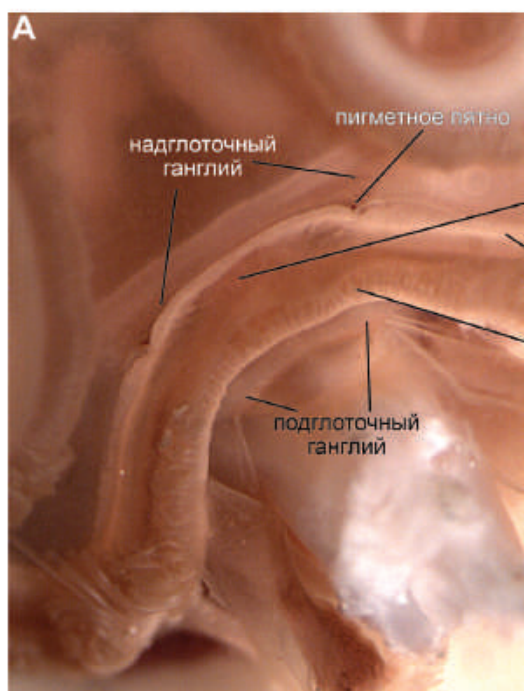
Организация надглоточного ганглия брахиопод отражает примитивные черты в строении нейро-

эпителия многоклеточных животных: апикальная поверхность моноцилиарных нервных клеток контактирует с внешней средой. Такое строение нейроэпителия напоминает citoархитектуру нервной системы кишечнорастных. В подглоточном ганглии брахиопод произошла стратификация нейроэпителия: перикарии нейронов формируют клеточный слой под телами глиальных клеток, под которыми залегает третий слой, образованный нейропилем. Однако, важно отметить, что центральные элементы нервной системы брахиопод не могут рассматриваться как настоящие ганглии, поскольку ганглии животных, например, у аннелид и моллюсков, погружены в соединительнотканый матрикс под базальную пластинку и представлены нейропилем, окруженным перикариями нейронов.

Органы чувств брахиопод изучены довольно слабо. Описаны воротничковые механорецепторы, расположенные у основания щетинок личинок теребратулид. Сходные структуры недавно были обнаружены у основания щетинок взрослых брахиопод. На головной лопасти личинок теребратулид описаны группы глазных пятен. Каждое глазное пятно состоит из двух клеток: апикальная клетка несет крупную электронно-плотную везикулу, а базальная клетка несет жгутик, содержит пигментные гранулы и связана с нервной системой личинки. Пигментные пятна обнаружены по бокам надглоточного ганглия взрослых теребратулид (рис. 19А), а также по краю мантии лингулид и теребратулид, однако тонкое строение этих структур неизвестно. Описано, что лингулиды прячутся в норки в ответ на затемнение.

Сенсорные клетки, несущие воротничок утолщенных микроворсинок вокруг чувствительной реснички, были обнаружены в медиальном щупальце ювенильных стадий *Linguliformea*, а также во фронтальной ресничной зоне щупалец, т.н. латеро-фронтальные клетки (см. гл. 10). У ювенильных стадий лингулид и дисцинид были описаныстатоцисты.

Рис. 19. Строение ганглиев ринхонеллиформных брахиопод на примере *Coptothyris grayi* (по Kuzmina, Temereva, 2021a, с изменениями). А — расположение подглоточного и надглоточного ганглиев (световая микроскопия); Б — схема тонкого строения надглоточного ганглия; В — схема тонкого строения подглоточного ганглия; Г — поперечный срез через подглоточный ганглий (световая микроскопия).



13. Пищеварительная система

Морфология кишечной трубки. У всех брахиопод рот имеет щелевидную форму и расположен в пищевом желобке, над ртом находится брахиальная складка, под ртом — ряд щупалец. Морфология кишечной трубки различается у представителей трех подтипов брахиопод (рис. 20). У всех брахиопод рот ведет в короткую глотку, эпителий которой имеет эктодермальное происхождение.

У лингулиформных брахиопод за глоткой идет короткий пищевод, который переходит в удлиненный желудок. Желудок тянется назад, в него открываются четыре протока пищеварительной железы, состоящей из множества ветвящихся трубочек, слепозамкнутых на концах. Желудок дает начало средней кишке, которую также называют пилорическим отделом (рис. 20А–Б). Средняя кишка переходит в задний отдел кишечной трубки, которая образует петлю, тянется вперед и открывается анусом в мантийную полость с правой стороны. У лингулид и дисцинид пищеварительная система имеет сходную морфологию, однако у дисцинид кишечник заметно короче (рис. 20Б).

У кранииформных брахиопод короткий пищевод тянется в сторону дорсальной створки и переходит в длинный желудок, который проходит вдоль дорсальной стороны тела и переходит в среднюю кишку (рис. 20В). В желудок открываются два протока пищеварительной железы. Задний отдел кишечной трубки образует петлю и тянется назад, где открывается анусом в задней стенке тела справа от места прикрепления дорсо-вентрального мезентерия. Для беззамковых брахиопод (*Linguliformea* и *Craniiformea*) описаны сфинктеры, разделяющие желудок и среднюю кишку, среднюю кишку и задний отдел кишечника, а также сфинктер, контролирующий открывание ануса.

У ринхонеллиформных брахиопод длинный узкий пищевод тянется в сторону дорсальной створки и переходит в желудок (рис. 20Г–Д). Желудок имеет изогнутую форму: передняя его часть проходит вдоль дорсальной стенки тела, а задняя часть загибается в сторону вентральной створки и переходит в среднюю кишку. В желудок открывается, как правило, от одной до трех пар протоков пищеварительной железы. Средняя кишка доходит до вентральной стенки тела и слепо замыкается, при этом у представителей отряда *Rhynchonellida* на конце средней кишки располагается слепое расширение (рис. 20Д). У замковых брахиопод имеется сфинктер, отделяющий пищевод от желудка. Расположение протоков и харак-

тер ветвления пищеварительной железы различаются у разных таксонов брахиопод.

Тонкое строение пищеварительной системы. Кишечная трубка брахиопод окружена целомическим эпителием, клетки которого формируют ее мышечную стенку (см. гл. 14). Под базальной пластинкой целомического эпителия расположен внеклеточный матрикс, содержащий коллагеновые волокна и редко расположенные амебоциты. Внеклеточный матрикс содержит кровеносный плексус, который окружает кишечную трубку на всем ее протяжении (см. гл. 15).

Эпителий пищеварительной трубки брахиопод содержит четыре типа клеток:

- 1) Ресничные клетки составляют основную часть эпителия кишечной трубки. Все клетки моноцилиарные, апикальная поверхность несет слой микроворсинок. Ресничные клетки имеют узкую цилиндрическую форму. Благодаря биению их ресничек происходит перемешивание и передвижение пищевых частиц в пищеварительном тракте.
- 2) Секреторные клетки заполнены гликогеновыми и секреторными гранулами и у теребратулид лишены ресничек. Эти клетки встречаются в эпителии желудка, средней кишки и пищеварительной железы и, вероятно, участвуют во внеклеточном пищеварении.
- 3) Слизистые клетки заполнены гранулами с гомогенным содержимым и встречаются в эпителии всего пищеварительного тракта, в меньшей степени в эпителии пищеварительной железы. Эти клетки могут иметь бокаловидную форму и лишены ресничек. Они выделяют слизь, необходимую для обволакивания пищевых частиц и защиты поверхности эпителиального пласта.
- 4) Пищеварительные клетки описаны в эпителии пищеварительной железы. Эти клетки содержат большое число фагосом (вторичных лизосом) с неоднородным содержимым. Для этих клеток отмечается фагоцитоз и пиноцитоз. В пищеварительных клетках происходит внутриклеточное пищеварение.

Функциональная морфология пищеварительной системы. У брахиопод наблюдается как внутриклеточное пищеварение, которое происходит в основном внутри пищеварительной железы, так и внеклеточное пищеварение, которое главным образом происходит в пищеварительной железе, желудке и средней кишке.

Пищевые частицы в пищевом желобке лофофора обволакиваются слизью и поступают в глотку и

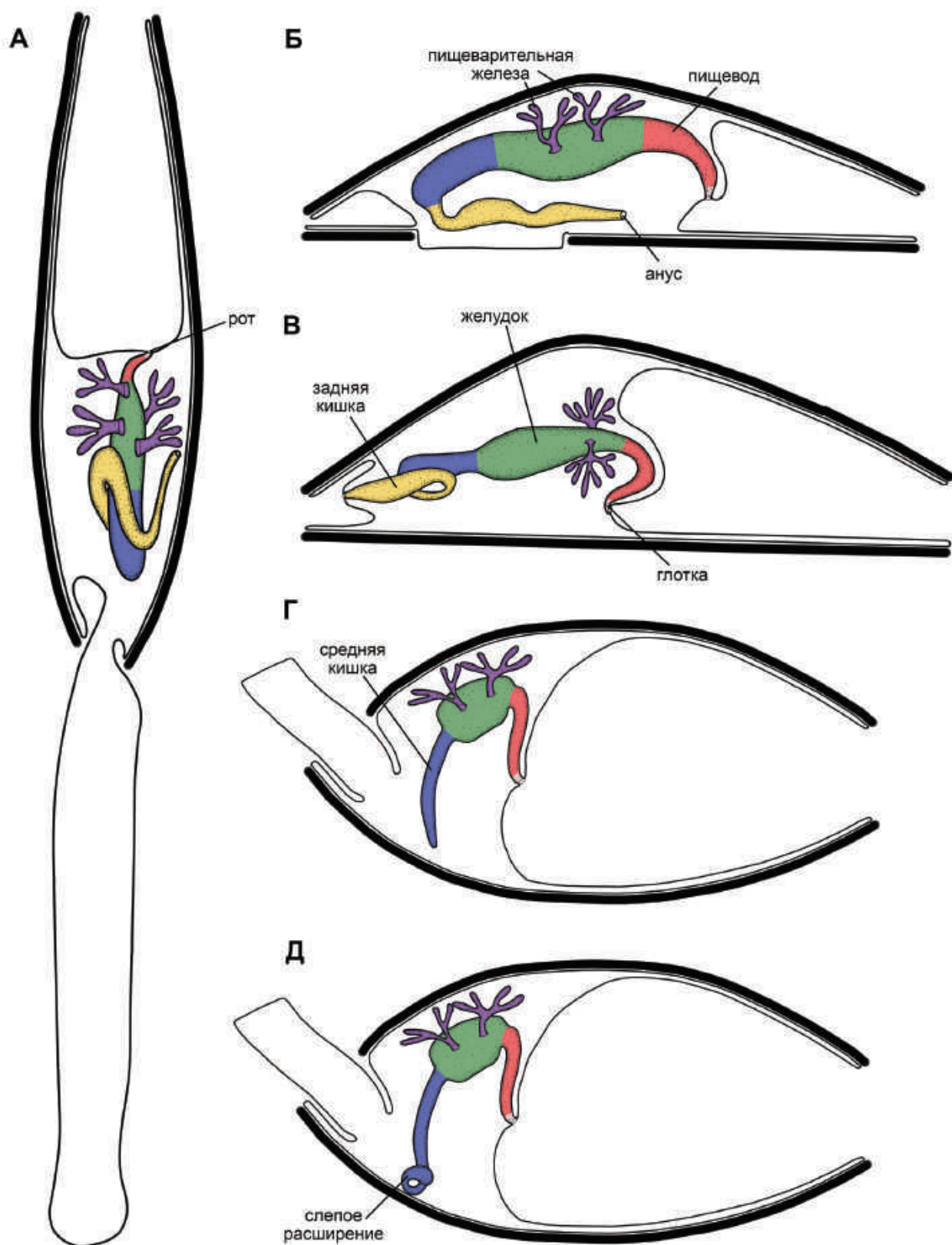


Рис. 20. Схемы строения пищеварительной системы брахиопод, вид сбоку (по Nielsen, 1991, с изменениями). А — лингулиды; Б — дисциниды; В — кранииды; Г — теребратулиды; Д — ринхонеллиды. Обозначение цветов: светло-розовый — глотка, красный — пищевод, зеленый — желудок, фиолетовый — пищеварительная железа, синий — средняя кишка, желтый — задняя кишка.

пищевод. За счет биения ресничек эпителия пищевода пищевые частицы переходят во взвешенное состояние, а за счет сокращения мышечной стенки пищеварительной трубки переносятся в желудок. Здесь происходит циркуляция и переваривание пищевых частиц. При сокращении мышечных стенок пищеварительной железы пищевые частицы втягиваются в ее просвет. При расслаблении стенок пищеварительной железы, а также за счет биения ресничек, пищевые частицы возвращаются в желудок. У брахиопод во внутреннем эпителии пищеварительного тракта описан вентральный ресничный желобок, который тянется вдоль задней части желудка и средней кишки. Предполагается, что в желобке формируется слизистый тяж из непереваренных частиц, который поступает из желудка в среднюю кишку. У лингулиформных и кранииформных брахиопод непереваренные остатки концентрируются в задней кишке и выводятся наружу через анальное отверстие. У ринхонеллиформных брахиопод слизистый тяж с непереваренными остатками поступает в переднюю часть желудка. Здесь формируются фекалии, которые за счет перистальтических сокраще-

ний мышечных клеток в стенке пищевода выходят через рот в мантийную полость. Затем фекалии транспортируются вдоль мантии к краю раковины и выбрасываются наружу во время схлопывания створок. Кроме того, описано, что у лингулид непереваренные частицы могут также накапливаться внутри клеток пищеварительной железы; клетки, заполненные ими, отмирают и уносятся в средний и задний отдел кишечника, а затем выводятся во внешнюю среду.

Интересной особенностью обладают клетки эпителия слепо замкнутого расширения средней кишки ринхонеллид. Для ресничных клеток этого участка эпителия наблюдались картины пиноцитоза, и, кроме того, в этих клетках встречаются крупные вакуоли с липофусциновыми гранулами, которые на световом уровне выглядят как желтовато-коричневые включения, и, вероятно, являются неутилизированными продуктами пищеварения. Было предположено, что эта часть пищеварительного тракта так же, как и пищеварительная железа, является местом внутриклеточного пищеварения.

14. Целомическая система

Анатомия и функциональная морфология целомической системы. Полость тела брахиопод представлена обширным целомом, который в свете архицеломатной теории традиционно разделяют на три отдела: протоцель, мезоцель и метацель. Протоцель описана только у лингулид. Эта полость была названа преоральным целомом и состоит из центральной части и двух боковых ветвей (рис. 21А). Центральная часть преорального целома располагается в эпистоме (участок брахиальной складки надо ртом) и с дорсальной стороны окружает пищевод. От центральной части отходят две боковые ветви, которые тянутся внутри брахиальной складки вдоль левой и правой руки лофофора.

Мезоцель представлена целомом лофофора, который у большинства взрослых брахиопод состоит из двух обособленных полостей: малых и больших каналов. Малые каналы тянутся вдоль брахиальной оси (ряда щупалец) лофофора и дают слепо замкнутые ответвления в каждое щупальце. На дистальных концах брахиальных осей малые каналы всегда слепо замыкаются, а в околоротовой области левый и правый малые каналы впадают в т.н. перизофагеальный целом, который окружает пищевод (рис. 21А, Г). От перизофагеального целома также берут начало целомические каналы оральных щупалец, которые расположены за ртом. Перизофагеальный целом имеет форму цилиндрической муфты, окружающей начальный отрезок пищеварительного тракта: в передней части (т. е. сразу за ротовым отверстием) он наиболее обширен, а по мере продвижения назад перизофагеальный целом сужается, и его просвет полностью исчезает у основания желудка. Полость перизофагеального целома пересечена многочисленными перегородками (рис. 23А). У ринхонеллид перизофагеальный целом образует дивертикулы во внеклеточный матрикс передней стенки тела, расположенной надо ртом (рис. 23А). Левый и правый большие каналы лофофора представляют собой целомические мешки, которые слепозамкнуты на обоих концах, т.е. в околоротовой области большие каналы лофофора не сообщаются между собой (рис. 21А, Г). В сложно организованных лофофорах, таких как зиголофный и плектолофный, боковые руки образованы двумя брахиальными осями, при этом в каждой боковой руке большие каналы сливаются между собой (см. гл. 10, рис. 11И–К, 21Г). У ринхонеллид, краниид и дисциплид в околоротовой области левый и правый большие каналы формируют по дорсальному выпячиванию, которые, вероятно, выполняют

функцию депо целомической жидкости. У ринхонеллид в дорсальные выпячивания упираются круры, поддерживающие основание лофофора.

Метацель образована туловищным (перивисцеральным) целомом, в котором расположены основные органы. Туловищный целом дает ответвления в мантийные складки, эти ответвления сильно ветвятся и слепо замыкаются по краю мантии (рис. 21Д–И, 29Г). У кранииформных и ринхонеллиформных брахиопод мантийные каналы содержат гонады. Характер ветвления мантийных каналов имеет значение для определения ископаемых групп брахиопод, поскольку они могут оставлять отпечатки на раковине. Палеонтологи называют мантийные целомические каналы сосудами. У ринхонеллиформных брахиопод выделяют два типа мантийных каналов: половые, содержащие гонады, и медиальные, как правило, узкие и без гонад. У *Linguliformea* туловищный целом дает ответвление в ножку (см. гл. 9, рис. 8Б). У краниид метацель состоит из 6 обособленных полостей: туловищный целом, пара фронтальных камер, содержащих малые передние мышцы, пара задних камер, которые содержат задние аддукторы (рис. 16Г) и анальную камеру, окружающую дистальный отдел задней кишки. Целомический эпителий анальной камеры формирует анальную мышцу (*anal protrusor*).

У большинства брахиопод туловищный целом пересечен дорсо-вентральным и двумя латеральными мезентериями (рис. 21А–В). Дорсо-вентральный мезентерий соединяет кишечную трубку с дорсальной и вентральной стенками тела. Дорсо-вентральный мезентерий в разной степени развит в разных группах брахиопод. У всех брахиопод этот мезентерий неполный, поэтому левая и правая части туловищного целома сообщаются между собой.

Латеральные мезентерии представляют собой ленты, которые связывают кишечную трубку с боковыми стенками тела. Число, расположение и морфология латеральных мезентериев различаются в разных группах брахиопод. У лингулид описано три пары латеральных мезентериев: мезентерии пищевода, гастропариетальные и илеопариетальные (рис. 21А–Б). Мезентерии пищевода описаны только у лингулид и представляют собой две короткие узкие ленты, которые отходят от места перехода пищевода в желудок к боковым стенкам тела. Гастропариетальные мезентерии лингулид связаны между собой и представляют единую ленту, которая проходит над желудком к боковым стенкам тела. Сразу за га-

гастропариетальным мезентерием располагаются илеопариетальные, которые имеют форму широких треугольных лент, тянутся вдоль задней части желудка и всей средней кишки и поддерживают воронки метанефридиев.

У краниид из латеральных мезентериев присутствуют только илеопариетальные, которые с двух сторон отходят от средней кишки. Каждый илеопариетальный мезентерий делится на две ленты: передняя лента поддерживает воронку метанефридия, а задняя лента тянется немного назад в сторону дорсальной створки и несет на себе часть гонад.

У ринхонеллиформных брахиопод каждый латеральный мезентерий представляет собой единую ленту: гастропариетальный тянется над желудком, а илеопариетальный — над средней кишкой. Кроме того, оба мезентерия связаны друг с другом латеральными перепонками, которые проходят вдоль желудка симметрично с правой и левой стороны (рис. 21В). У всех брахиопод илеопариетальный мезентерий поддерживает воронки метанефридиев. Кроме того, у ринхонеллид имеется две пары метанефридиев: воронки передней пары поддерживает гастропариетальный мезентерий, а задней пары — илеопариетальный мезентерий. У *Rhynchonelliformea* илеопариетальный мезентерий довольно узкий, в то время как у лингулиформных и кранииформных брахиопод илеопариетальный мезентерий более широкий и имеет сложную конфигурацию. Это связано с тем, что у *Linguliformea* на илеопариетальном мезентерии располагается сеть половых сосудов. В гипотезах по формированию плана строения брахиопод латеральные мезентерии рассматриваются как гомологи диссепиментов метамерного предка *Bilateria* (см. гл. 19).

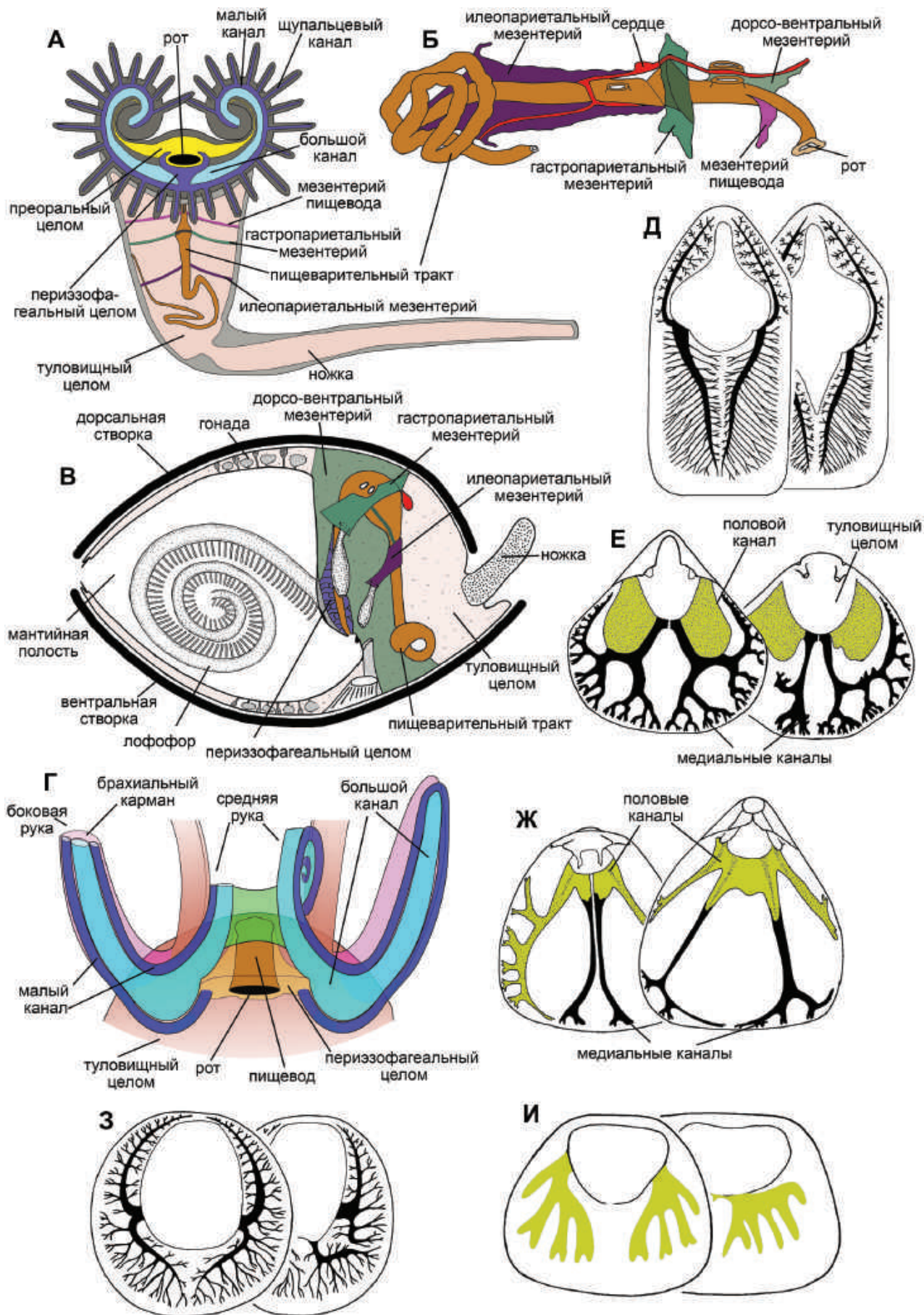
В онтогенезе брахиопод закладка преорального целома лингулид не прослежена. Целомическая выстилка протоцеля лингулид содержит мышечные клетки, которые формируют кольцевую мускулатуру пищевода и мускулатуру брахиальной складки. Целом лофофора брахиопод формируется из единого целомического зачатка (см. гл. 18). На шизоцефальной стадии развития лофофора из общего целомического зачатка формируется перизофагеальный целом, малые и большие каналы.

При этом большие целомические каналы, замкнутые с обоих концов, выполняют функцию гидроскелета, что необходимо для поддержки лофофора с длинной брахиальной осью. Целомический эпителий малых каналов, щупальцевых каналов и перизофагеального целома образует стенки кровеносных сосудов, которые выполняют транспортную функцию. Кроме того, целомический эпителий малого канала формирует брахиальную мышцу, которая наиболее развита у беззамковых брахиопод и является поддерживающей структурой лофофора. Редукция брахиальной мышцы у ринхонеллиформных брахиопод, вероятно, связана с развитием скелета лофофора. У теребратулид туловищный целом образует два выпячивания, т.н. брахиальные карманы, которые тянутся вдоль боковых рук плектолофного лофофора (рис. 11Ж, 21Г). Брахиальные карманы содержат дивертикулы пищеварительной железы, что позволяет более рационально использовать пространство мантийной полости. Расположение гонад в целомических каналах мантии ринхонеллиформных и кранииформных брахиопод также можно рассматривать как эволюционное приспособление к ограниченному объему мантийной полости.

Несмотря на наличие наружного скелета, образованного двумя створками раковины, брахиоподы сохранили обширный целом, поскольку он выполняет функцию гидростатической поддержки лофофора и участвует в открывании створок раковины у лингулиформных и кранииформных брахиопод (см. гл. 11).

Тонкое строение целомической выстилки. Целомический эпителий брахиопод образован двумя типами клеток — перитонеальными и эпителиально-мышечными. Перитонеальные клетки несут по одной ресничке и могут образовывать более или менее длинные отростки по периферии. Цитоплазма клеток содержит развитый гранулярный эндоплазматический ретикулум и включения, такие как липидные капли, электронно-плотные гранулы и розетки гликогена. Эпителиально-мышечные клетки также несут по одной ресничке и состоят из апикальной части, содержащей ядро и многочисленные митохондрии, и сократимого отростка, который крепится к базальной пластинке сериями гемидесмосом.

Рис. 21. Анатомия целомической системы брахиопод. **А** — схема строения целомической системы лингулид, вид с брюшной стороны (по Temereva, 2017, с изменениями); **Б** — схема расположения латеральных мезентериев лингулид, вид сбоку (по Hancock, 1858, с изменениями); **В** — схема строения целомической системы ринхонеллид, вид сбоку; **Г** — схема организации целомической системы лофофора теребратулид (по: Ратновская, Кузьмина, 2021, с изменениями); **Д** — схема расположения мантийных целомических каналов лингулид; **Е** — схема расположения мантийных целомических каналов ринхонеллид; **Ж** — схема расположения мантийных целомических каналов теребратулид; **З** — схема расположения мантийных целомических каналов дисциплид; **И** — схема расположения мантийных целомических каналов краниид. **Д–И** — по Williams et al., 1997, с изменениями.



Целомический эпителий формирует мускулатуру стенки тела (рис. 6А), кишечной трубки (рис. 23), лофофора (рис. 22Г) и его щупалец (рис. 22В), мантии, стенок сосудов (рис. 25), а также ножки у лингулиформных брахиопод (рис. 8Б). В базальной части целомического эпителия могут встречаться отростки нервных клеток — перитонеальные нейриты (рис. 17Д–Е, 22В).

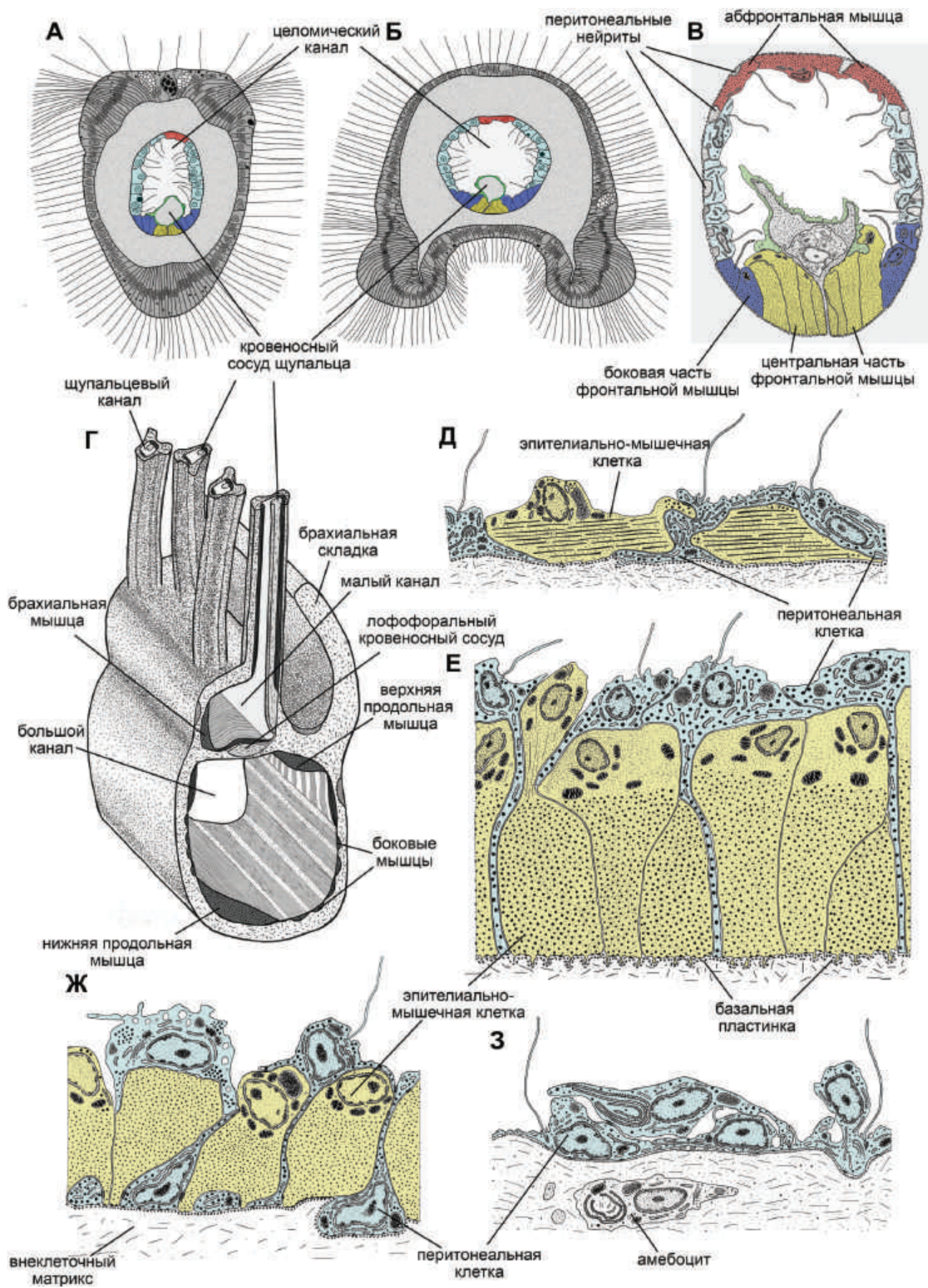
Интересно, что в разных органах одного вида брахиопод можно обнаружить последовательные этапы усложнения целомического эпителия, которые встречаются в разных группах Bilateria (рис. 22):

- 1) Миоэпителий, который полностью состоит из эпителиально-мышечных клеток, образует мускулатуру щупалец (рис. 22А–В), стенку кровеносных сосудов (рис. 25Б) и стенку тела брахиопод (рис. 6А–Б). У всех щупалец брахиопод имеется фронтальная и абфронтальная мышцы, которые образованы миоэпителием (рис. 22А–Б). Фронтальная мышца тянется вдоль фронтальной стороны щупалец и, как правило, состоит из поперечнополосатой центральной части и двух гладких боковых частей (рис. 22В). Вдоль абфронтальной стороны щупалец тянется абфронтальная гладкая мышца. В каждом целомическом канале щупалец фронтальная и абфронтальная мышцы разделены перитонеальным эпителием, который расположен вдоль боковых сторон канала (рис. 22В). Наличие двух обособленных мышц позволяет более четко контролировать движение щупалец. Сокращение поперечнополосатой центральной части фронтальной мышцы щупалец приводит к их быстрому сгибанию в ответ на внешние раздражители. Сокращение гладких боковых частей фронтальной мышцы приводит к сгибанию щупалец, а сокращение гладкой абфронтальной мышцы — к их выпрямлению. Толстые миофиламенты гладко-мышечных клеток этих двух мышц содержат толстый парамиозиновый стержень, что позволяет держать щупальца согнутыми или выпрямленными долгое время во время фильтрации в зависимости от расположения щупалец и типа лофофора (рис. 13В–Е).
- 2) Следующий этап усложнения целомического эпителия связан с появлением перитонеальных клеток среди эпителиально-мышечных, таким образом формируется смешанный целотелий (рис. 22Д). Перитонеальные клетки участвуют

в питании эпителиально-мышечных клеток. Оба типа клеток связаны между собой адгезивными контактами. У лингулид смешанный эпителий образует большую часть выстилки большого и малого целомических каналов. У ринхонеллид смешанный эпителий формирует боковые мышцы большого канала лофофора, участок целотелия малого канала, расположенного над лофофоральным кровеносным сосудом, выстилку перизофагеального целома, а также целотелий, окружающий среднюю кишку и пищеварительную железу.

- 3) В псевдостратифицированном целотелии перитонеальные клетки формируют длинные отростки, покрывающие с апикальной стороны высокие эпителиально-мышечные клетки (рис. 22Е–Ж). Оба типа клеток крепятся к базальной пластинке гемидесмосомами, и связаны между собой адгезивными контактами. Однако здесь не наблюдается настоящая стратификация целотелия, и в некоторых участках эпителиально-мышечные клетки выходят на поверхность и контактируют с полостью канала. Такое строение имеет продольная брахиальная мышца малого канала лофофора (рис. 22Ж), а также мощные верхняя и нижняя продольные мышцы большого канала лофофора ринхонеллид (рис. 22Г, Е). Псевдостратифицированный целотелий также формирует мускулатуру ножек *Linguliformea*.
 - 4) Стратифицированный целотелий, где перитонеальные клетки полностью покрывают апикальные поверхности мышечных клеток, был описан в продольных мышцах большого канала лингулид. Формирование мускулатуры путем стратификации целомического эпителия широко известно для аннелид.
- Важно отметить, что у лингулиформных брахиопод брахиальная мышца сильно развита, и у некоторых представителей, например, у дисциплид, может заполнять собой всю полость малого канала. Развитая мускулатура большого канала регулирует гидростатическое давление целомической жидкости на его стенки. Появление скелетной поддержки лофофора у ринхонеллиформных брахиопод привело к постепенной редукции мышц лофофора, это касается и брахиальной мышцы в малом канале, и продольных

Рис. 22. Тонкое строение целомического эпителия лофофора. **А** — схема поперечного среза через внутреннее щупальце теребратулид; **Б** — схема поперечного среза через наружное щупальце теребратулид; **В** — схема поперечного среза через щупальцевый канал ринхонеллид; **Г** — схема организации целома лофофора ринхонеллид; **Д** — смешанный целотелий (боковая мышца большого канала ринхонеллид); **Е** — псевдостратифицированный целотелий (нижняя продольная мышца большого канала ринхонеллид); **Ж** — псевдостратифицированный целотелий (брахиальная мышца ринхонеллид); **З** — перитонеум (участок целотелия малого канала ринхонеллид). **А–Б** — по Kuzmina, Temereva, 2021б, с изменениями, **В–З** — по Kuzmina et al., 2018, с изменениями.



мышц большого канала. Так, у ринхонеллид с короткими крурами, основную роль в поддержке лофофора играют заполненные жидкостью большие каналы лофофора с развитыми продольными мышцами, в то время как у теребратулид появление развитой скелетной поддержки (петли) и известковых спикул в соединительнотканном матриксе лофофора привело к редукции мускулатуры большого канала.

- 5) В стенке тела, в мантии и в целомической обкладке всех отделов пищеварительного тракта брахиопод также происходит разрастание мышечной ткани. Однако этот процесс происходит не за счет стратификации, как в мышцах лофофора, а за счет погружения эпителиально-мышечных клеток во внеклеточный матрикс. Таким образом, формируются целомические каналы, просвет которых полностью заполнен мышечными клетками (рис. 6А, 23Б, Г–Д). Такие каналы окружены базальной пластинкой, к которой мышечные клетки крепятся сериями гемидесмосом. Наиболее сложно устроена система целомических каналов перизофагеального целома ринхонеллид, у которых они погружены во внеклеточный матрикс, окружающий пищевод (рис. 23А–Б). Целомические каналы, расположенные ближе к поверхности, выстланы подоцитоподобными клетками (см. гл. 15), более глубокие каналы содержат мышечные клетки, формирующие продольную мускулатуру, а каналы, расположенные ближе к эпителию пищевода, заполнены мышечными клетками, формирующими кольцевую мускула-

туру пищевода. У дисцинид, лингулид и краниид перизофагеальный целом окружает пищевод только с задней стороны, а между пищеводом и передней стенкой тела располагается утолщенный слой внеклеточного матрикса. Перизофагеальный целом краниид и дисцинид образует дивертикулы, заполненные мышечными клетками и содержащие кровеносные сосуды, которые заходят во внеклеточный матрикс и окружают пищевод со стороны передней стенки тела. Таким образом, перизофагеальный целом краниид и дисцинид формирует кольцевую мускулатуру пищевода. Тонкое строение перизофагеального целома лингулид неизвестно. Формирование мускулатуры путем погружения во внеклеточный матрикс целомических каналов, заполненных мышечными клетками, также описано у иглокожих.

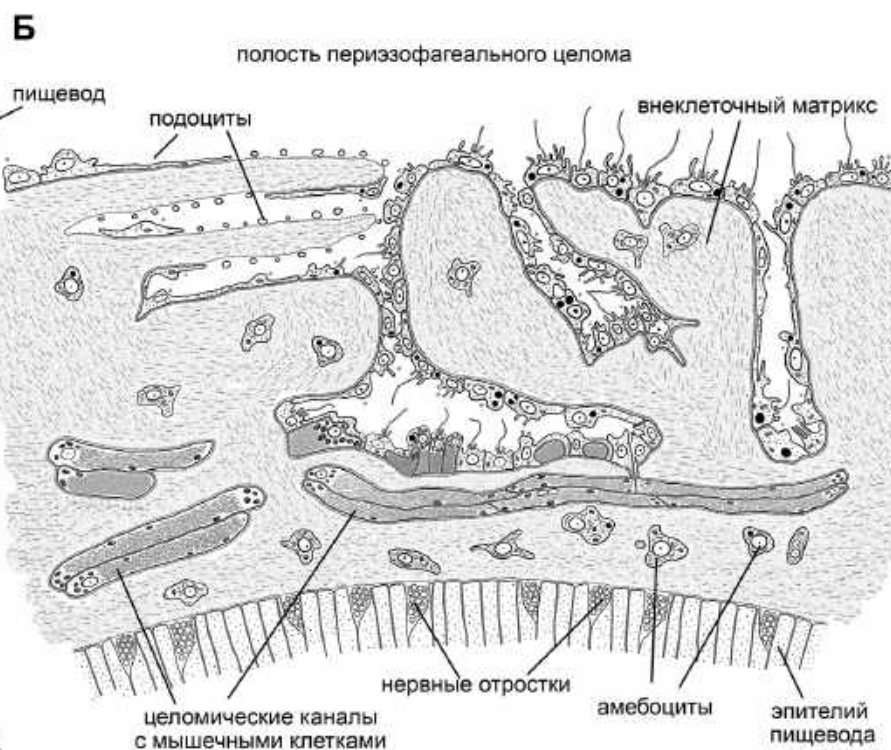
- 6) Целотелий, состоящий только из перитонеальных неммышечных клеток (рис. 22-3), описан в боковых стенках щупальцевого канала, в стенке перегородки между большим и малым каналами лофофора, в мезентериях туловищного целома, а также в целомической обкладке желудка ринхонеллид.

В полости тела брахиопод встречаются клетки — целомоциты, которые содержат разнообразные включения. Целомоциты играют активную роль в гонадах, где они могут участвовать в питании клеток во время гаметогенеза, а также в переработке ненужных половых продуктов. В туловищном целоме целомоциты накапливают продукты обмена и выносятся во внешнюю среду через воронки метанефридиев.

Рис. 23. Целомическая обкладка пищеварительного тракта ринхонеллид. **А** — сагиттальный срез через перизофагеальный целом (сканирующая электронная микроскопия); **Б** — схема поперечного среза через внеклеточный матрикс, окружающий пищевод; **В** — схема поперечного среза через целомическую обкладку пищеварительной железы; **Г** — схема поперечного среза через целомическую обкладку желудка; **Д** — схема поперечного среза через целомическую обкладку средней кишки. **А–Б** — по Kuzmina, Malakhov, 2011, с изменениями; **В–Д** — по: Кузьмина, 2006, с изменениями.

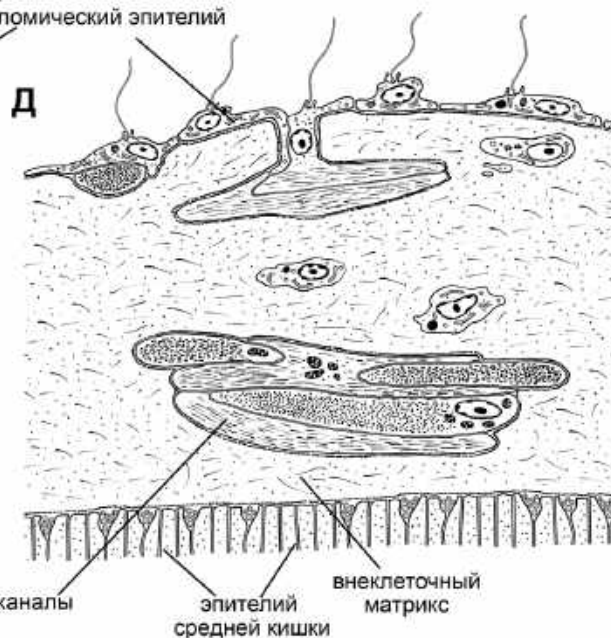
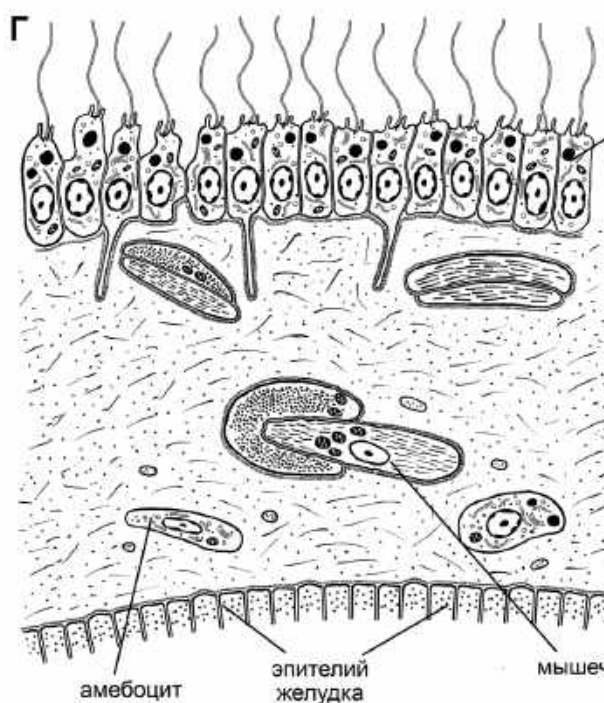


дивертикулы перифарингеального целома во внеклеточный матрикс передней стенки тела



перегородки перифарингеального целома

перифарингеальный целом



15. Кровеносная система

Анатомия кровеносной системы. Организация кровеносной системы наиболее подробно изучена у ринхонеллид на примере *Hemithiris psittacea*. Центральным элементом кровеносной системы является основное сердце, которое расположено на дорсальной стороне желудка за гастропариетальным мезентерием (рис. 24). Основное сердце является выростом дорсального сосуда и разделяет его на переднюю и заднюю части.

Передний дорсальный сосуд тянется внутри дорсального мезентерия. Сначала он проходит вдоль желудка, где дает две пары эпигастрических сосудов, которые идут к протокам пищеварительной железы и сообщаются с окологлоточным кровеносным плексусом (рис. 24А–Б). В области начала пищевода передний дорсальный сосуд дает начало сосудам, формирующим периззофагеальный кровеносный плексус, который располагается в перегородках периззофагеального целома и сообщается кровеносным плексусом вокруг пищевода. В околоротовой области передний дорсальный сосуд разделяется на два лофофоральных сосуда, которые тянутся вдоль малых каналов лофофора и слепо замыкаются на концах брахиальной оси. От лофофоральных сосудов отходят щупальцевые кровеносные сосуды, которые тянутся вдоль щупальцевых целомических каналов и слепо замыкаются на их концах (рис. 22Г). Кровеносные сосуды оральных щупалец связаны с сосудами периззофагеального кровеносного плексуса.

Задний дорсальный сосуд отходит от основного сердца и делится на два латеральных сосуда, каждый из которых, в свою очередь, раздваивается, так что образуется пара дорсо-латеральных и пара вентро-латеральных сосудов (рис. 24). Дорсо-латеральные сосуды идут вдоль боковых сторон желудка, переходят в левую и правую части гастропариетального мезентерия, проходят вдоль воронок передних метанефридиев и образуют сеть половых сосудов в дорсальной мантии (рис. 24А, В). Вентро-латеральные сосуды впадают в левую и правую части илеопариетального мезентерия, проходят вдоль воронок задних метанефридиев и дают начало сети половых сосудов в вентральной мантии. Мантийные сосуды заканчиваются слепо на периферии гонад. Поперечный сосуд соединяет левый и правый вентро-латеральные сосуды и располагается на дорсальной стороне кишечника (рис. 24А, В). На дорсо-латеральных и вентро-латеральных сосудах расположены дополнительные сердца. При этом на каждом из них может располагаться около 6–7 дополни-

тельных сердец, часть из них расположена перед метанефридием, а часть — на половых сосудах. Число и расположение дополнительных сердец варьирует у разных особей. Основное и дополнительные сердца имеют форму ампул с узким отверстием, которое соединяет полость сердца с сосудом (рис. 26А, В–Г).

Таким образом, у брахиопод отсутствует вентральный кровеносный сосуд, развитый у всех остальных представителей билатерально симметричных животных с развитой кровеносной системой. Редукция вентрального кровеносного сосуда, вероятно, связана с формированием плана тела брахиопод путем складывания предка на вентральную сторону и, соответственно, уменьшения вентральной стороны тела (см. гл. 19).

Тонкое строение кровеносных сосудов. Можно выделить 6 типов кровеносных сосудов у брахиопод.

1) Сосуды мезентериев. Стенка сосуда состоит из двух клеточных слоев (рис. 25Б). Наружный слой образован целомическим миоэпителием, который подстлан базальной пластинкой. Внутренний слой образован амебоцитами, которые расположены близко друг к другу, но не формируют настоящего эпителия, поскольку между ними отсутствуют клеточные контакты. Амебоциты содержат разнообразные включения и формируют отростки. Между амебоцитами и целомием расположен тонкий слой внеклеточного матрикса, содержащий коллагеновые волокна. Такое строение имеют сосуды туловищного целома, которые проходят внутри мезентериев: дорсальный сосуд тянется внутри дорсо-вентрального мезентерия (рис. 25А), дорсо-латеральные сосуды расположены в гастропариетальном мезентерии, а вентро-латеральные — в илеопариетальном мезентерии. Сходное строение имеет стенка лофофорального сосуда, который проходит в малом канале лофофора (рис. 25В–Д).

2) Стенка как основного, так и дополнительных сердец также состоит из двух клеточных слоев. Однако наружный целомический миоэпителий образован очень крупными клетками с длинными базальными отростками; эти клетки по своему строению напоминают подоциты. В дополнительных сердцах эпителиально-мышечные клетки наружного слоя моноцилиарные, содержат множество митохондрий, а также электронно-плотные включения (рис. 26Б). Адгезивные контакты связывают клетки не в апикальной части, а в средней. Базальные тела ресничек расположены в глубо-

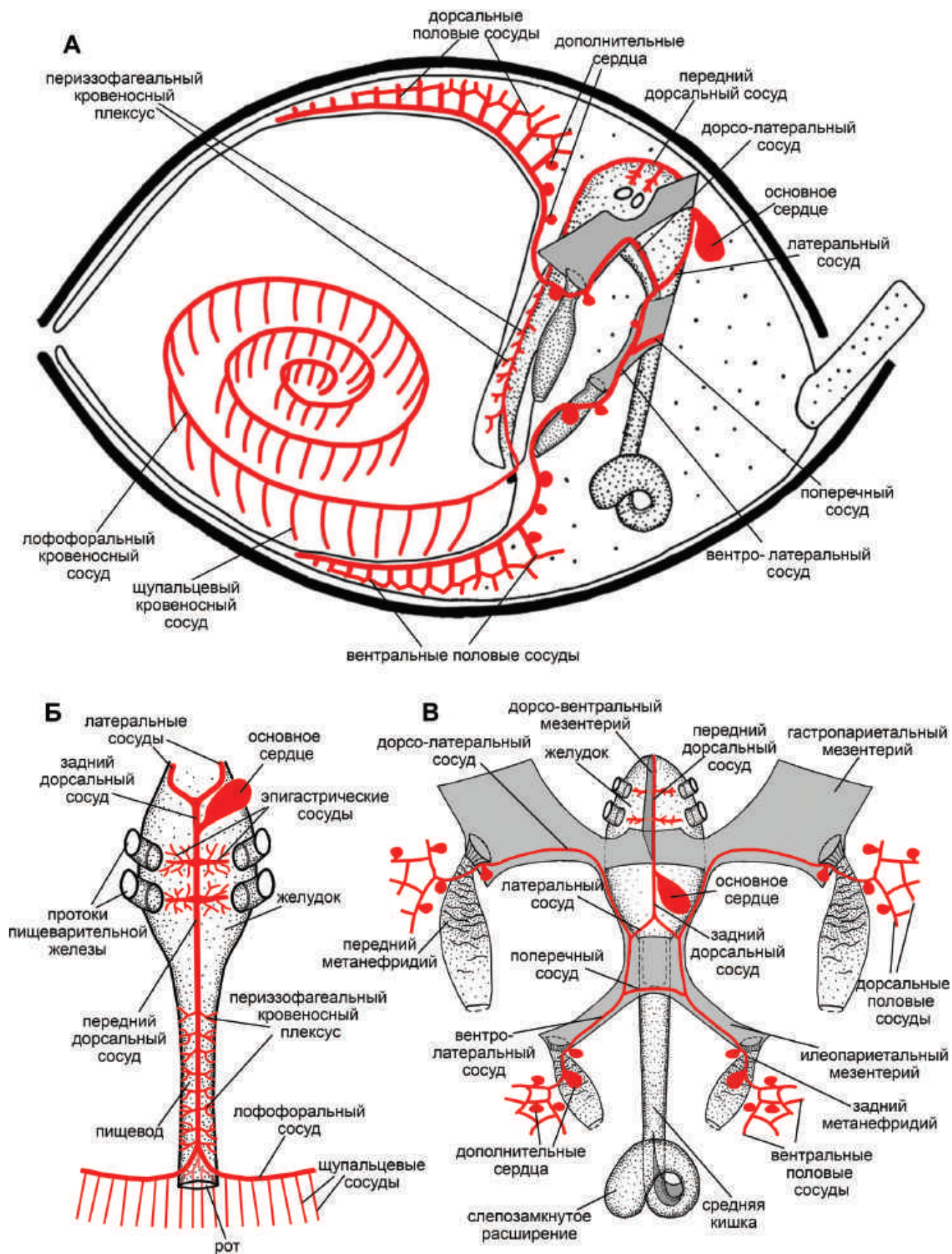


Рис. 24. Анатомия кровеносной системы ринхонеллид (по Kuzmina et al., 2024, с изменениями). **А** — вид сбоку; **Б** — вид спереди; **В** — вид с дорсальной стороны.

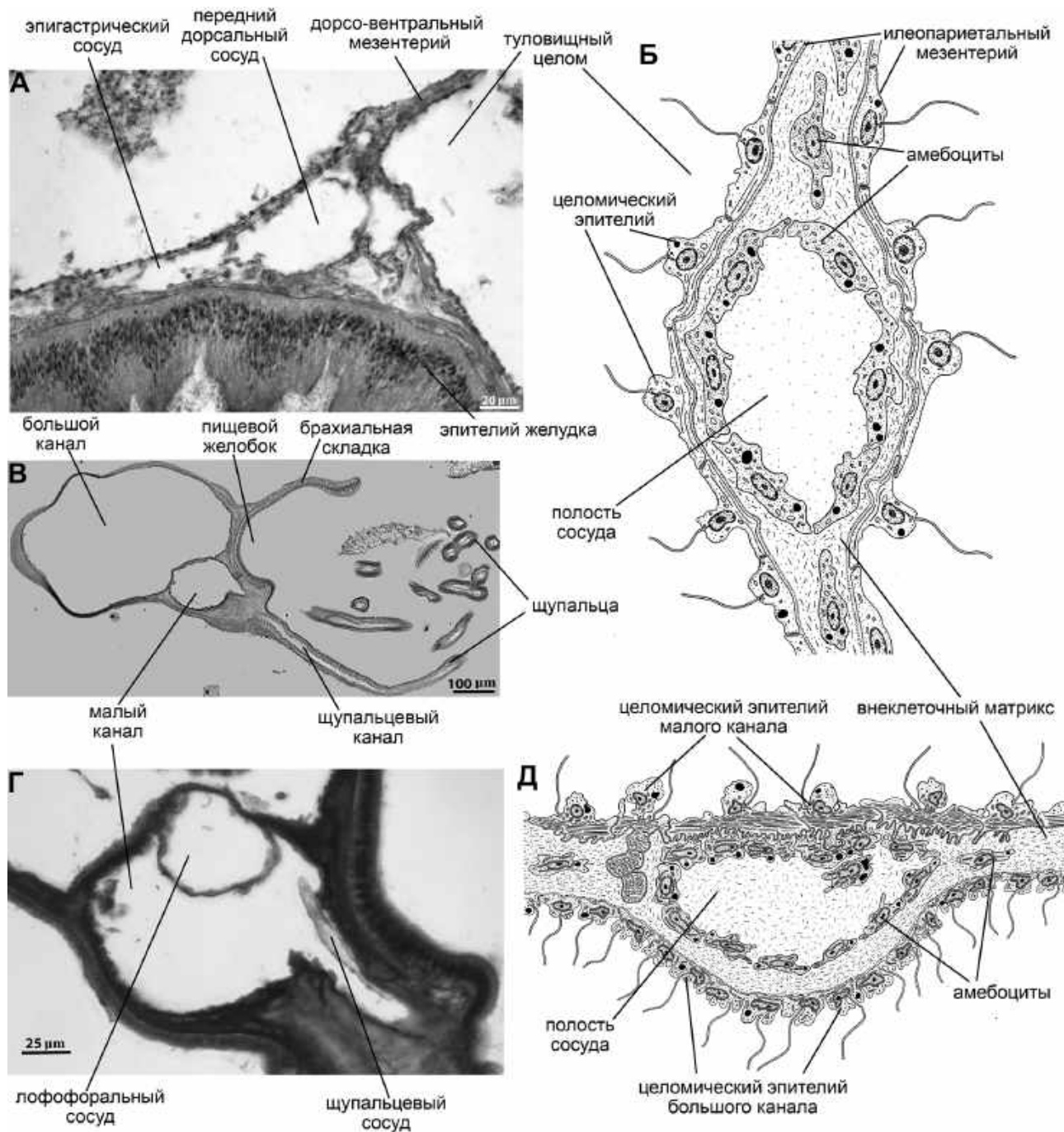


Рис. 25. Тонкое строение кровеносных сосудов ринхонеллид. **А** — поперечный срез через передний дорсальный сосуд на желудке (световая микроскопия); **Б** — схема строения вентро-латерального сосуда; **В** — поперечный срез через руку спиролофного лофофора (световая микроскопия); **Г** — поперечный срез через малый канал лофофора (световая микроскопия); **Д** — схема поперечного среза через лофофоральный кровеносный сосуд (по Kuzmina et al., 2018, с изменениями). **А–В** — по Kuzmina et al., 2024, с изменениями.

ких карманах. Базальные мышечные отростки, формирующие гладкую мускулатуру, ветвятся и образуют мышечную сеть в стенке сердца. Кроме того, от мышечных отростков отходят тонкие отростки, которые интердигитируют с соседними тонкими отростками и напоминают «ножки» подоцитов других животных. Все отростки окружены базальной пластинкой. За миоэпителием располагается тонкий слой внеклеточного матрикса. Изнутри сердце выстлано амебоцитами, которые, как и в мезентериальных сосудах, не формируют настоящего эпителия. Основное сердце более крупное, наружный слой представлен смешанным целотелием и состоит из крупных подоцитоподобных клеток, имеющих сходное строение с клетками наружного слоя стенки дополнительного сердца, и перитонеальных питающих клеток, заполненных гранулярным эндоплазматическим ретикуломом и многочисленными гранулами гликогена (рис. 26Д–Е).

Во время систолы стенка как основного, так и дополнительных сердец сильно сжимается, при этом клетки целотелия и амебоциты плотно прилегают друг к другу (рис. 26Д). Во время диастолы стенка сердец сильно растягивается, клетки расходятся: между мышечными отростками и ножками подоцитоподобных клеток с наружной стороны и между амебоцитами с внутренней стороны появляются промежутки, которые содержат только тонкий слой внеклеточного матрикса и базальную пластинку (рис. 26Е). Было предположено, что в таких промежутках во время диастолы происходит ультрафильтрация жидкости из полости сердца в целомическую полость.

3) Стенка щупальцевого сосуда состоит из уплощенных эпителиально-мышечных клеток целотелия, внутренняя выстилка полностью отсутствует (рис. 22В). Щупальцевые сосуды слепо замкнуты на дистальных концах, тянутся вдоль щупальцевых целомических каналов и впадают в лофофоральный сосуд.

4) Стенка перизофагеального кровеносного плексуса образована смешанным целотелием, а в некоторых участках уплощенными перитонеальными клетками, напоминающими подоциты, которые формируют длинные отростки, распластанные по базальной пластинке (рис. 23Б). Внутренняя выстилка отсутствует. Данный отдел кровеносной системы расположен в перегородках перизофагеального целома, а также во внеклеточном матриксе, окружающем пищевод. Было предположено, что в перизофагеальном целоме может происходить ультрафильтрация жидкости из полости плексуса в целомическую полость.

5) Стенка кишечного плексуса со стороны туловищного целома образована целомическим эпителием, который, как правило, представлен смешанным эпителием, а с другой стороны — базальной пластинкой кишечного эпителия.

6) Половые сосуды расположены в мантийных целомических каналах у кранииформных и ринхонеллиформных брахиопод и в илеопариетальных мезентериях у *Linguliformea*. Изучена ультраструктура стенки половых сосудов ринхонеллид и теребратулид; стенку сосуда формирует видоизмененный перитонеальный целомический эпителий, клетки которого дают начало половым клеткам (рис. 29Б). Многочисленные амебоциты встречаются в полости половых сосудов, но внутренней выстилки не образуют.

Клетки крови брахиопод. Можно выделить два типа клеток крови брахиопод: эритроциты и амебоциты. Эритроциты описаны только у лингулид. Это крупные сферические или двояковогнутые клетки с однородной цитоплазмой и темным ядром неправильной формы. В эритроцитах лингулид был описан гемизэритрин. Амебоциты встречаются в крови, а также во внеклеточном матриксе стенки тела, пищеварительной системы, мантии, лофофора, мезентериев у всех групп брахиопод. Амебоциты формируют внутреннюю выстилку кровеносных сосудов, однако настоящего эндотелия не образуют (рис. 25, 26). Эти клетки могут содержать гранулы различной электронной плотности. Было предположено, что они играют важную роль в иммунных реакциях, расщеплении, переработке и транспорте питательных веществ.

Кровообращение у брахиопод. В кровеносной системе брахиопод можно выделить две части — переднюю и заднюю. Сосуды передней части снабжают кровью лофофор и окружены плотным внеклеточным матриксом, который расположен в узких целомических каналах. Поэтому сосуды лофофоральной части не способны существенно изменять диаметр просвета. В задней части кровеносной системы сосуды располагаются в обширных туловищном и мантийных целомах и не имеют плотной оболочки. Поэтому эти сосуды более растяжимы и могут значительно изменять диаметр просвета. Кроме того, в задней части кровеносной системы располагается группа дополнительных сердец, которые могут выполнять функцию депо крови. Функциональные эксперименты показали, что систолу основного сердца можно разделить на первую медленную и вторую быструю фазу. Циркуляцию крови, а точнее колебательные перемещения объемов крови, в сосудистой системе брахиопод можно разделить на три последовательных этапа: ток крови в передний дорсальный сосуд, ток крови в задний дор-

сальный сосуд и ретроградный ток крови из обоих отделов сосудистой системы с заполнением основного сердца (рис. 27).

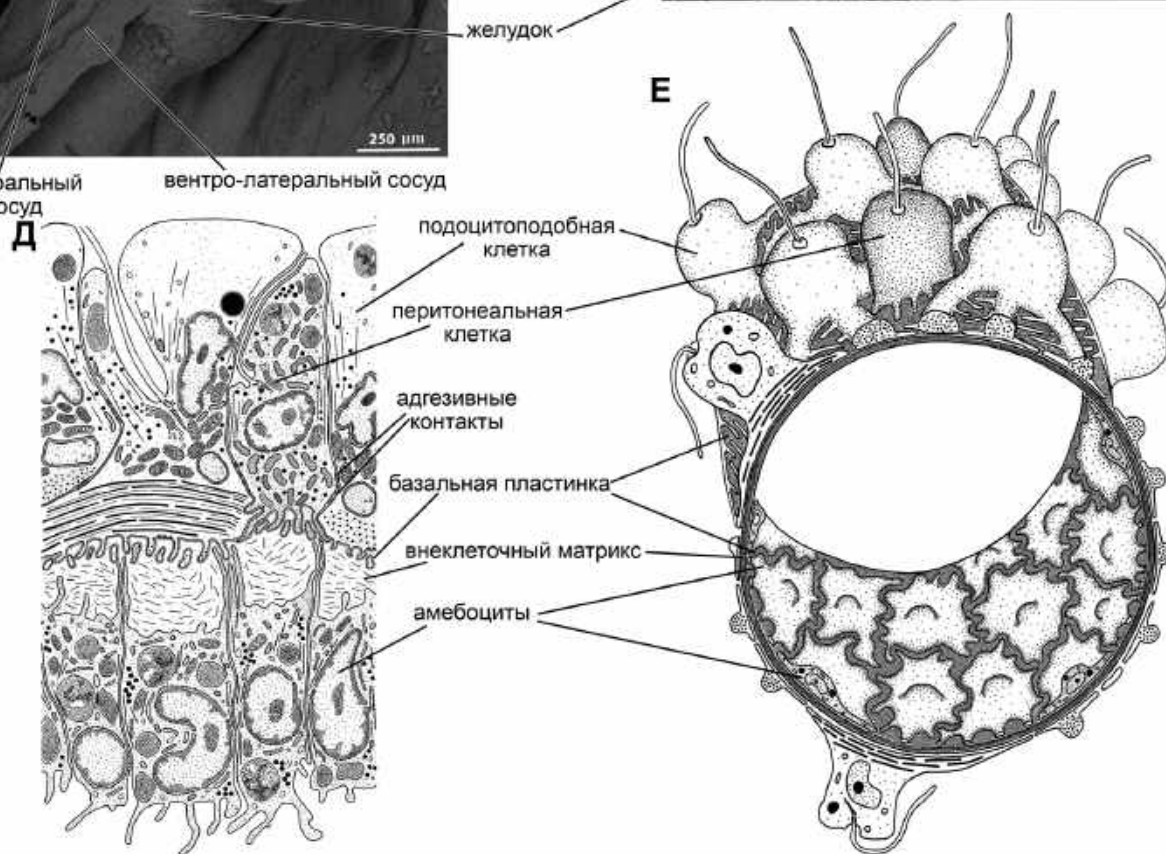
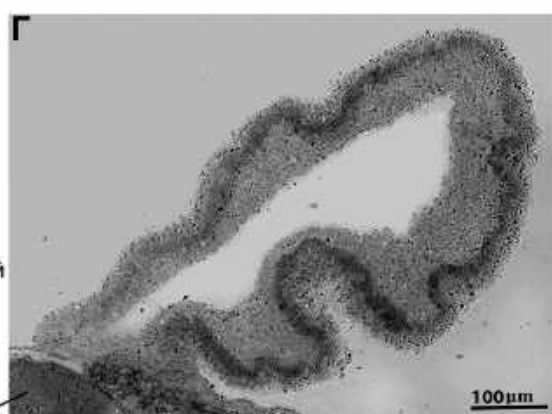
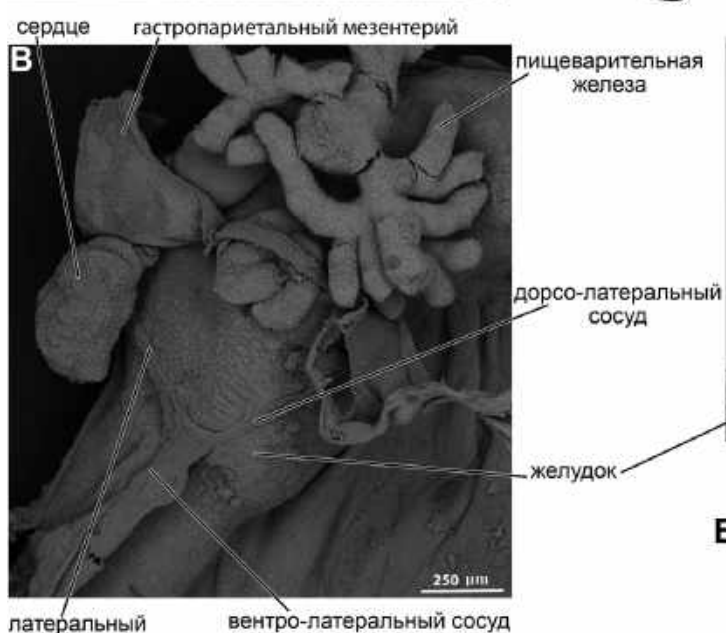
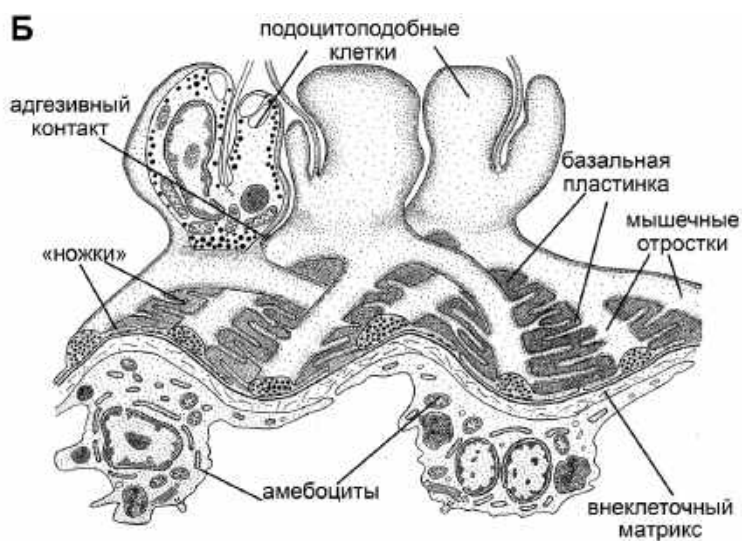
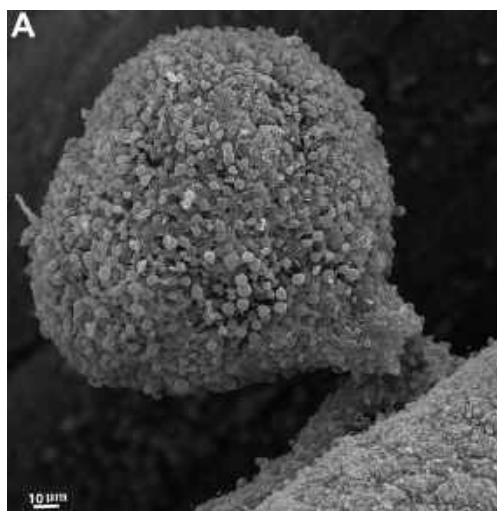
1) Ток крови в передний дорсальный сосуд происходит во время первой фазы систолы основного сердца. Ампулярное строение основного сердца, направленного назад, позволяет предположить, что в первой фазе систолы кровь преимущественно поступает в передний дорсальный сосуд (рис. 27А). Так как сосуды передней лофофоральной части кровеносной системы расположены в узких целомических каналах с плотной оболочкой, даже небольшое увеличение объема крови в лофофоральных сосудах приводит к значительному повышению давления в них. Повышение давления в свою очередь облегчает проникновение жидкости в узкие удлиненные сосуды щупалец. Высокое сопротивление лофофоральных сосудов способствует формированию в них распространяющейся пульсовой волны, которая способствует «взбалтыванию», «перемешиванию» крови в слепо замкнутых сосудах щупалец.

2) Ток крови в задний дорсальный сосуд происходит во время второй фазы систолы основного сердца, которая длительнее первой (рис. 27Б). Приток крови в заднюю часть кровеносной системы, по-видимому, совершается после того, как передняя часть кровеносной системы заполняется, и давление в ней повышается. Поскольку сеть кровеносных сосудов гонад расположена в целомической полости большого объема и не имеет развитой мышечной стенки или плотной оболочки, увеличение притока крови во время систолы главного сердца не приводит к заметному повышению давления в сети половых сосудов. Кроме того, дополнительные сердца, сосредоточенные исключительно в задней части кровеносной системы, могут выполнять роль депо, принимая часть объема крови, изгоняемой во время второй фазы систолы основного сердца. Важно, что основное и дополнительные сердца работают в противофазе: во время второй фазы систолы основного сердца дополнительные сердца находятся в диастоле. Сокращение дополнительных сердец может способствовать циркуляции крови в анастомозирующих сосудах гонад.

3) Наполнение основного сердца происходит во время его диастолы. Фаза диастолы почти в десять раз длиннее систолы, увеличение объема сердца происходит медленно, а скорость смещения сердечной стенки одинакова на протяжении всей фазы наполнения. Это позволяет предположить, что наполнение основной части сердца происходит преимущественно за счет активного притока жидкости из периферических отделов кровеносной системы, а не за счет эластических свойств сердечной стенки. Большая часть крови к сердцу, вероятно, поступает из задней части кровеносной системы через задний дорсальный сосуд (рис. 27В). Этому способствуют ритмичные сокращения многочисленных дополнительных сердец в задней части кровеносной системы. Сигналом к сокращению дополнительных сердец может служить растяжение их стенок. Во время диастолы кровь поступает в сердце также и из передней части кровеносной системы, то есть из переднего дорсального сосуда (рис. 27В). Пульсовая волна, характерная для этого отдела, вероятно, приводит к синхронному или перистальтическому сокращению мышечного слоя стенки сосуда в ответ на его механическое растяжение. Сокращение мышечного слоя стенки сосуда, в свою очередь, приводит к ретроградному (обратному) току жидкости из «лофофоральной» части кровеносной системы. Важно отметить, что отсутствие дополнительных сердец в передней части, вероятно, связано с тем, что отток в них возможен за счет перистальтической волны сокращения мышечного слоя.

Появление своеобразной кровеносной системы у брахиопод можно объяснить двумя причинами. Первая — редукция вентральной стороны тела (см. гл. 19) и, соответственно, редукция вентральных кровеносных сосудов. Это привело к тому, что у брахиопод отсутствует собственно циркуляция крови, т.е. однонаправленное круговое движение, как в системах кровообращения большинства беспозвоночных, где кровь течет по дорсальному сосуду вперед, а по вентральному назад. Вторая причина необычной кровеносной системы брахиопод — развитие крупного лофофора с крайне протяженными кровеносными сосудами. В такой ситуации не может возникнуть трубчатое сердце, которое представляет собой симметричное круго-

Рис. 26. Строение сердца ринхонеллид. **А** — дополнительное сердце (сканирующая электронная микроскопия; по Kuzmina et al., 2024, с изменениями); **Б** — схема строения стенки дополнительного сердца (по Kuzmina, Malakhov, 2015, с изменениями); **В** — желудок с основным сердцем, вид сбоку (сканирующая электронная микроскопия; по Kuzmina et al., 2024, с изменениями); **Г** — фронтальный полутонкий срез через основное сердце (световая микроскопия); **Д** — схема строения стенки основного сердца во время систолы (по Kuzmina et al., 2016, с изменениями); **Е** — схема строения основного сердца во время диастолы (по Kuzmina et al., 2016, с изменениями).



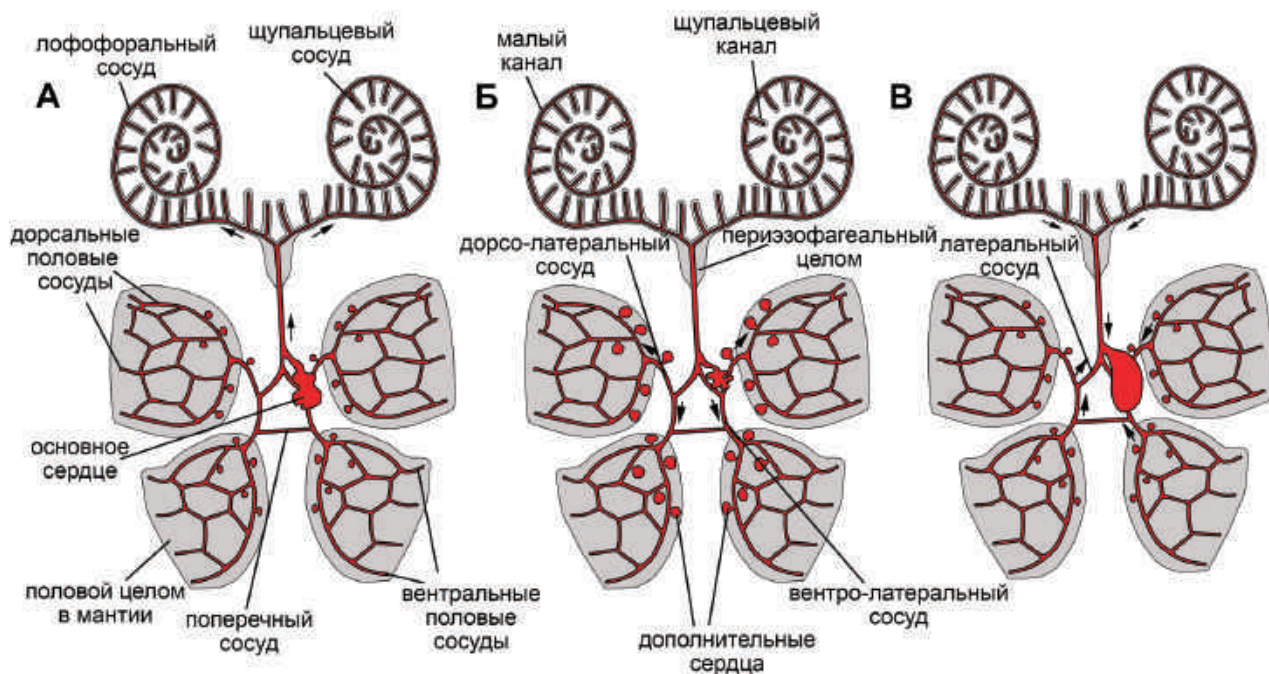


Рис. 27. Схема кровообращения у ринхонеллид (по Kuzmina et al., 2024, с изменениями). **А** — ток крови в передний дорсальный сосуд во время первой фазы систолы основного сердца; **Б** — ток крови в задний дорсальный сосуд во время второй фазы систолы основного сердца; **В** — заполнение основного сердца во время его диастолы.

вое расширение мышечной стенки дорсального сосуда. У брахиопод возникает другой тип сердца — ампулярное. В этом случае сердце работает не только как пропульсаторный орган, но и в первую очередь как депо крови. При этом кровь движется в сосудах в двух направлениях в колебательном режиме. Ампулярными являются и небольшие дополнительные сердца в задней части кровеносной системы. Обширный лофофор с его длинными тонкими сосудами способствует локализации наиболее крупного главного ампулярного сердца на дорсальном сосуде вблизи его разветвления на лофофоральные сосуды. Наличие

ампулярного основного сердца, вероятно, является эволюционной инновацией для брахиопод, имеющих наиболее сложный лофофор среди лофофорат. Кроме того, ампулярное строение сердца и удлиненная диастола основного сердца способствуют процессу ультрафильтрации через базальную пластинку между ножками подоцитоподобных клеток.

На основании функциональных критериев и в соответствии с классическими представлениями кровеносную систему брахиопод можно считать замкнутой, поскольку она представлена сосудами, а не лакунами или синусами.

16. Выделительная система

У большинства брахиопод имеется одна пара метанефридиев, воронки которых открываются на илеопариетальном мезентерии. Лишь для представителей отряда Rhynchonellida описаны

две пары метанефридиев — передняя (или дорсальная) и задняя (или вентральная). Передние и задние метанефридии имеют сходное строение и различаются лишь размерами (передние мета-

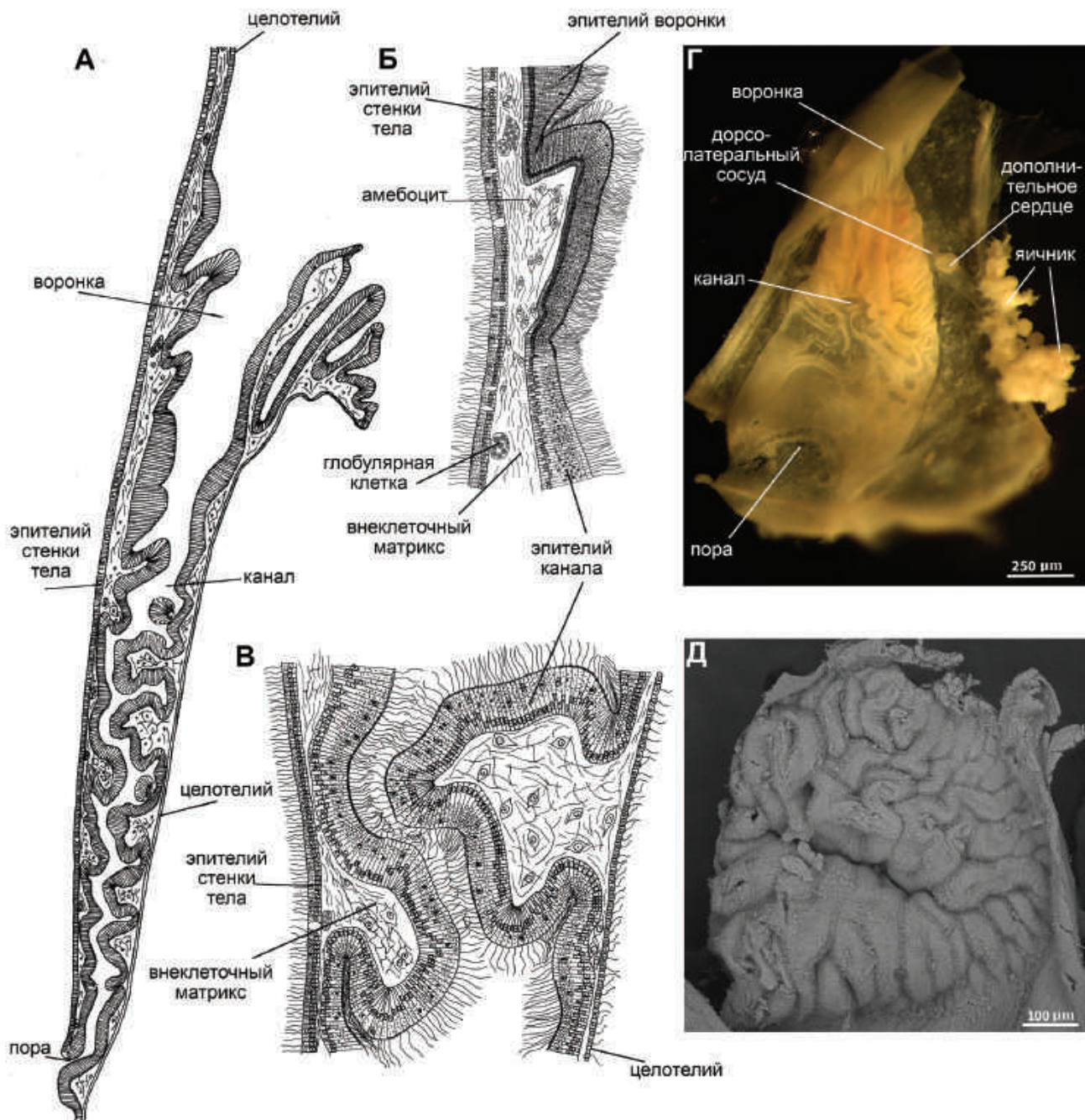


Рис. 28. Строение метанефридиев брахиопод. **А** — схема продольного среза через метанефридий; **Б** — схема продольного среза через стенку воронки дорсального метанефридия; **В** — схема продольного среза через канал метанефридия; **Г** — передний метанефридий *Hemithiris psittacea* (световая микроскопия; по Kuzmina et al., 2024, с изменениями); **Д** — воронка переднего метанефридия *Hemithiris psittacea* (Rhynchonellida) (сканирующая электронная микроскопия; ориг.). **А–В** — по: Кузьмина, 2006, с изменениями.

нефридии больше, чем задние). Каждый метанефридий состоит из двух отделов: воронки и канала (рис. 28). Воронки метанефридиев открываются в туловищный целом. Воронки передней пары расположены на гастропариетальном мезентерии там, где он соприкасается с боковыми стенками тела. Воронки задней пары располагаются на илеопариетальном мезентерии, также в области его контакта со стенкой тела. Поверхность воронки складчатая (рис. 28А–Б, Д). Канал метанефридия сплюснен с боков, примыкает к боковой стенке тела и заканчивается порой. Внутренний эпителий канала нефридия также образует многочисленные складки (рис. 28А, В–Г). Поры метанефридиев пронизывают стенку тела и открываются в мантийную полость симметрично с двух сторон ото рта.

Можно выделить три слоя в стенке метанефридия: наружный эпителий, внеклеточный матрикс и внутренний эпителий (рис. 28Б–В). Внутренний эпителий метанефридия образован высокими моноцилиарными клетками. Апикальная поверхность клеток несет микроворсинки. Клетки содержат крупные электронно-плотные гранулы, везикулы и вторичные лизосомы. Среди моноцилиарных клеток разбросаны железистые клетки. Клетки внутреннего эпителия воронки очень узкие и плотно прилегают друг к другу, за счет чего увеличивается частота расположения ресничек. Кроме того, у ряда видов брахиопод метанефридии окрашены за счет наличия в клетках внутреннего эпителия пигментных гранул, которые, вероятно, содержат продукты метаболизма.

Под базальной пластинкой внутреннего эпителия метанефридия располагается слой внеклеточного матрикса, который содержит коллагеновые волокна и два типа клеток: амебоциты и гло-

булярные клетки. Последние встречаются во внеклеточном матриксе лофофора, стенки тела и мантийных складок (см. гл. 7).

Наружный эпителий метанефридия с одной стороны образует эпителий стенки тела, а с другой стороны целомический эпителий туловищного целома. Таким образом, одна стенка метанефридия контактирует с мантийной полостью, а другая — с туловищным целомом (рис. 28А).

На роль метанефридиев в выделении указывает наличие подоцитоподобных клеток, которые формируют стенку основного и дополнительных сердец, расположенных в туловищном целоме. Базальная пластинка между отростками подоцитов формируют фильтр, через который происходит ультрафильтрация жидкости из кровеносного русла в полость тела. Таким образом, формируется первичная моча. Метанефридии выводят первичную мочу из полости тела в мантийную полость. В эпителии трубки метанефридия были обнаружены признаки эндоцитозной активности, было предположено, что в этих отделах происходят процессы реабсорбции. Кроме того, было показано, что через воронки метанефридиев происходит выброс крупных частиц и целомоцитов, заполненных экскреторными гранулами, во внешнюю среду. Метанефридии брахиопод также функционируют как гонодукты, они обеспечивают выделение половых продуктов в период размножения.

Данные по онтогенезу метанефридиев брахиопод показали, что внутренний эпителий воронки происходит от целомического эпителия зачатка туловищного целома, в то время как внутренний эпителий канала формируется путем впячивания наружного эпителия, и, таким образом, имеет эктодермальное происхождение.

17. Половая система

Большинство брахиопод — раздельнополые животные с невыраженным половым диморфизмом. Только микроморфные виды (брахиоподы с мелкой раковиной), представители отряда Thecidieda и некоторые представители отряда Terebratulida, перешли к гермафродитизму. Кроме того, есть данные, что некоторые особи раздельнополых видов лингулид могут содержать в одной гонаде, как женские, так и мужские половые клетки. Описано, что замковая брахиопода *Fallax dalliniformis* может менять пол.

Морфология гонад. Формирование половых клеток происходит в целом на стенках половых кровеносных сосудов. В некоторых литературных источниках стенку половых кровеносных сосудов называют генитальной ламеллой.

У Rhynchonelliformea и Craniiformea небольшая часть половой ткани располагается на сосудах, которые тянутся внутри латеральных мезентериев, однако большая часть гонад расположена в мантийных целомических каналах. У большинства ринхонеллиформных брахиопод две пары гонад: дорсальная пара расположена в дорсальных целомических каналах мантии, а вентральная — в вентральных. Было выделено четыре типа гонад ринхонеллиформных брахиопод: L-образные, древовидные, сетчатые и овальные. Наиболее широко распространены древовидные и сетчатые гонады. Сетчатые гонады расположены в расширенных мантийных целомических каналах на сети кровеносных сосудов (рис. 29А–Б). В центре каждой ячейки сети расположен соединительнотканый пучок. У ринхонеллид каждый пучок состоит из ножки, которая прикрепляется к внутреннему эпителию мантии, и расширенной части, которая прикрепляется к наружному эпителию мантии (рис. 29Б–В). Расширенная часть заполнена крупными клетками с развитым гранулярным ЭПР и разнообразными включениями, а стенка ножки образована эпителиально-мышечными клетками. Было предположено, что у ринхонеллид соединительнотканые пучки выполняют двойную функцию: в расширенной части формируются питающие клетки, необходимые для развития половых клеток, а сокращение ножки облегчает выброс половых продуктов из мантийного канала в туловищный целом во время нереста. У теребратулид в сетчатых гонадах соединительнотканые пучки не содержат клеток с включениями и, вероятно, служат опорными структурами в гонадах. Древовидные гонады расположены в системе мантийных каналов, которые дихотомически ветвятся к краю мантии (рис. 21Ж, 29Г). Внутри каждого

канала тянется по одному кровеносному сосуду, на стенках которого формируются половые клетки. У кранииформных брахиопод две пары гонад в мантии, которые напоминают древовидные гонады ринхонеллиформных брахиопод (рис. 21И). У лингулиформных брахиопод одна пара гонад, которая расположена в туловищном целоме на сети кровеносных сосудов илеопариетального мезентерия.

Особенности сперматогенеза брахиопод. Сперматогонии формируются на стенках кровеносных сосудов; на дальнейших стадиях сперматогенеза клетки отодвигаются от стенки кровеносного сосуда к периферии гонады. **Сперматогонии** представлены крупными вытянутыми клетками, которые контактируют с базальной пластинкой полового кровеносного сосуда при помощи гемидесмосом (рис. 30А). Цитоплазма содержит многочисленные митохондрии, которые сконцентрированы вокруг ядра, рядом с ядром также расположен аппарат Гольджи. Круглые электронно-плотные включения разбросаны среди митохондрий. Эти включения диаметром от 120 до 170 нм, вероятно, представляют собой половые детерминанты (нуаж). Между сперматогониями располагаются клетки целомического эпителия (добавочные клетки; рис. 30А). Апикальная цитоплазма этих клеток содержит крупные электронно-плотные гранулы неправильной формы. Добавочные клетки формируют отростки, окружающие сперматогонии. Предполагается, что они участвуют в фагоцитозе резидуальных телец сперматид.

Апикальную поверхность сперматогониев покрывают **первичные сперматоциты**, которые имеют округлую форму и содержат овальное или неправильной формы ядро (рис. 30Б). Первичные сперматоциты имеют меньший диаметр, чем сперматогонии. В них отсутствуют половые детерминанты. Аппарат Гольджи производит множество мелких везикул с электронно-плотным содержанием. Первичные сперматоциты несут короткий жгут с двумя центриолями в основании. Первичные сперматоциты соединены со **вторичными сперматоцитами** цитоплазматическими мостиками (рис. 30Б). В задней части клетки вторичных сперматоцитов расположен аппарат Гольджи, центриоли и несколько мелких или один крупный проакросомальный пузырек, который является продуктом слияния пузырьков, продуцированных аппаратом Гольджи. В клетке находятся несколько митохондрий. В ядрах **ранних сперматид** конденсированный хроматин формирует скопления вокруг участков неконденсированного хромати-

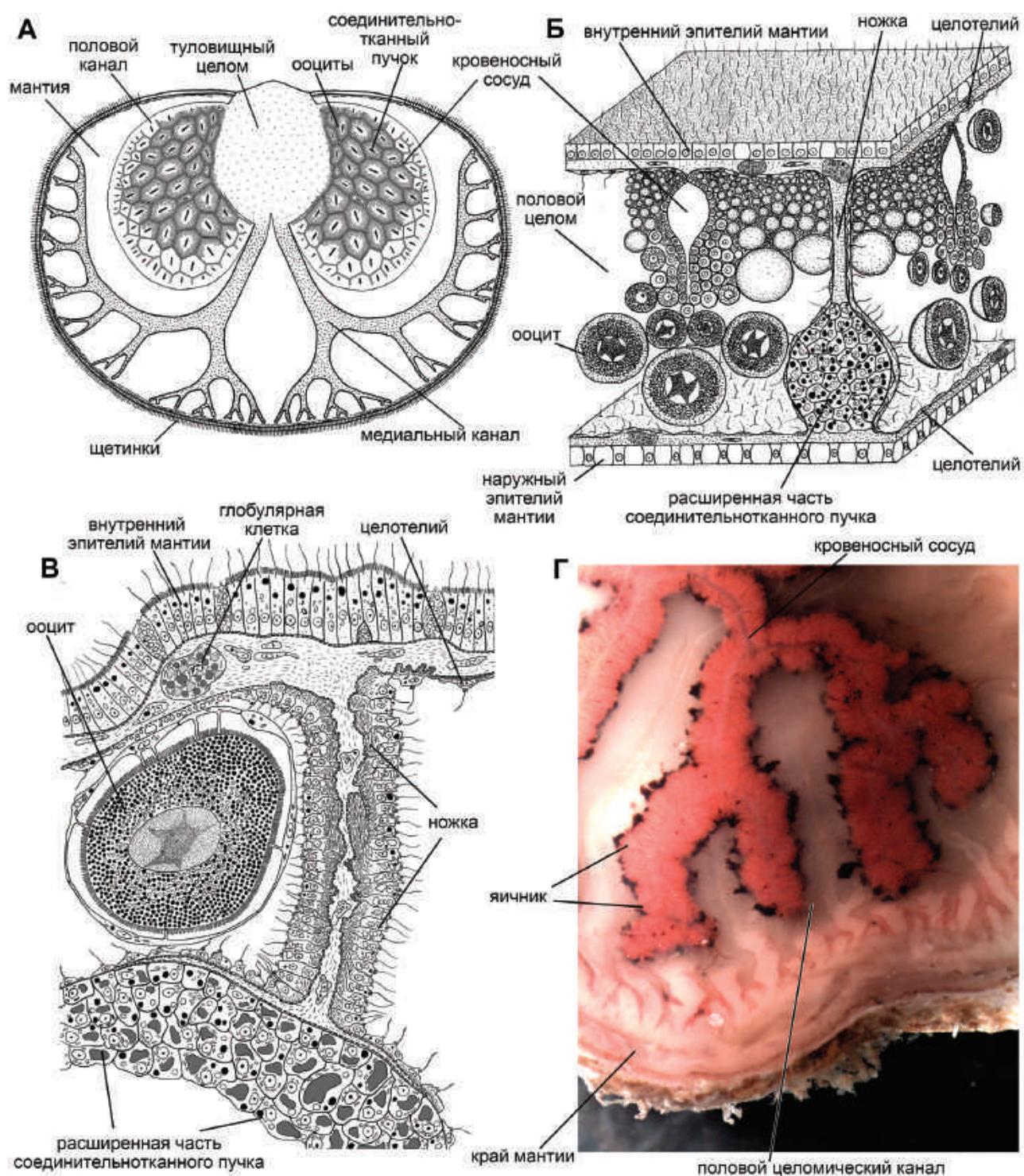


Рис. 29. Морфология гонад ринхонеллиформных брахиопод. **А** — схема расположения целомических каналов мантии ринхонеллид (по: Кузьмина и др., 2006, с изменениями); **Б** — схема строения сетчатой гонады у ринхонеллид; **В** — схема продольного среза через соединительно-тканый пучок в сетчатых гонадах ринхонеллид; **Г** — половой целомический канал древовидной гонады теребратулид (световая микроскопия; ориг.). **Б–В** — по Kuzmina, Malakhov, 2009, с изменениями.

на (рис. 30В). Акросомальный пузырек крупный и все еще располагается в задней части клетки рядом с аппаратом Гольджи и центриолями жгутика. Когда сперматиды формируются из вторичных сперматоцитов, происходит слияние митохондрий, в результате чего их размер увеличивается, а их число уменьшается. Ранние сперматиды еще соединены между собой, но цитоплазматические мостики между ними становятся очень тонкими. Хроматин полностью конденсирован у поздних сперматид. Крупная акросома перемещается на апикальный полюс клетки (рис. 30Г). Включения, покрытые мембраной, расположены в обширном резидуальном тельце, которое отделяется при формировании сперматозоида.

Сперматозоиды брахиопод приспособлены к наружному оплодотворению и относятся к примитивно-классическому типу. Однако строение сперматозоидов различается в разных группах брахиопод (рис. 30Д–Л). У представителей семейства Discinidae лингулиформных брахиопод, *Pelagodiscus atlanticus* и *Discinisca tenuis*, в сперматозоидах имеется крупная акросома (рис. 30Е–Ж). Ядро имеет трапезиевидную форму и содержит лакуны неконденсированного хроматина. Поверхность ядра, расположенная под акросомой, несет центральное впячивание, заполненное субакросомальным материалом. Сперматозоид содержит до восьми митохондрий, расположенных вокруг ядра. Две центриоли в основании жгута расположены перпендикулярно друг к другу. От дистальной центриоли отходят девять поперечно исчерченных отростков, каждый из которых дважды раздваивается, формируя перичентриольный комплекс. От дистальной центриоли берет начало жгут с характерным (9+2) набором микротрубочек (рис. 30Е–Ж).

У сперматозоидов представителя семейства Lingulidae лингулиформных брахиопод, *Lingula anatina*, акросома имеет выемку на базальной поверхности и содержит плотные гранулярные тяжи по периферии, ядро имеет переднюю выемку над акросомой, что напоминает структуру акросомы дисцинид (рис. 30-З). Шесть митохондрий располагаются под ядром и окружают центриоли, расположенные под прямым углом друг к другу. Заякоривающий перичентриольный аппарат состоит из девяти радиальных неветвящихся трубочек (рис. 30-З).

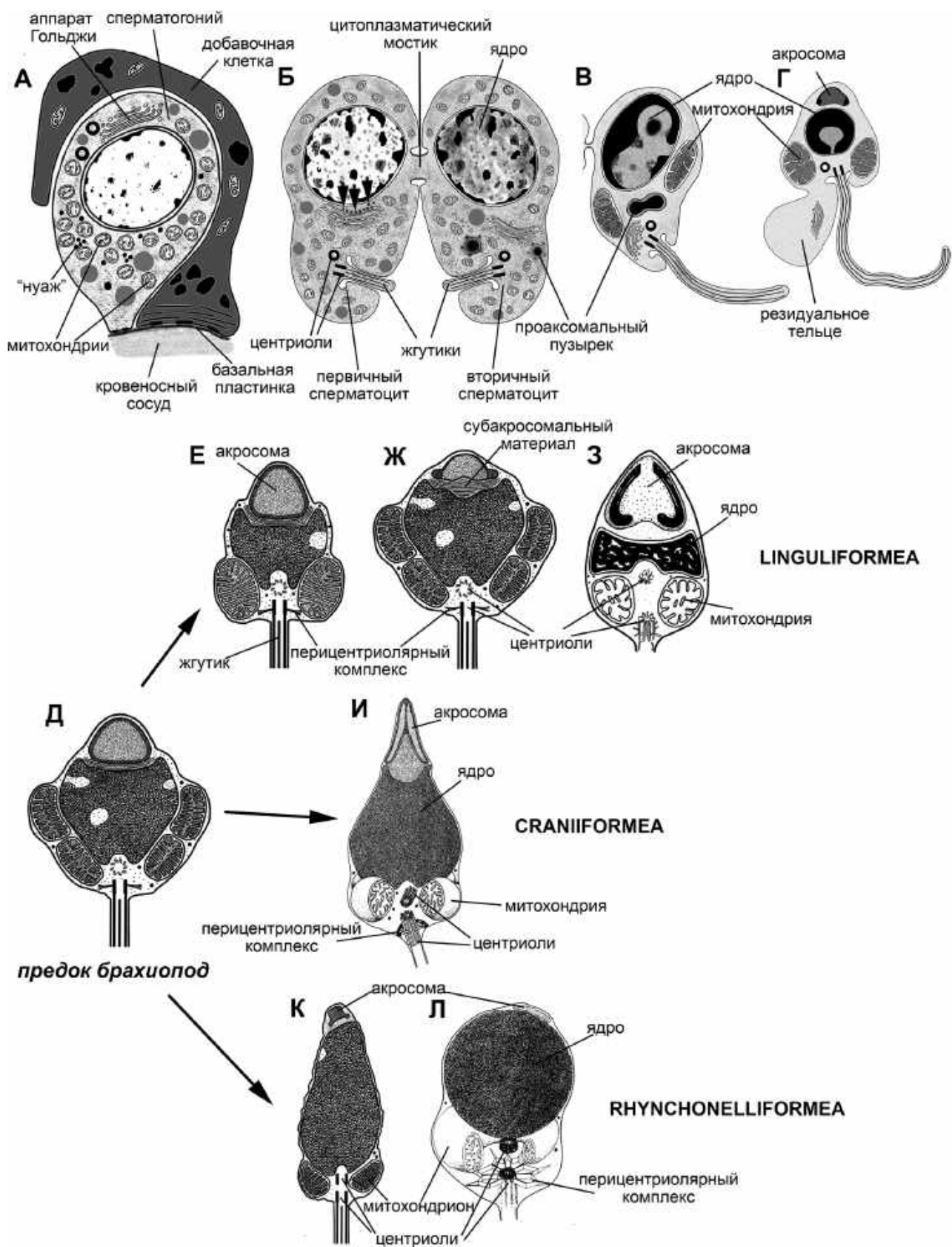
У представителя подтипа Craniiformea, *Novocrania anomala*, акросома представляет собой вытянутую сложноорганизованную структуру, с базальной выемкой, расположенной напротив глубокой выемки ядра. Число митохондрий уменьшилось до четырех, центриоли также располагаются под прямым углом, а перичентриольный комплекс состоит из девяти радиальных неразветвленных трубочек (рис. 30И).

В литературе имеется описание мужских гамет нескольких видов ринхонеллиформных брахиопод. Их сперматозоиды имеют одну митохондрию (митохондрион), которая формирует кольцо вокруг центриолей, расположенных одна над другой (рис. 30К–Л). В строении некоторых сперматозоидов наблюдается асимметрия. Мужские гаметы замковых брахиопод сохранили признаки, сходные со сперматозоидами дисцинид. Форма акросомы в виде шляпы описана у *Calloria inconspicua* (рис. 30К). У дисцинид и замковых брахиопод сходное строение имеет перичентриольный аппарат, который состоит из девяти дихотомически ветвящихся трубочек.

Сравнительный анализ имеющихся в литературе данных по ультраструктуре мужских гамет брахиопод показал, что дисциниды сохранили наиболее примитивный тип строения сперматозоида. Таким образом, сперматозоиды предка брахиопод, вероятно, имели крупную недифференцированную акросому, восемь митохондрий, располагавшихся вокруг ядра, в ядре были лакуны неконденсированного хроматина, а две центриоли располагались под прямым углом (рис. 30Д). Эволюция сперматозоидов брахиопод связана с уменьшением числа митохондрий, а также уменьшением размера акросомы. Было выделено три ветви эволюции сперматозоидов брахиопод, которые ведут к трем подтипам этой группы (рис. 30Д–Л).

Особенности оогенеза брахиопод. Оогонии развиваются на стенках половых сосудов, как правило, между ними располагаются тонкие цитоплазматические отростки клеток целомического эпителия. Оогонии делятся митозом и дают начало первичным ооцитам. Во время профазы первого мейотического деления у первичных ооцитов процессы, связанные с делением, останавливаются, и происходит накопление желтка — вителлогенез. У брахиопод выделяют три типа вителлогенеза: фолликулярный, питающий и смешанный (рис. 31).

1) Фолликулярный вителлогенез описан у краниформных и ряда ринхонеллиформных брахиопод. Ооциты покрыты густой каймой микроворсинок. Уплощенные фолликулярные клетки являются видоизмененными клетками целотелия, они окружают растущий ооцит и формируют отростки, которые подходят к мембране ооцита и связываются с ней при помощи щелевых клеточных контактов (рис. 31А–Б). При фолликулярном вителлогенезе питательные вещества, необходимые для накопления желтка, поступают в растущий ооцит через фолликулярную оболочку, которая участвует в синтезе предшественников желтка. Фолликулярный вителлогенез также известен у ринхонеллид. Вместе с тем, у них имеется ткань в расширенных участках соединительнотканых пучков, которая, вероятно, явля-



ется местом синтеза и накопления питательных веществ, необходимых для созревания гонад.

- 2) Питающий вителлогенез известен у лингулид и ряда ринхонеллиформных брахиопод. Ооциты окружены фолликулярной оболочкой, которая имеет такое же строение, как у ооцитов с фолликулярным вителлогенезом. Фолликулярная

оболочка тесно связана с крупными питающими клетками, которые содержат уменьшенное ядро, небольшое число органелл и заполнены гликогеновыми гранулами и крупными электронно-плотными включениями (рис. 31В). Питающие клетки, вероятно, синтезируют и накапливают питательные вещества, необходимые для вител-

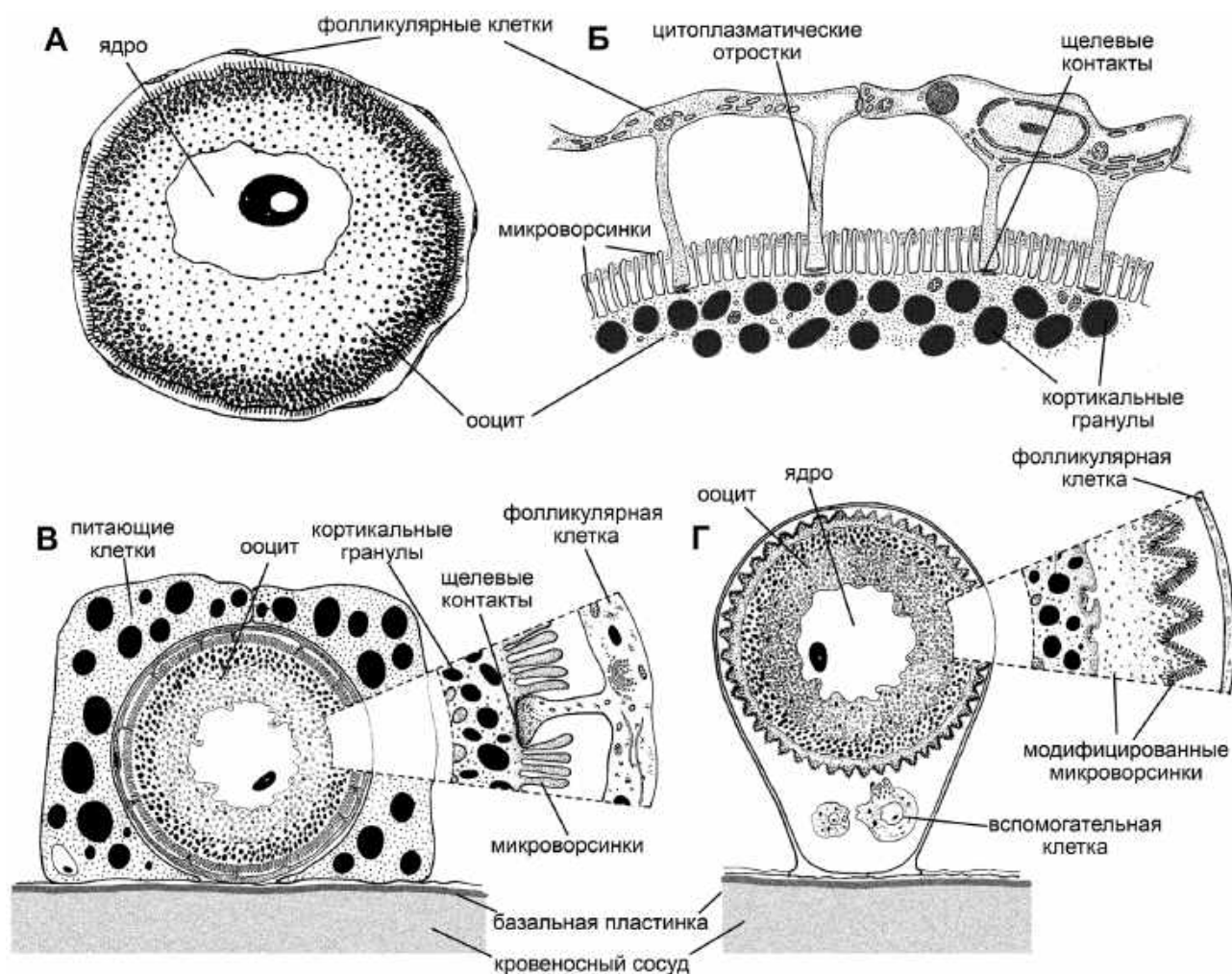


Рис. 31. Вителлогенез брахиопод. А–Б — фолликулярный вителлогенез: А — общий вид (по Chuang, 1983б), Б — фолликулярная оболочка (ориг.). В — питающий вителлогенез. Г — смешанный вителлогенез. В–Г — по Williams et al., 1997, с изменениями.

Рис. 30. А–Г — сперматогенез брахиопод на примере *Pelagodiscus atlanticus* (Discinidae) и эволюция сперматозоидов у брахиопод (по Temereva, Kuzmina, 2018, с изменениями). А — сперматогоний и добавочная клетка; Б — первичный и вторичный сперматоциты, стрелки указывают на везикулы аппарата Гольджи с электронно-плотным содержимым; В — ранняя сперматид; Г — поздняя сперматид; Д–Л — схема эволюции сперматозоидов брахиопод: Д — сперматозоид предка брахиопод (по Temereva, Kuzmina, 2018, с изменениями), Е — сперматозоид *Disciniscus tenuis* (по Hodgson, Reunov, 1994), Ж — сперматозоид *Pelagodiscus atlanticus* (по Temereva, Kuzmina, 2018 с изменениями), З — сперматозоид *Lingula anatina* (по Sawada, 1973; Chuang, 1983a), И — сперматозоид *Novocrania anomala* (по Afzelius and Ferraguti, 1978), К — сперматозоид *Calloria inconspicua* (по Williams et al., 1997), Л — сперматозоид *Terebratulina retusa* (по Afzelius, Ferraguti, 1978; James et al., 1992).

логенеза. Как и при фолликулярном вителлогенезе, питательные вещества поступают в ооцит через фолликулярную оболочку.

- 3) Смешанный вителлогенез обнаружен только у двух видов теребратулид: *Terebratulina retusa* и *Gryphus vitreus*. Между ооцитом и фолликулярной оболочкой располагается группа вспомогательных клеток, происхождение которых до сих пор неясно; вероятно, они являются видоизмененными ооцитами (рис. 31Г). Между вспомогательными клетками встречаются цитоплазматические мостики. Вспомогательные клетки связаны с другими вспомогательными клетками и с мембраной растущего ооцита через щелевые контакты. Фолликулярные клетки не связаны с мембраной ооцита. Функция вспомогательных клеток, по-видимому, заключается в снабжении ооцита питательными веществами, которые синтезируются в вспомогательной клетке. На начальных этапах вителлогенеза вспомогательные клетки начинают накапливать небольшое количество желточных гранул, а на поверхности ооцита появляются микроворсинки. Во время вителлогенеза плотность и сложность микроворсинок увеличивается. Под микроворсинками

плазмалемма ооцита эндоцитирует желточные предшественники. По мере роста ооцита вспомогательные клетки постепенно уменьшаются как в размере, так и в количестве.

Таким образом, для всех брахиопод характерен гетеросинтетический способ накопления желтка. Низкомолекулярные питательные вещества могут поступать в ооцит путем диффузии через поверхность микроворсинок. Предшественники желтка поступают в ооцит либо через отростки фолликулярных клеток в случае фолликулярного и питающего вителлогенеза, либо через отростки вспомогательных клеток в случае смешанного вителлогенеза. Кроме того, для смешанного вителлогенеза описан активный эндоцитоз предшественников желтка мембраной ооцита.

Во время вителлогенеза фолликулярная капсула, содержащая ооцит, освобождается от кровеносного сосуда и начинает плавать в полости гонады. При завершении стадии накопления желтка происходит нерест ооцитов, после сброса фолликулярной оболочки происходит оплодотворение. Второе мейотическое деление начинается после оплодотворения.

18. Развитие

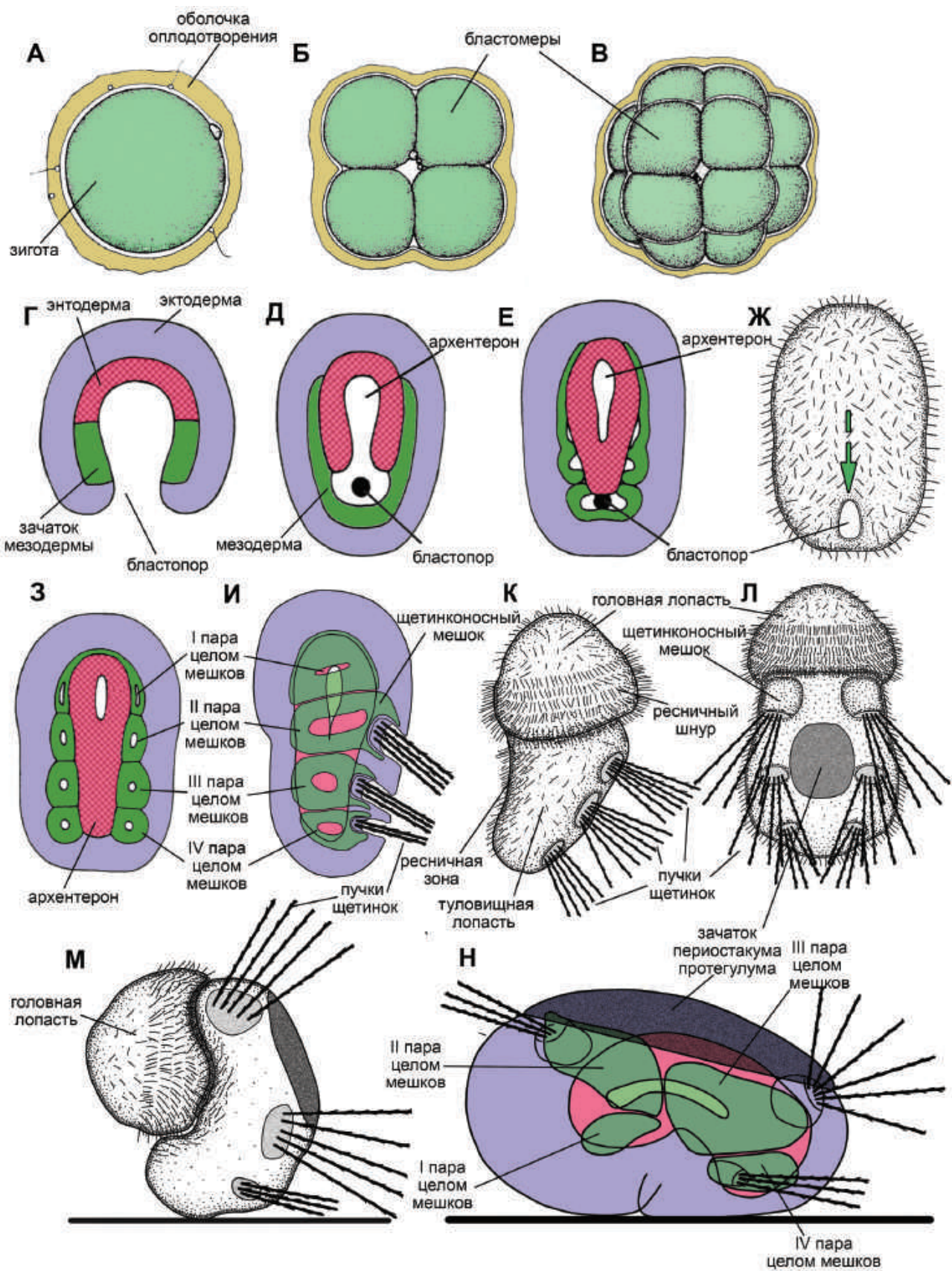
Для брахиопод характерно наличие пелагического жизненного цикла, в котором присутствует малоподвижная или прикрепленная ко дну взрослая особь и планктонная расселительная стадия. Для большинства брахиопод описано наружное оплодотворение и радиальное дробление (рис. 32А–В, 33А–В). Однако у некоторых эмбрионов можно наблюдать асинхронное дробление (деление одних бластомеров запаздывает относительно других), а также признаки спирального дробления: веретена деления наклонены относительно друга. Для большинства брахиопод описан энтероцельный способ формирования целома, что сближает данную группу со вторичноротыми животными. Кроме того, у некоторых групп прослежена метамерная закладка целома. У представителей трех подтипов брахиопод характер онтогенеза различается.

Развитие краниоформных брахиопод. У Craniiformea жизненный цикл подробно изучен на одном виде — *Novocrania anomala*. Работа Нильсена (Nielsen, 1991), которая описывает развитие *N. anomala*, является революционной в понимании формирования плана строения брахиопод (см. гл. 19). Для данного вида характерно наружное оплодотворение; радиальное дробление происходит внутри яйцевых оболочек (рис. 32А–В). Шарообразная бластула, покрытая ресничками, выходит из яйцевых оболочек и начинает плавать в толще воды. Затем происходит гастрuliaция путем инвагинации (рис. 32Г). На стадии гастрюлы начинает закладываться мезодерма: с двух сторон от клеток энтодермы отделяются два клеточных пласта (рис. 32Д), которые разделяются на четыре пластинки (рис. 32Е). Гастрюла принимает вытянутую форму с blastoporeм на заднем конце тела, который постепенно замыкается спереди назад, энтодерма формирует первичный кишечник — архентерон (рис. 32Ж). Четыре пары целомических мешков формируются из мезодермальных пластинок (рис. 32З–И); такой способ формирования целома был назван модифицированным энтероцельным. На теле личинки отделяются две лопасти: головная, окруженная ресничным шнуром, и туловищная (или мантийная) (рис. 32К–Л). На дорсальной стороне туловищной лопасти формируются три пары пучков щетинок. На вентральной стороне находится ресничная зона. Первая пара целомических мешков располагается в головной лопасти. Остальные три пары целомических мешков находятся в туловищной лопасти, их целомический эпителий формирует мышечную обкладку, которая окружает основания пучков щетинок и формирует щетинконосный мешок. На дорсальной стороне туловищной лопасти личинки располагается белковая

пластинка — зачаток периостракума первого участка ювенильной раковины, протегулула. Такая личинка, несущая ресничные шнур и личиночные щетинки, была названа хетотрохой. Хетотроха — лецитотрофная личинка. Все развитие длится от четырех до десяти дней, после чего хетотроха оседает на дно и претерпевает метаморфоз (рис. 32М–Н). По данным Нильсена, при оседании личинка складывается на брюшную сторону. При этом обе створки секретируются на дорсальной стороне туловищной лопасти личинки: сначала секретируется дорсальная створка, а вентральная створка, которая цементируется к субстрату, секретируется примерно через две недели после метаморфоза. Ряд авторов описывает метаморфоз краниид иначе: личинка складывается на брюшную сторону, но вентральная створка формируется не на дорсальной стороне, а на заднем конце личинки.

При оседании личинки третья задняя пара пучков личиночных щетинок сбрасывается, первая и вторая пары пучков опадают через несколько дней после оседания. На головной лопасти осевшей личинки прорывается рот, по периферии головной лопасти одновременно закладываются три пары щупалец. Анус появляется между дорсальной и вентральной створками. Нильсен описал, что вторая пара целомических мешков дает начало целому лофофора, а третья пара — туловищному целому. Судьба первой и четвертой пары целомических мешков не прослежена.

Развитие ринхонеллиформных брахиопод. У Rhynchonelliformea эмбриональное и личиночное развитие может длиться от 3 до 19 дней в зависимости от температуры воды и видовой принадлежности брахиоподы. Наиболее подробно изучено развитие отряда *Terebratulida*, для большинства представителей которого описано наружное оплодотворение. Вылупление из яйцевых оболочек происходит на стадии поздней бластулы или ранней гастрюлы (рис. 33Г–Д). Гастрuliaция происходит по типу инвагинации: формируется архентерон, который связан с внешней средой через округлый blastopore (рис. 33Д–Е). Затем blastopore на вегетативном полюсе гастрюлы удлиняется, формируется билатерально симметричная поздняя гастрюла, плоскость симметрии которой совпадает с плоскостью вытянутого blastopore (рис. 33Ж). На этой стадии энтероцельным путем формируется передняя и задняя целомическая мезодерма (рис. 33З). Передний и задний целомические мешки имеют по паре латеральных выростов, которые располагаются по бокам от архентерона. У некоторых видов ринхонеллиформных брахи-



опод зачатки целома представляют собой группу близко расположенных клеток, окруженных базальной пластинкой. Это связано с тем, что личинки современных брахиопод лецитотрофные, все клетки заполнены желточными гранулами, и между базальными пластинками эктодермы и энтодермы очень мало места.

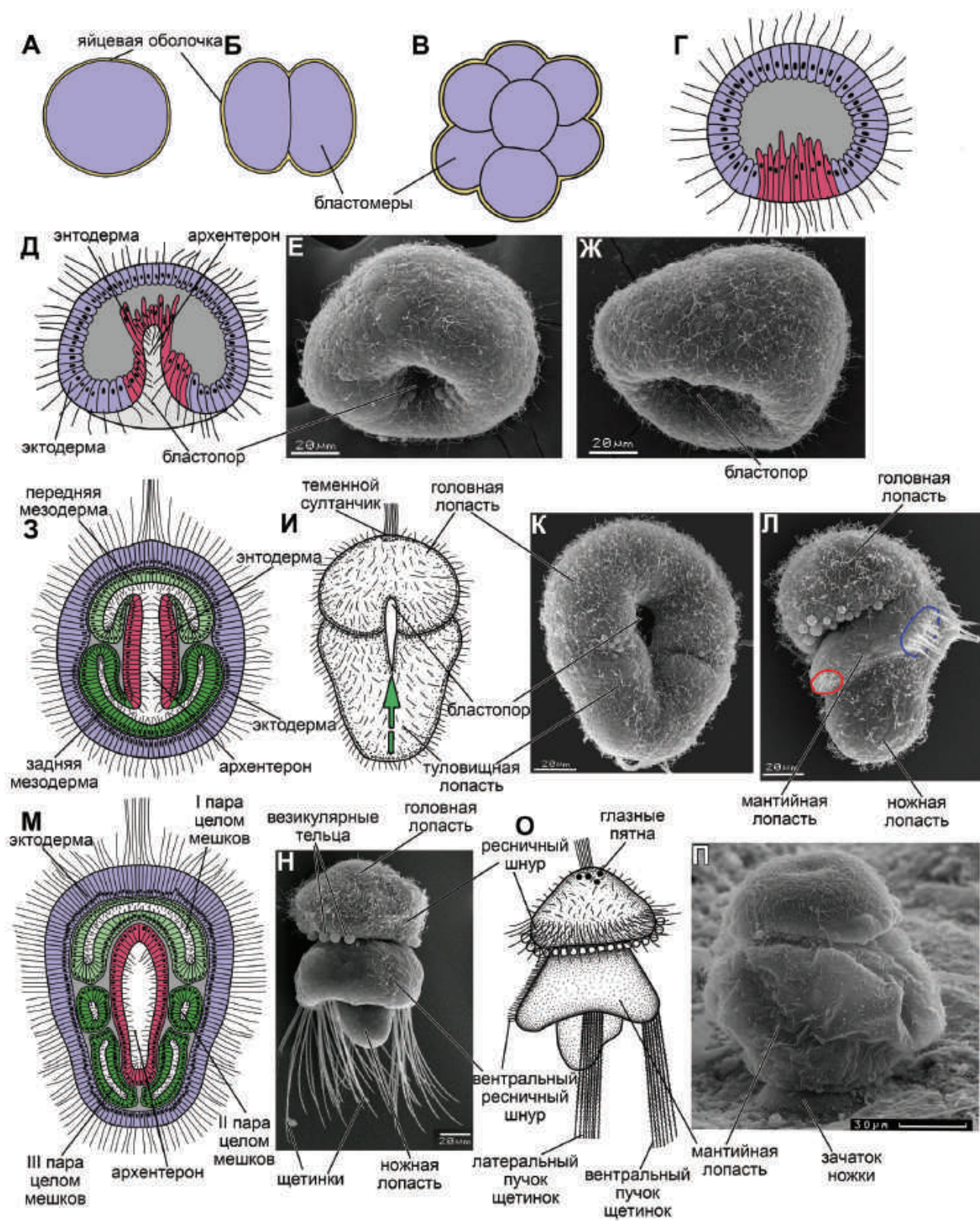
Затем формируется двулопастная личинка, состоящая из головной и туловищной лопасти (рис. 33И). На головной лопасти находится апикальный орган с теменным султанчиком. Передняя мезодерма дает начало целомическому мешку, расположенному в головной лопасти, а задняя мезодерма дает начало двум парам целомических мешков, расположенных в туловищной лопасти личинки (рис. 33М). Через некоторое время туловищная лопасть подразделяется на мантийную и ножную части, а целомические мешки начинают сливаться между собой, формируя общий целомический зачаток, частично подразделенный на три пары целомических полостей. Таким образом, формируется ранняя трехлопастная личинка (рис. 33К–Л). На этой стадии бластопор принимает каплевидную форму и замыкается с заднего конца к переднему. Важно отметить, что у ранней трехлопастной личинки зачаток мантийной лопасти расположен косо относительно переднезадней оси, на дорсальной стороне он расположен ближе к головной лопасти, а на вентральной стороне — ближе к ножной лопасти (рис. 33Л). На мантийной лопасти начинают формироваться две пары пучков щетинок: латеральная и дорсальная, при этом дорсальная пара расположена ближе к переднему концу личинки (рис. 33Л). На поверхности щетинок расположены игольчатые выросты (рис. 7А). Рост личинки сопровождается ростом дорсального сектора мантийной лопасти, поэтому у компетентной (готовой к оседанию) личинки дорсальная пара пучков щетинок смещается к заднему концу личинки и располагается на одном уровне с латеральной парой (рис. 33Н–О). Головная лопасть покрыта ресничками, однако по ее краю реснички более длинные и формируют ресничный шнур. На головной лопасти располагаются глазные пятна. На нижней стороне головной лопасти расположены небольшие шарообразные структуры — везикулярные тельца, в которых, вероятно, накапливаются продукты обмена.

На вентральной стороне мантийной лопасти находится ресничный шнур, напоминающий невротрох трохофоры. Такая личинка получила название цефалула. Компетентная цефалула плавает в толще воды, при опасности она сворачивается на брюшную сторону, выставляя щетинки в разные стороны. В каждом пучке основания щетинок окружены мышечной обкладкой, которую формирует целомический эпителий второй и третьей пары целомических мешков. Мантийная лопасть приобретает форму складки, которая как юбка окружает ножную лопасть. Эпителий ножной лопасти и внутренний эпителий мантийной складки секретируют белковый зачаток периостракума (верхнего слоя раковины). Перед оседанием на вентральной стороне ножной лопасти формируется небольшое впячивание, которое у ювенильной особи будет отделять ножку от остальной части тела. После оседания личинка прикрепляется к субстрату задним концом ножки и выворачивает мантийную лопасть так, что она закрывает головную лопасть (рис. 33П). На головной лопасти прорывается рот и формируются щупальца лофофора. Мантия начинает секретировать раковину, личиночные щетинки сбрасываются, а по краю мантии начинают формироваться взрослые щетинки.

Важно отметить, что для большинства теребратулид характерно наружное оплодотворение и развитие в толще воды. Однако, например, у ряда микроморфных теребратулид описано оплодотворение внутри мантийной полости, а развитие цефалул происходит либо в выводковых камерах, образованных впячиваниями передней стенки, либо на мантийном эпителии. У тецидеид также описано оплодотворение внутри мантийной полости. Развитие цефалул происходит в выводковых камерах, которые представляют собой видоизмененный эпителий лофофора.

Что касается ринхонеллид, то ранее также считалось, что эмбриональное и личиночное развитие у представителей этого отряда, как правило, происходит внутри мантийной полости в лофофоре. Однако недавно было показано, что для ринхонеллиды *Hemithiris psittacea* характерно наружное оплодотворение, эмбриональное развитие происходит под толстой яйцевой оболочкой (рис. 34А–Б), которая прикрепляется ко дну, а вылупление происходит на стадии компетентной трехлопастной

Рис. 32. Развитие краниоформных брахиопод на примере *Novocrania anomala*. А — зигота; Б — стадия 4 бластомеров; В — стадия 16 бластомеров, вид с апикального полюса; Г–Е — схемы фронтальных срезов: Г — гастрюляция, Д — формирование мезодермы, Е — формирование целома; Ж — замыкание бластопора у ранней личинки, вид с вентральной стороны; З–И — расположение 4 пар целомических полостей у хетотрохи: З — схема фронтального среза, И — схема сагиттального среза; К — хетотроха, вид сбоку; Л — хетотроха, вид с дорсальной стороны; М — метаморфоз, вид сбоку; Н — формирование ювенильной особи, вид сбоку. А–Е, З–И, Н — по Nielsen, 1991, с изменениями; Ж, К–М — ориг. по данным Nielsen, 1991.



цефалулы (рис. 34В–Д). Метаморфоз происходит также, как и у теребратулид (рис. 34Е–Ж).

Личинка *H. psittacea* имеет удлиненное червеобразное тело; мантийная лопасть несет две пары коротких и редких щетинок. В то время как личинки теребратулид имеют более короткое тело с двумя мощными пучками щетинок, длина которых в 2,5 раза превышает длину ножной лопасти. Такое различие в организации личинок у представителей двух разных отрядов ринхонеллиформных брахиопод, вероятно, связано с их образом жизни. Цефалулы теребратулид, как правило, активно плавают в толще воды, длинные щетинки они используют для увеличения плавучести, а также для защиты: при опасности они сворачиваются на брюшную сторону, растопыривая щетинки в разные стороны. При этом цефалулы *H. psittacea* ведут исключительно придонный образ жизни.

Развитие лингулиформных брахиопод. Развитие представителей подтипа *Linguliformea* характеризуется эмбрионизацией: дробление, гастрюляция, формирование мезодермы, замыкание blastopora и формирование личинки происходят внутри яйцевой оболочки (рис. 35А, 36А). Имеются единичные работы, посвященные эмбриональному развитию лингулиформных брахиопод, в которых описано, что формирование целома происходит путем расхождения мезодермальных клеток, которые отселяются от архентерона, что напоминает схизоцельный способ закладки целома.

У дисцинид вылупление происходит на стадии лецитотрофной двулопастной личинки, состоящей из головной и мантийной лопастей (рис. 35Б). На головной лопасти расположен теменной султанчик и ресничный шнур, который ее окружает. На вентральной стороне мантийной лопасти расположено ресничное поле, по бокам мантийной лопасти расположено по три длинных щетинки с игольчатыми выростами на поверхности. Было предположено, что лецитотрофная личинка дисцинид гомологична трехлопастной личинке ринхонеллиформных брахиопод и может также называться цефалулой. Однако цефалула дисцинид не оседает на дно; в толще воды у нее формируется дефинитивный рот, сквозной кишечник и зачаток лофофора, окру-

жающий рот. Таким образом, формируется следующая планктонная стадия, несущая лофофор и личиночные щетинки — хетолофа (рис. 35В). Лофофор хетолофы включает медиальное щупальце, в котором находится нервный центр, и по одному щупальцу с каждой стороны от медиального. Хетолофа плавает и питается, новые щупальца добавляются с двух сторон от медиального. В толще воды также секретируются первые участки раковины, сначала протегулум, потом брефическая раковина (онтогенез раковины см. ниже). Таким образом, формируется следующая планктонная стадия, которая несет раковинку и лофофор — тегулолофа (рис. 35Г). На данной стадии формируются два типа щетинок: изогнутые (*curved*) и гибкие (*flexible*). Тегулолофа плавает 2–3 недели и после стадии четырех пар щупалец оседает на дно. В толще воды тегулолофа теряет личиночные щетинки, а после оседания сбрасывает и изогнутые щетинки, в то время как гибкие щетинки могут оставаться у взрослых особей.

У лингулид из яйцевых оболочек вылупляется планктотрофная тегулолофа с протегулумом и двумя парами щупалец (рис. 36Б), которая плавает в воде несколько недель. За это время лофофор удлиняется, секретируется брефическая раковинка, внутри мягкого тела формируются зачатки внутренних органов, в том числе ножки и взрослых щетинок (рис. 36В). Оседание происходит на стадии 10–15 пар щупалец. После оседания ножка выходит из-под створок раковины, и ювенильная особь начинает закапываться в грунт.

Онтогенез раковины брахиопод. У личинок брахиопод (хетотрохи и цефалулы) отсутствует раковина, но у них имеется белковый зачаток периостракума, который у хетотрохи расположен на спинной стороне (рис. 32Л), а у цефалулы ринхонеллиформных брахиопод под мантийной складкой. На ювенильной стадии всех групп брахиопод начинается секреция первично-сформированной раковины, которая состоит из двух последовательно формирующихся участков — протегулула и брефической раковины (рис. 37). Важно отметить, что у разных групп брахиопод протегулум образуется на разных стадиях онтогенеза.

Рис. 33. Развитие теребратулид. **А** — зигота; **Б** — стадия 2 бластомеров; **В** — стадия 8 бластомеров; **Г** — поздняя бластула; **Д** — гастрюляция; **Е** — ранняя гастрюла, вид сбоку; **Ж** — поздняя гастрюла, вид сбоку; **З** — формирование мезодермы на стадии поздней гастрюлы; **И** — двулопастная личинка, вид с вентральной стороны, стрелкой указано направление замыкания blastopora; **К** — ранняя трехлопастная личинка, вид с вентральной стороны; **Л** — ранняя трехлопастная личинка, вид сбоку (красным цветом обведен латеральный пучок щетинок, синим — дорсальный пучок щетинок); **М** — строение целомической системы ранней двулопастной личинки; **Н** — компетентная цефалула, вид с латеро-вентральной стороны; **О** — компетентная цефалула, вид сбоку; **П** — метаморфоз (ориг.). **А–Д, И** — по Long, Stricker, 1991, с изменениями, **Е, Ж, К, Л** — по Kuzmina et al., 2019, с изменениями, **З, М** — схемы фронтальных срезов, ориг. по данным Kuzmina, Temereva, 20246, **О** — по Malakhov et al., 2021, с изменениями, **Е, Ж, К, Л, Н, П** — сканирующая электронная микроскопия.

У краниид и ринхонеллиформных брахиопод протегулум секретируется только после оседания. В то время как у дисцинид протегулум образуется у плавающей стадии — тегулолофы, а у лингулид формируется внутри яйцевых оболочек (рис. 35, 36). Вне зависимости от времени формирования, эта часть раковины секретируется всей поверхностью

мантии, не несёт линий нарастания и является гомологичной для всех брахиопод. Следующая стадия роста раковины называется брефической, она уже нарастает периферически и поэтому несёт линии роста. Из-за разных типов секреции протегулум и брефическая раковина разделены четкой границей. У современных лингулиформных

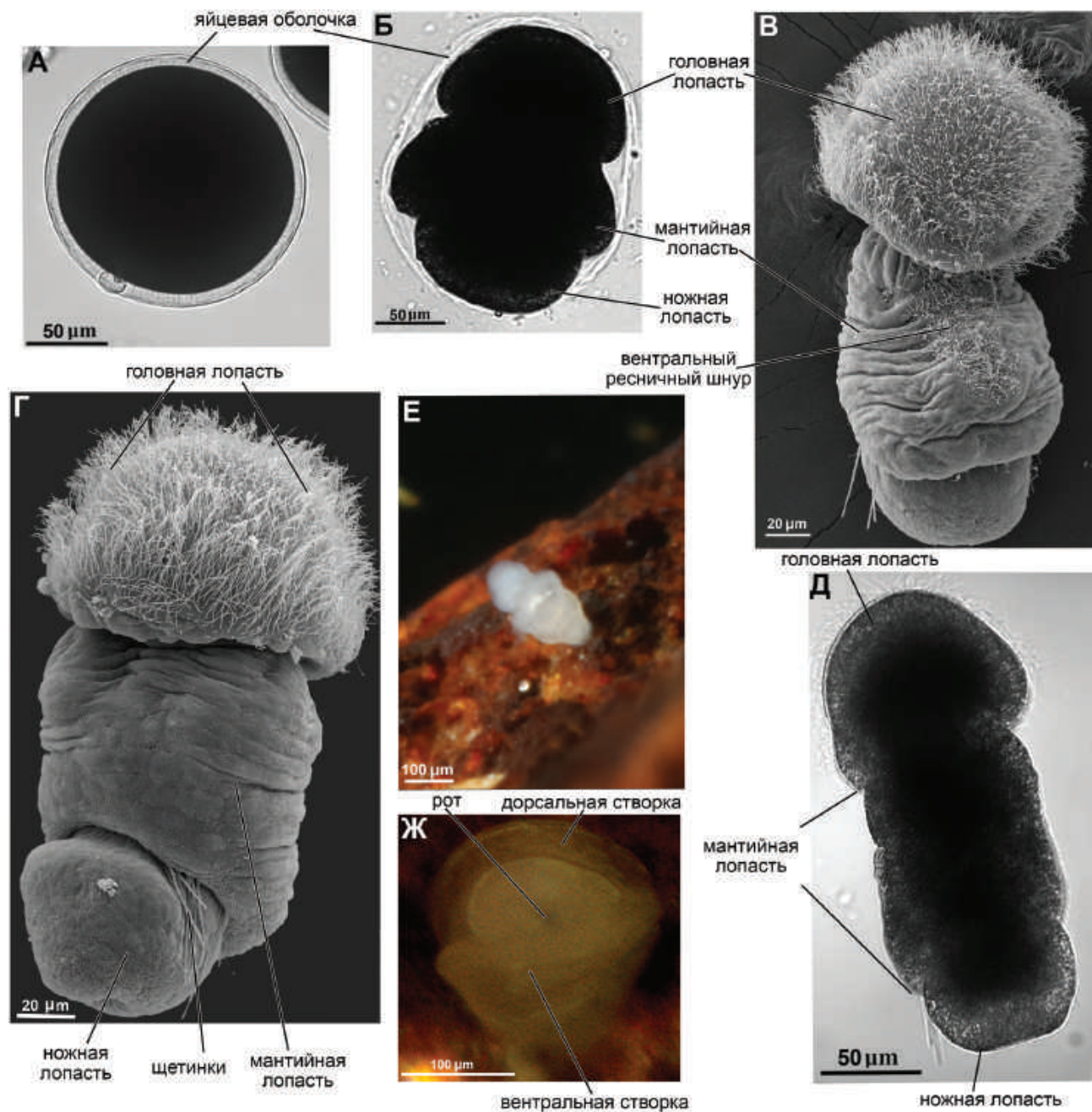


Рис. 34. Развитие ринхонеллид на примере *Hemithiris psittacea* (по Kuzmina, 2021, с изменениями). **А** — зигота; **Б** — ранняя трехлопастная личинка внутри яйцевой оболочки; **В** — компетентная цефалула, вид с вентральной стороны; **Г** — компетентная цефалула, вид с дорсальной стороны; **Д** — компетентная цефалула, вид с вентральной стороны; **Е** — метаморфоз; **Ж** — ювенильная особь. **А, Б, Д, Е, Ж** — световая микроскопия. **В, Г** — сканирующая электронная микроскопия.

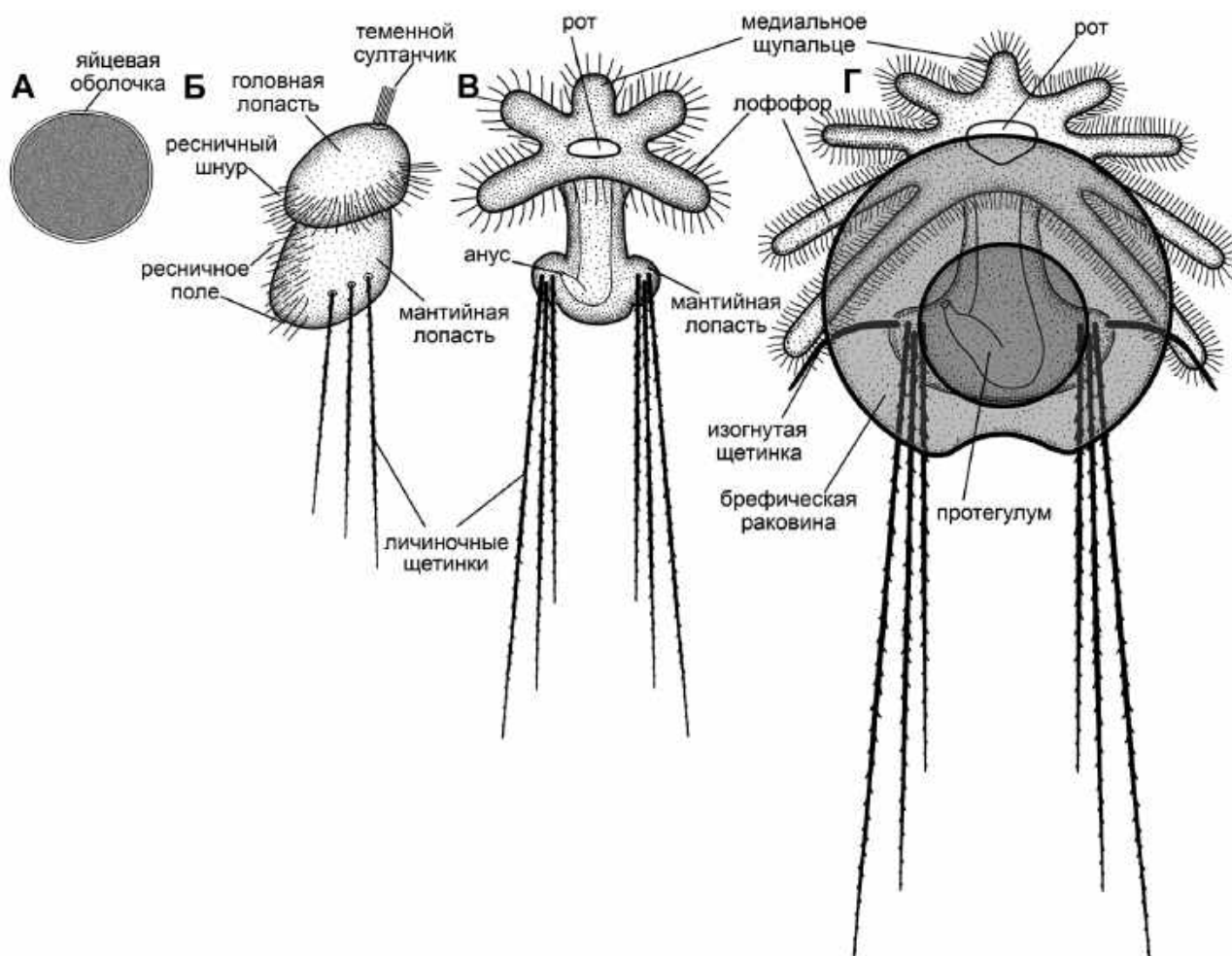


Рис. 35. Развитие дисцинид (по Malakhov et al., 2021, с изменениями). А — зигота; Б — цефалула, вид сбоку; В — хетолофа, вид с вентральной стороны; Г — тегулолофа, вид с вентральной стороны.

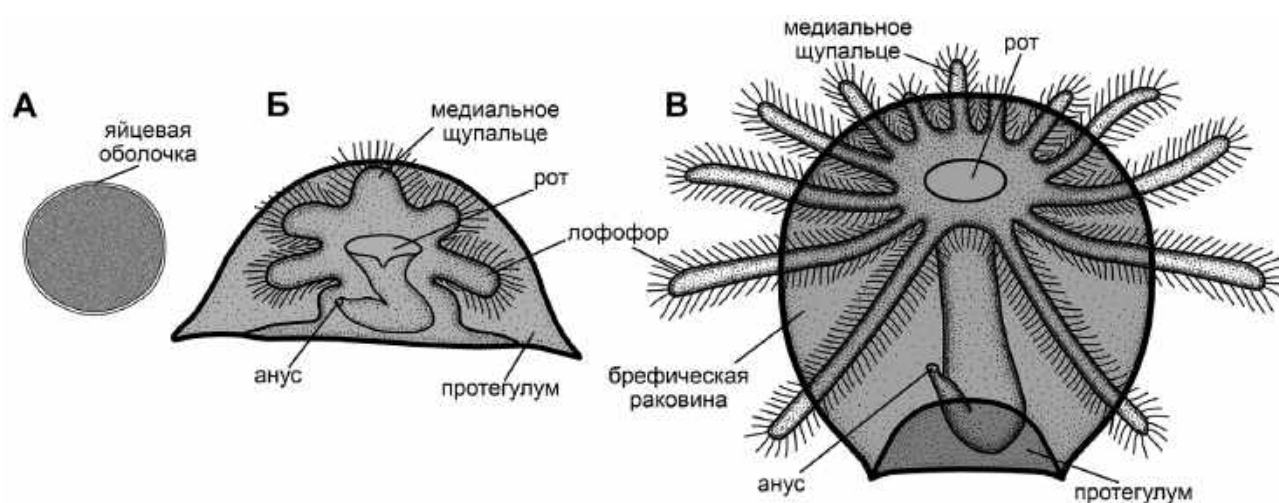


Рис. 36. Развитие лингулид (по Malakhov et al., 2021, с изменениями). А — зигота; Б — тегулолофа сразу после вылупления, вид с вентральной стороны; В — тегулолофа на стадии 6 пар щупалец, вид с вентральной стороны.

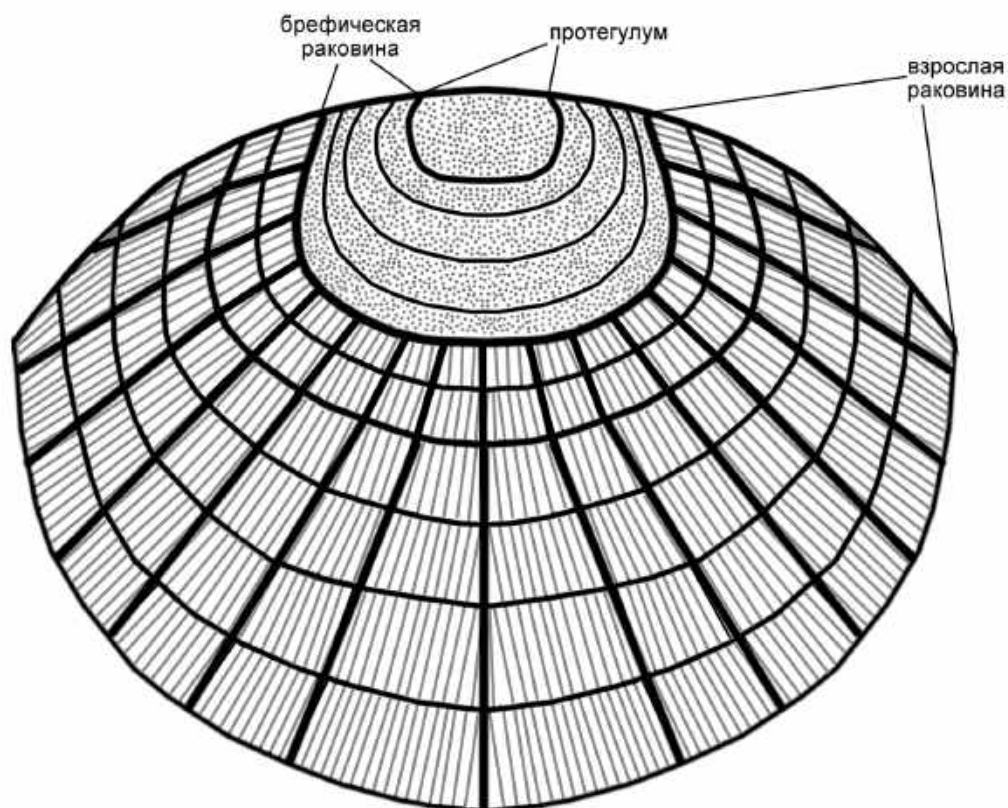


Рис. 37. Обобщенная схема поверхности раковины ринхонеллиформных брахиопод (по Madison, Kuzmina, 2019, с изменениями).

брахиопод брегическая раковина формируется у плавающей стадии. После оседания у лингулид и дисцинид начинает формироваться взрослая раковина, которая несёт на себе не только линии роста, но и другие элементы скульптуры, например, рёбра. Важно отметить, что микроструктура протегула и брегической раковины изучена только у уже осевших стадий брахиопод: протегула и брегическая раковина состоят из периостраку-

ма и первичного слоя, взрослая раковина — из периостракума, первичного и вторичного слоёв, а у некоторых ринхонеллиформных брахиопод и третичного слоя (см. гл. 6).

Размер, микроскульптура и микроструктура первично-сформированных раковин брахиопод являются важными критериями, по которым можно реконструировать жизненные циклы ископаемых брахиопод.

19. Формирование плана строения брахиопод

В данном разделе мы представим популярную среди русских зоологов и палеонтологов «гипотезу складывания», объясняющую формирование плана строения брахиопод. Однако необходимо отметить, что в настоящее время эта гипотеза активно подвергается критике среди западных коллег.

Складывание. Согласно работе Нильсена (Nielsen, 1991), хетотроха *Novocrania anomala* при оседании складывается на брюшную сторону, при этом обе створки раковины ювенильной особи по своему происхождению являются спинными. Предполагается, что метаморфоз современных краниид отражает происхождение плана строения брахиопод: у брахиопод был червеобразный предок, который имел две створки раковины на спинной стороне. Во время нападения хищников предок брахиопод сворачивался на брюшную сторону, так же как это делали вымершие трилобиты или ныне живущие хитоны (рис. 38А). Впослед-

ствии сложное состояние стало постоянным, так как в этом положении раковина защищает всё мягкое тело.

Эволюционные преобразования пищеварительного тракта. Сложный предок брахиопод имел две створки раковины, покрывающие тело с дорсальной и вентральной стороны, и U-образную кишечную трубку, где рот располагался над анусом (рис. 38Б). Однако морфология кишечной трубки современных представителей брахиопод сильно отличается от исходного плана строения (рис. 20). Была предложена гипотеза, которая объясняет эволюционные преобразования пищеварительного тракта брахиопод (Малахов, 1995). Расположение рта и ануса близко друг от друга является функционально невыгодным, поскольку непереваренные пищевые частицы могут снова попадать в рот. Поэтому произошел разворот кишечной трубки назад, при этом анус располагался на выросте стенки тела — анальной папилле.

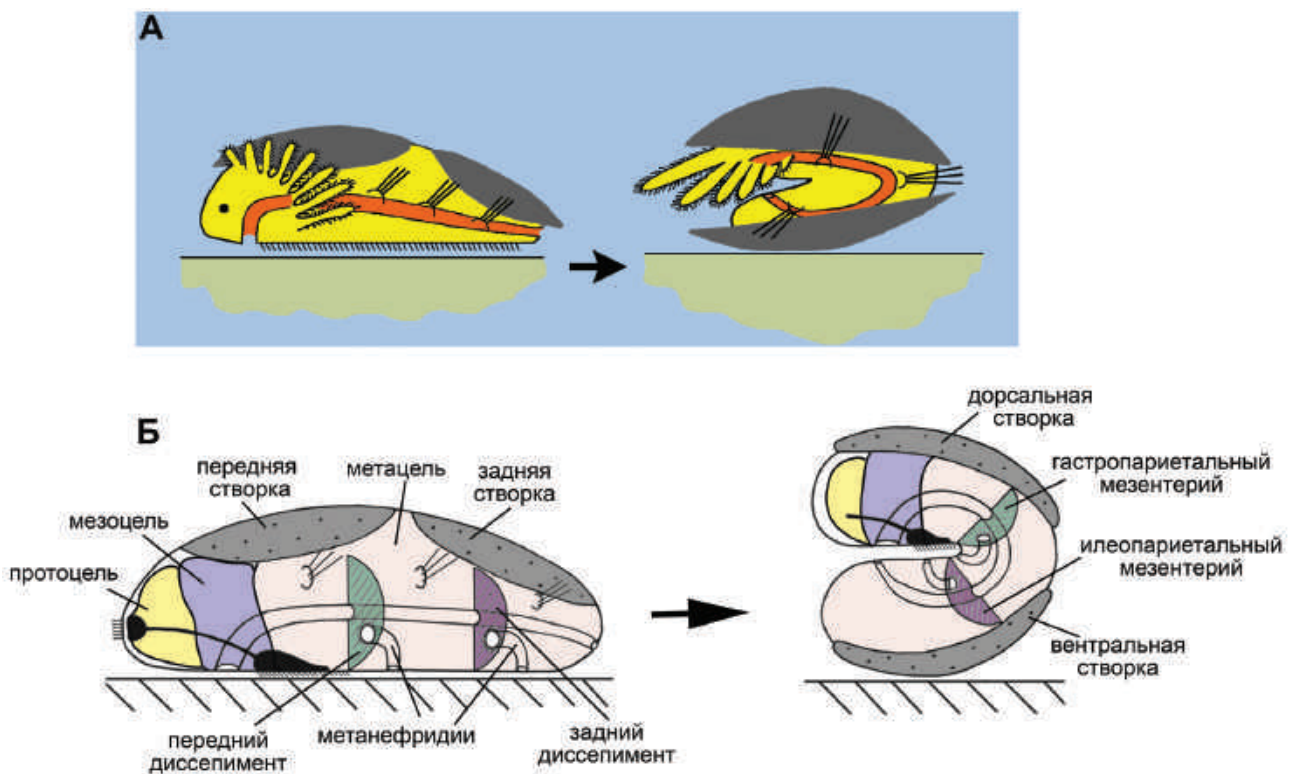


Рис. 38. «Гипотеза складывания» при формировании плана строения брахиопод. А — формирование плана строения брахиопод в результате защитного поведения их предка (по Kuzmina et al., 2019, с изменениями); Б — преобразование внутренней организации предка брахиопод (по: Малахов, Кузьмина, 2006, с изменениями).

Такое строение имеют современные кранииформные брахиоподы, которые начали цементировать себя вентральной створкой к субстрату. У других групп брахиопод анальная папилла дала начало ножке. При этом, у лингулиформных брахиопод кишечник принял петлеобразную форму с анусом, который открывается в мантийную полость справа. У ринхонеллиформных брахиопод формирование ножки из анальной папиллы привело к замыканию кишечника (рис. 20).

Эволюция жизненных циклов брахиопод. Недавно была предложена гипотеза эволюции жиз-

ненных циклов брахиопод (Kuzmina et al., 2019), в основу которой легла гипотеза складывания. Предполагается, что у предка брахиопод был жизненный цикл, напоминающий онтогенез современных краниид, но с планктотрофной хетотрохой, которая плавала и питалась в толще воды (рис. 39). При оседании хетотроха складывалась на брюшную сторону; формирование дорсальной и вентральной створок происходило на спинной стороне личинки. Затем произошел переход к лецитотрофии и сформировался жизненный цикл, давший начало жизненным циклам других групп

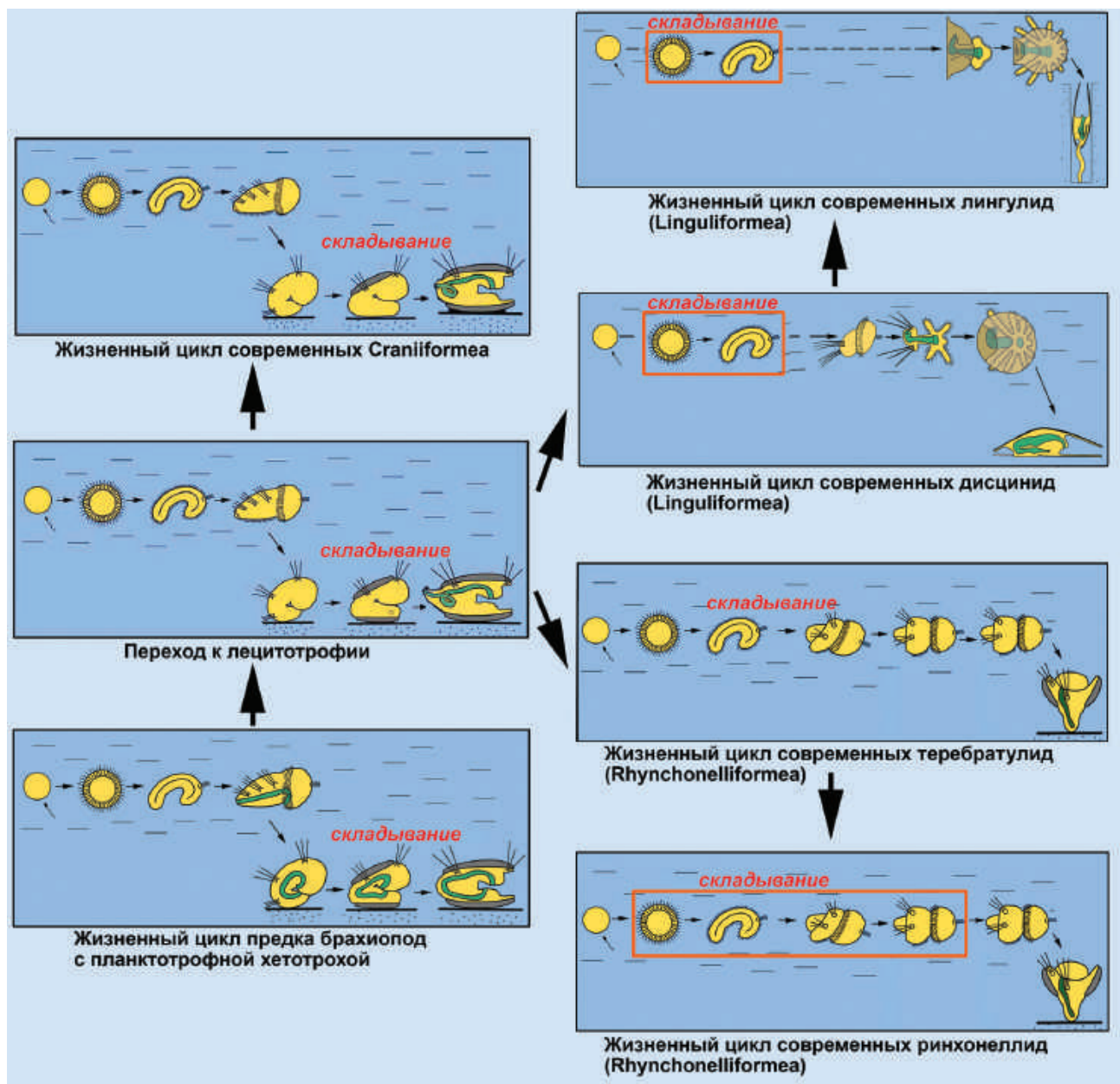


Рис. 39. Эволюция жизненных циклов брахиопод (по Kuzmina et al., 2019, с изменениями). Оранжевой рамкой выделены стадии, проходящие внутри яйцевой оболочки.

брахиопод. У современных Craniiformea произошла задержка в формировании вентральной створки раковины, вероятно, это связано с тем, что они цементируются ею к субстрату. Было предположено, что у современных теребратулид складывание происходит в толще воды при формировании трехлопастной личинки — цефалулы. В пользу этого предположения говорит рост дорсального сектора мантийной лопасти при формировании цефалулы теребратулид. Таким образом, трехлопастная личинка теребратулид, вероятно, соответствует уже сложенной ювенили кранииформных брахиопод. Предположено, что у лингулиформных брахиопод и ринхонеллид складывание происходит внутри яйцевых оболочек. По-видимому, перенос складывания на более ранние стадии онтогенеза произошел в результате гетерохронии. Хетолофа и тегулофофа лингулиформных брахиопод, вероятно, соответствуют осевшим ювенилиям Craniiformea и Rhynchonelliformea, и, по-видимому, появились в результате поднятия в толщу воды осевших ювенильных стадий их предков для пролонгации жизни в планктоне, что необходимо для расселения.

Метамерная организация брахиопод. Личинки современных кранииформных и ринхонеллиформных брахиопод имеют метамерную организацию. У личинок краниид имеется четыре пары целомических мешков и три пары пучков щетинок (рис. 32), в то время как у личинок ринхонеллиформных брахиопод — три пары целомических мешков и две пары пучков щетинок (рис. 33). Кроме того, метамерия прослеживается и в организации взрослых брахиопод. Предполагается, что гастропариетальный и илеопариетальный мезентерии соответствуют двум последовательным диссепиментам, которые делили туловище предковых форм брахиопод на три сегмента (рис. 38Б).

При складывании тела передний диссепимент превратился в гастропариетальный, а задний — в илеопариетальный мезентерий. Кроме того, наличие третьей пары латеральных мезентериев у лингулид (мезентерии пищевода, рис. 21Б) дает основание предположить, что тело предка брахиопод могло состоять из четырех сегментов. Сегментарная природа латеральных мезентериев подчеркивается тем, что у представителей отряда Rhynchonellida с каждым из них связана пара метанефридиев. Таким образом, брахиоподы сохраняют сегментарную организацию и во взрослом состоянии, но метамерия маскируется искривлением первичной передне-задней оси. В пользу этого предположения говорит расположение латеральных мезентериев под острым углом к главной оси тела.

Критика гипотезы складывания. Согласно последним данным по характеру метаморфоза *Novocrania anomala*, личинки при оседании действительно складываются на вентральную сторону, однако их вентральная створка секретируется не на дорсальной поверхности личинки, а на ее заднем конце (Altenburger et al., 2013). В связи с этим было предположено, что вентральная створка краниид соответствует ножке ринхонеллиформных брахиопод. Гипотеза складывания также подверглась критике по данным экспрессии генов. При изучении закономерности экспрессии генов у личинки *N. anomala* выяснилось, что «передние» гены экспрессируются в головной лопасти, а «задние» гены — в задней части туловищной лопасти (Altenburger et al., 2017). Однако необходимо отметить, что эти данные получены для несложной личинки, и поэтому не могут считаться убедительными доводами против теории складывания.

20. Филогения брахиопод

В 1996 г. при помощи кладистического анализа была построена новая система брахиопод и выделено три подтипа: *Linguliformea*, *Craniiformea* и *Rhynchonelliformea*. Эта система с небольшими дополнениями принята большинством современных исследователей (рис. 40А). Систематика брахиопод представлена на интернет ресурсе — BrachNet (<http://paleopolis.rediris.es/BrachNet/>), где публикуются новые данные как по современным, так и по ископаемым видам.

Однако филогения брахиопод до сих остаётся предметом дискуссий. Существуют две альтернативные точки зрения, которые поддерживаются как морфологическими данными, так и данными, полученными при помощи методов молекулярной систематики. В этих построениях проблемной группой является подтип *Craniiformea*, который рассматривается либо как сестринская группа *Linguliformea* (рис. 40Б), либо как сестринская группа *Rhynchonelliformea* (рис. 40В).

1) *Articulata* и *Inarticulata* (рис. 40Б).

В XX веке долгое время выделялось два класса брахиопод: *Articulata* (замковые), в состав которого входили ринхонеллиформные брахиоподы, и *Inarticulata* (беззамковые), объединяющий кранииформных и лингулиформных брахиопод. Разделение брахиопод на беззамковых и замковых поддерживается рядом морфологических признаков: отсутствие или наличие замка, развитие косых мышц и мускулатуры лофофора у беззамковых брахиопод, особенности строения центральной нервной системы и ультраструктура сперматозоидов. Кроме того, имеется ряд работ по молекулярной филогенетике, в которых рассматривается валидность таксонов *Articulata* и *Inarticulata*.

2) *Phosphata* и *Calciata* (рис. 40В).

В состав фосфатных брахиопод (*Phosphata*) входят *Linguliformea*, а к кальцитовым (*Calciata*) отнесены кранииформные и ринхонеллиформные группы. Помимо химического состава раковины, кальцитовые брахиоподы имеют ряд общих морфологических признаков, таких как организация поровых каналов в раковине, тонкое строение мантии и стенки тела, наличие спиролофного лофофора, закрученного в сторону дорсальной створки, строение гонад и личинок, а также характер онтогенеза.

Палеонтологические данные по раннекембрийским брахиоподам также имеют важное значение для построения филогении группы. Авторы данного пособия придерживаются мнения Дэвида Харпера (Harper et al., 2017), что все три подтипа разошлись еще на ранних стадиях эволюции брахиопод, вероятно, до минерализации раковины. Поэтому *Craniiformea* не объединяется ни с лингулиформными, ни с ринхонеллиформными брахиоподами (рис. 40А).

Однако есть и другие гипотезы. Так, например, предполагается, что группа раннекембрийских животных с хитинофосфатной раковинной, томмотииды, являлась возможным предком брахиопод. В этом случае, эволюционный сценарий, в котором кальцитовая раковина появилась один раз у представителей группы *Calciata*, рассматривается как наиболее вероятным (рис. 40В). Поскольку если рассматривать валидность таксонов *Articulata* и *Inarticulata*, то формирование известковой раковины должно было произойти дважды у кранииформных и ринхонеллиформных брахиопод, независимо друг от друга (рис. 40Б).

Благодарности

Авторы выражают искреннюю благодарность Анастасии Олеговне Борисановой и Алексею Валентиновичу Пахневичу за ценные замечания, которые в значительной мере помогли улучшить рукопись. Также мы очень благодарны Андрею Андреевичу Прудковскому за сделанную им фотографию *Lingula anatina*, Анне Владимировне Ратновской за консультации по строению мантии брахиопод и Федору Александровичу Пландину за пре-

доставленные сведения о строении мышечной системы краниид. Мы бесконечно признательны нашему учителю Владимиру Васильевичу Малахову за ценные наставления и нашему другу и коллеге Елене Николаевне Темеревой за вдохновение и вклад в изучение брахиопод. Кирилл Глебович Михайлов оказал большую помощь в публикации пособия. Отдельное спасибо Елене Кузьминой за помощь в оформлении обложки.

Список литературы

- Зезина О.Н. 1976. Экология и распространение современных брахиопод. М.: Наука. 138 с.
- Зезина О.Н. 1985. Современные брахиоподы и проблемы батиальной зоны океана. М.: Наука. 247 с.
- Зезина О.Н. 1997. Современные брахиоподы в составе естественного донного биофильтра морей России. М.: ПИН РАН. 85 с.
- Кузьмина Т.В. 2006. Микроскопическая анатомия брахиоподы *Hemithyris psittacea* (Gmelin, 1790) (Rhynchonelliformea, Brachiopoda). Кандидатская диссертация по специальности 03.00.08 (биол. науки). М. 204 с.
- Кузьмина Т.В., Малахов В.В., Темерева Е.Н. 2006. Анатомия целомической системы замковой брахиоподы *Hemithyris psittacea* (Brachiopoda, Articulata) // Зоологический журнал. Т. 85. № 2. С. 1118–1127.
- Кузьмина Т.В. 2010. Брахиоподы // А.Б. Цетлин, А.Э. Жадан, Н.Н. Марфенин (ред.). Флора и фауна Белого моря: иллюстрированный атлас под редакцией. С. 224.
- Кузьмина Т.В., Темерева Е.Н. 2018. Особенности работы плектолофного лофофора брахиоподы *Coptothyris grayi* (Terebratulida, Rhynchonelliformea) // Вестник Московского университета. Серия 16: Биология. Т. 73. Вып. 3. С. 166–172.
- Малахов В.В. 1976. Некоторые стадии эмбрионального развития замковой брахиоподы *Cnismatocentrum sakhalensis parvum* и проблема эволюции способа закладки целомической мезодермы у беспозвоночных // Зоологический журнал. Т. 55. Вып. 1. С. 66–75.
- Малахов В.В. 1995. Проблема основного плана строения брахиопод и их положение в системе животного царства // Современное состояние и основные направления изучения брахиопод. М.: ПИН РАН. С. 51–82.
- Малахов В.В., Кузьмина Т.В. 2006. О метамерной природе латеральных мезентериев у брахиопод (Brachiopoda) // Доклады РАН. Т. 409. Вып. 5. С. 1–3.
- Ковалевский А.О. 1874. Наблюдение над развитием Brachiopoda // Известия Общества любителей естествознания, антропологии и этнографии. Т. 14. С. 1–40.
- Конжукова Е.Д. 1957. Плеченогие (брахиоподы) дальневосточных морей СССР // Исследование дальневосточных морей СССР. Т. 4. С. 5–84.
- Кузьмина Т.В., Малахов В.В., 2007. Организация лофофора брахиопод // Палеонтологический журнал. № 5. С. 1–18.
- Ратновская А.В., Кузьмина Т.В. 2022. Организация целомической системы лофофора *Coptothyris grayi* (Davidson, 1852) // Биология моря. Т. 48. Вып. 4. С. 262–272.
- Afzelius B.A., Ferraguti M. 1978. Fine structure of brachiopod spermatozoa // Journal of Ultrastructure Research. Vol. 63. P. 308–315.
- Altenburger A., Martinez P., Budd G.E., Holmer L.E. 2017. Gene Expression Patterns in Brachiopod Larvae Refute the “Brachiopod-Fold” Hypothesis // Frontiers in Cell and Developmental Biology. Vol. 5. P. 74–75.
- Altenburger A., Wanninger A., Holmer L.E. 2013. Metamorphosis in Craniiformea revisited: *Novocrania anomala* shows delayed development of the ventral valve // Zoomorphology. Vol. 132. No. 4. P. 379–387.
- Atkins D. 1959. The growth stages of the lophophore of the brachiopods *Platidia davidsoni* (Eudes Deslongchamps) and *P. anomioides* (Philippi), with notes on the feeding mechanism // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. Vol. 38. P. 103–132.
- Atkins D. 1960. The ciliary feeding mechanism of the Megathyridae (Brachiopoda), and the growth stages of the lophophore // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. Vol. 39. P. 459–479.
- Atkins D. 1961. The growth stage of the adult structure of the lophophore of the brachiopod *Megerlia truncata* (L.) and *M. echinata* (Fischer & Oehlert) // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. Vol. 41. P. 95–111.
- Beecher C.E. 1897. Morphology of the brachia // Bulletin of the United States Geological Survey. Vol. 87. P. 105–112.
- Bemmelen J.F. van. 1883. Untersuchungen über den anatomischen und histologischen Bau der Brachiopoda *Testicardina* // Jena: Zeitschrift für Naturwissenschaften. Bd. 16. S. 88–161.
- Bitner M.A. 2010. Biodiversity of shallow-water brachiopods from New Caledonia, SW Pacific, with description of a new species // Scientia Marina. Vol. 74. No. 4. P. 643–657.
- Bitner M.A., Logan A., Gischler E. 2008. Recent brachiopods from the Persian Gulf and their biogeographical significance // Scientia Marina. Vol. 72. No. 2. P. 279–285.
- Blochmann F. 1892. Untersuchungen über den Bau der Brachiopoden. Pt. 1. Die Anatomie von *Crania anomala* (Müller). Jena: Gustav Fischer. 65 S.
- Blochmann F. 1900. Untersuchungen über den Bau der Brachiopoden. Pt. 2. Die Anatomie von *Discinisca lamellosa* (Broderip) und *Lingula anatina* (Bruguière). Jena: Gustav Fischer. 124 S.
- Bromley R.G., Surlyk F. 1973. Borings produced by brachiopod pedicles, fossil and recent // Lethaia. Vol. 6. P. 349–365.
- Bulman O.M.B. 1939. Muscle systems of some inarticulate brachiopods // Geological Magazine. Vol. 76. P. 434–444.
- Butler A.D., Eitel M., Wörheide G., Carlson S.J., Sperling E.A. 2018. Phylogenomic analysis of Brachiopoda: revealing the evolutionary history of biomineralization with an integrated palaeontological and molecular approach // Brachiopods in a changing planet: from the past to the future. 8th International Brachiopod Congress. Abstract Volume. Milan. P. 37.
- Chuang S.H. 1983a. Brachiopoda // K.G. Adiyodi, R.G. Adiyodi (eds.). Reproductive Biology of Invertebrates.

- Spermatogenesis and Sperm Function. Vol. II. John Wiley and Sons Ltd. P. 517–530.
- Chuang S.H. 19836. Brachiopoda // K.G. Adiyodi, R.G. Adiyodi (eds.). Reproductive Biology of Invertebrates. Oogenesis, Oviposition and Oosorption. Vol. I. John Wiley and Sons Ltd. P. 571–584.
- Cooper G.A. 1959. Genera of Tertiary and recent rhynchonelloid brachiopods // Smithsonian miscellaneous collections. Vol. 139. No. 5. P. 1–90.
- Cooper G.A. 1983. The Terebratulacea (Brachiopoda), Triassic to recent: A study of the brachidia (loops) // Smithsonian contributions to paleobiology. Vol. 50. P. 1–445.
- Dumeril A. 1806. Zoologie analytique ou méthode naturelle de classification des animaux. Paris. 344 p.
- Ekman T. 1896. Beiträge zur Kenntnis des Steiles der Brachiopoden // Zeitschrift für Wissenschaftliche Zoologie. Bd. 62. S. 169–249.
- Emig C.C. 1997. Ecology of inarticulate brachiopods // R.L. Kaesler (ed.). Treatise on Invertebrate Paleontology. Part H. Brachiopoda. Vol. 1. Introduction. Colorado, and Lawrence, Kansas: The Geological Society of America, Inc. and the University of Kansas Boulder. P. 473–495.
- Gaspard D., Marin F., Guichard N., Morel S., Alcaraz G., Luquet G. 2008. Shell matrices of Recent rhynchonelliform brachiopods: microstructures and glycosylation studies // Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh. Vol. 98. P. 415–424.
- Hancock A. 1859. On the organization of the Brachiopoda // Philosophical Transactions of the Royal Society. Vol. 148. P. 791–869.
- Harper D.A.T., Popov L.E., Holmer L.E. 2017. Brachiopods: origin and early history // Palaeontology. Vol. 60. No. 5. P. 609–631.
- Hatschek B. 1888. Lehrbuch der Zoologie. Jena: Fisher. 432 S.
- Hodgson A.N., Reunov A.A. 1994. Ultrastructure of the spermatozoon and spermatogenesis of the brachiopods *Discinisca tenuis* (Inarticulata) and *Kraussina rubra* (Articulata) // Invertebrate Reproduction and Development. Vol. 25. No. 1. P. 23–31.
- Hyman L.H. 1959. The Invertebrates. Vol. 5. Smaller Coelomate Groups. N.Y.: McCraw-Hill. P. 516–609.
- Iwata K. 1982. Ultrastructure and calcification of the shells in inarticulate brachiopods Part 2. Ultrastructure of the shells of *Glottidia* and *Discinisca* // Journal of the Geological Society of Japan. Vol. 88. P. 957–966.
- James M.A. 1997. Brachiopoda: Internal Anatomy, Embryology, and Development // F.W. Harrison, R.M. Woollacott (eds.). Microscopic Anatomy of Invertebrates. Vol. 13: Lophophorates, Entoprocta, and Cyclophora. N.Y.: Wiley-Liss, Inc. P. 297–407.
- James M.A., Ansell A.D., Collins M.J., Curry G.B., Peck L.S., Rhodes M.C. 1992. Biology of living brachiopods // Advances in Marine Biology. Vol. 28. P. 175–387.
- Kuzmina T.V. 2021. New data on the development of the brachiopod *Hemithiris psittacea* (Rhynchonelliformea: Rhynchonellida) // Invertebrate Zoology. Vol. 18. No. 3. P. 321–331.
- Kuzmina T.V., Kuzmin V.S., Bogomolova E.V., Malakhov V.V. 2024. Organization of the blood system of rhynchonellid brachiopod *Hemithiris psittacea* (Brachiopoda: Rhynchonelliformea) // Journal of Experimental Zoology, Part A. In press.
- Kuzmina T.V., Malakhov V.V. 2015. The accessory hearts of the articulate brachiopods *Hemithiris psittacea* // Zoomorphology. Vol. 134. P. 25–32.
- Kuzmina T.V., Malakhov V.V. 2009. Structure of the ovary of the articulate brachiopod *Hemithiris psittacea* (Rhynchonelliformea, Brachiopoda) with special reference to connective tissue pillars // Invertebrate Reproduction and Development. Vol. 53. No. 1. P. 33–43.
- Kuzmina T.V., Malakhov V.V. 2011. The periesophageal celom of the articulate brachiopod *Hemithiris psittacea* (Rhynchonelliformea, Brachiopoda) // Journal of Morphology. Vol. 272. P. 180–190.
- Kuzmina T.V., Malakhov V.V., Temereva E.N. 2019. Larval development of the brachiopod *Coptothyris grayi* (Davidson, 1852) (Terebratulida: Rhynchonelliformea) and the evolution of brachiopod life cycles // Invertebrate Zoology. Vol. 16. No. 1. P. 27–40.
- Kuzmina T.V., Ratnovskaya A.A., Madison A.A. 2021. Lophophore Evolution from the Cambrian to date // Paleontological Journal. Vol. 55. P. 1109–1140.
- Kuzmina T.V., Temereva E.N. 2019. Organization of the lophophore in the deep-sea brachiopod *Pelagodiscus atlanticus* and evolution of the lophophore // Organisms Diversity and Evolution. Vol. 19. P. 31–39.
- Kuzmina T.V., Temereva E.N. 2021a. Ultrastructure of ganglia in the brachiopod *Coptothyris grayi* and its phylogenetic significance // Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research. Vol. 59. No. 2. P. 376–386.
- Kuzmina T.V., Temereva E.N. 2021b. Tentacle muscles in brachiopods: Ultrastructure and relation to peculiarities of lifestyle // Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution. Vol. 338. No. 3. P. 192–208.
- Kuzmina T.V., Temereva E.N. 2024a. Structure of the oral tentacles of early ontogeny stage in brachiopod *Hemithiris psittacea* (Rhynchonelliformea, Rhynchonellida) // Journal of morphology. In press.
- Kuzmina T.V., Temereva E.N. 2024b. Two Sources of Mesoderm in Brachiopods // Doklady Biological Sciences. Vol. 1. P. 1–3.
- Kuzmina T.V., Temereva E.N., Malakhov V.V. 2016. Structure of the main heart of articulate brachiopod *Hemithiris psittacea*: morphological evidence of dual function // Zoologischer Anzeiger. Vol. 262. P. 1–9.
- Kuzmina T.V., Temereva E.N., Malakhov V.V. 2018. Ultrastructure of the lophophoral coelomic lining in the brachiopod *Hemithiris psittacea*: functional and evolutionary significance // Zoomorphology. Vol. 137. No. 2. P. 257–272.
- Lacaze-Duthiers F.J.H. 1861. Histoire naturelle des Brachiopodes vivantes de la Méditerranée. Iie Monographie. Histoire naturelle de la Thécide (*Thecidium mediterraneum*) // Annales des sciences naturelles Zoologie. Série 4. Vol. 15. P. 259–330.
- Logan A. 2004. Ecological, reproductive and ontogenetic features in *Pajaudina atlantica* Logan (Thecideidae, Brachiopoda, recent) from the Canary Islands // Marine Ecology. Vol. 25. No. 3. P. 207–215.

- Long J.A., Stricker S.A. 1991. Brachiopoda // A. Geise, J.S. Pearce, V.B. Pearce (eds.). *Reproduction of Marine Invertebrates*. Vol. 6. Blackwell Scientific. California. P. 47–84.
- Lüter C. 1995. Ultrastructure of the metanephridia of *Terebratulina retusa* and *Crania anomala* (Brachiopoda) // *Zoomorphology*. Vol. 115. P. 99–107.
- Lüter C. 2007. Anatomy // P.A. Selden (ed.). *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Part H. Brachiopoda. Vol. 6. Supplement. Colorado, and Lawrence, Kansas: The Geological Society of America, Inc. and the University of Kansas Boulder. P. 2321–2355.
- Madison A.A., Kuzmina T.V. 2019. Early Paleozoic brachiopod larva: true larva, not a juvenile // *Invertebrate Zoology*. Vol. 16. No. 1. P. 41–47.
- Malakhov V.V., Kuzmina T.V., Madison A.A. 2021. Classification of planktonic stages of extant brachiopods // *Invertebrate Zoology*. Vol. 18. No. 2. P. 95–104.
- Nielsen C. 1991. The development of the brachiopod *Crania* (*Neocrania*) *anomala* (O. F. Müller) and its phylogenetic significance // *Acta Zoologica* (Stockholm). Vol. 72. No. 1. P. 7–28.
- Passamaneck Y.J., Hejnal A., Martindale M.Q. 2015. Mesodermal gene expression during the embryonic and larval development of the articulate brachiopod *Terebratalia transversa* // *EvoDevo*. Vol. 6. Art. 10.
- Percival E. 1944. A contribution to the life-history of the brachiopod *Terebratella inconspicua* Sowerby // *Transactions of the Royal Society of New Zealand*. Vol. 74. P. 1–23.
- Percival E. 1960. A contribution to the life history of the brachiopod *Tegulorhynchia nigricans* // *Quarterly Journal of Microscopical Science*. Vol. 101. P. 439–458.
- Plandin F.A., Temereva E.N. 2023. Anatomical data on *Novocrania anomala* (Brachiopoda: Craniiformea) support the “brachiopod fold” hypothesis // *Invertebrate zoology*. Vol. 20. No. 3. P. 269–279.
- Reed C.G., Cloney R.A. 1977. Brachiopod tentacles: ultrastructure and functional significance of the connective tissue and myoepithelial cells in *Terebratalia* // *Cell and Tissue Research*. Vol. 185. P. 17–42.
- Robinson J. 2014. The muscles, body wall and valve-opening mechanism of extant craniid (inarticulated) brachiopods // *Journal of Natural History*. Vol. 48. No. 21–22. P. 1231–1252.
- Rudwick M.J.S. 1961. ‘Quick’ and ‘catch’ adductor muscles in brachiopods // *Nature*. Vol. 191. P. 1021.
- Rudwick M.J.S. 1962. Filter-feeding mechanisms in some brachiopods from New Zealand // *Zoological Journal of the Linnean Society*. Vol. 44. P. 592–615.
- Rudwick M.J.S. 1970. *Living and Fossil Brachiopods*. London: Hutchinson and Co. Ltd. 199 p.
- Sawada N. 1973. Electron microscope studies on gametogenesis in *Lingula unguis* // *Zoological Magazine*. Vol. 82. No. 3. P. 178–188.
- Schneider K.C. 1902. *Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tier*. Jena: Gustav Fischer. 988 S.
- Shiple A. 1895. *Brachiopods (Recent)* // *Cambridge Natural History*. Vol. 3. P. 463–490.
- Strathmann R. 1973. Function of lateral cilia in suspension feeding of Lophophorates (Brachiopoda, Phoronida, Ectoprocta) // *Marine Biology*. Vol. 23. P. 129–136.
- Temereva E.N. 2017. Ultrastructure of the coelom in the brachiopod *Lingula anatina* // *Journal of Morphology*. Vol. 278. No. 7. P. 997–1011.
- Temereva E.N. 2022. First Modern Data on the Lophophore Nervous System in Adult *Novocrania anomala* and a Current Assessment of Brachiopod Phylogeny // *MDPI Biology*. Vol. 11. Art. 406.
- Temereva E.N., Kuzmina T.V. 2018. Spermatogenesis in the deep-sea brachiopod *Pelagodiscus atlanticus* and the phylogenetic significance of spermatozoon structure // *Journal of Morphology*. Vol. 279. No. 11. P. 1579–1589.
- Temereva E.N., Kuzmina T.V. 2021. The nervous system of the most complex lophophore provides new insights into the evolution of Brachiopoda // *Scientific Report*. Vol. 11. Art. 16192.
- Temereva E.N., Tsitin E.B. 2015. Modern data on the innervations of the lophophore in *Lingula anatina* (Brachiopoda) support the monophyly of the lophophorates // *PLoS One*. Vol. 10(4). P. 1–29.
- Williams A. 1968. A history of skeletal secretion among articulate brachiopods // *Lethaia*. Vol. 1. P. 268–287.
- Williams A. 1970. Spiral growth of the laminar shell of the Brachiopod *Crania* // *Calcified Tissue Research*. Vol. 6. P. 11–19.
- Williams A. 1977. Differentiation and growth of the brachiopod mantle // *American Zoologist*. Vol. 17. P. 107–120.
- Williams A., Brunton C.H.C., Carlson S.J. 1997. *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Part H. Brachiopoda. Vol. 1. Introduction. Colorado, and Lawrence, Kansas: The Geological Society of America, Inc. and the University of Kansas Boulder. 539 p.
- Williams A., Brunton C.H.C., Carlson S.J. 2007. *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Part H. Brachiopoda. Vol. 6: Supplement. Colorado, and Lawrence, Kansas: The Geological Society of America, Inc. and the University of Kansas Boulder. 3226 p.
- Williams A., Mackay S., Cusack M. 1992. Structure of the organo-phosphatic shell of the brachiopod *Discinisca* // *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B*. Vol. 337. P. 83–104.
- Williams A., Rowell A.J. 1965. *Morphology* // R.C. Moore (ed.). *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Part H. Brachiopoda. New York and Lawrence: Geological Society of America and University of Kansas Press. P. 57–138.
- Yatsu N. 1902. On the development of *Lingula anatina* // *Journal of the College of Science, Imperial University, Tokyo, Japan*. Vol. 17. No. 4. P. 1–112.
- Ye F., Crippa G., Angiolini L., Brand U., ... Schmahl W. 2018. Mapping of recent brachiopod microstructure: A tool for environmental studies // *Journal of Structural Biology*. Vol. 201. No. 3. P. 221–236.

Учебно-методическое пособие

КУЗЬМИНА Татьяна Валерьевна
МАДИСОН Анна Андреевна

Руководство для большого практикума по зоологии беспозвоночных: Брахииподы.

Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2024. 83 с.
при участии ИП Михайлова К.Г.

Редактор издательства К.Г. Михайлов
Верстка: М.В. Скороходова

Для заявок: 123100, Москва, а/я 16, Издательство КМК
электронный адрес mikhailov2000@gmail.com
<http://avtor-kmk.ru>

Формат 60х90/8. Объем 10,5 печ.л. Бум. мелованная.

Подписано в печать 19.02.2024. Тираж 150 экз.

Отпечатано в ООО «Фотоэксперт».

109316 Москва, Волгоградский проспект, д.42, корп.5, эт.1, пом. I, комн. 6.3-23Н