

Кто такие форониды?

Е.Н.Темерева, В.В.Малахов

Зоологи XVIII—XIX вв. обладали весьма богатым воображением: немало морских червей и моллюсков носят имена шаловливых нимф, грозных и прекрасных античных богинь. Форонида — внучка пелопонесского царя Форонея — упоминается в одноименной поэме древнегреческого поэта Гелланика и в «Метаморфозах» римского поэта-изгнанника Овидия Назона. Любителям древнегреческих мифов она более известна под именем Ио, которую соблазнил любвеобильный Зевс. Превращенная в корову и преследуемая ревнивой Герой, несчастная Ио в конце концов оказалась в Египте, где родила сына и вновь приняла человеческий облик. В эллинистическом Египте ее стали отождествлять с древней богиней Изидой (сестрой и женой Осириса), которую египтяне также изображали в виде коровы или женщины с рогами на голове. В честь многострадальной Форониды—Ио—Изиды и была названа небольшая группа морских беспозвоночных животных, открытых более полутора веков назад [1].

Как несправедливо порой различаются типы животных по числу входящих в них видов! Членистоногих, к примеру, описано около 1.5 млн видов (и еще не менее 30 млн, как предполагают многие зоологи, еще ждут своего описания), моллюсков — около 100 тыс., хордовых (включая позвоночных) — 50 тыс., а форонид — только 12 (нет, не тысяч, а просто видов!), кото-



Владимир Васильевич Малахов, член-корреспондент РАН, заведующий кафедрой зоологии беспозвоночных животных Московского государственного университета им.М.В.Ломоносова. Специалист в области сравнительной анатомии и эмбриологии беспозвоночных. Член редколлегии журнала «Природа».



Елена Николаевна Темерева, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник той же кафедры. Специалист в области строения и развития морских беспозвоночных.

рые распределены между двумя родами — *Phoronis* и *Phoronopsis*. И тем не менее строение и развитие этих организмов столь необычны, что зоологи, не колеблясь, выделили их в отдельный тип животного царства.

Как же могло получиться, что так сильно отличающаяся от других группа животных представлена всего дюжиной видов? Может быть, форониды — это реликт большого (насчитывавшего когда-то многие сотни и тысячи видов) и процветавшего таксона, от которого до наших дней дожили лишь жалкие

остатки былого разнообразия? Или на протяжении всей эволюции форониды так и оставались небольшой по числу видов и монолитной по строению группой? Увы, достоверные палеонтологические остатки форонид неизвестны, а по распространению современные их сородичи не похожи на реликты. Реликтовые группы обычно имеют небольшой ареал, часто разорванный на два или несколько участков, которые разделены расстоянием в тысячи километров. А форониды населяют все моря и океаны нашей планеты, при

этом большинство видов — космополиты. Они заселили и тропики, и высокие широты, и приливо-отливную полосу, и глубины в сотни метров (находки форонид известны до глубины 390 м). Этих животных можно найти и в полносолёных морях, и в сильно распреснённых окраинах Мирового океана, таких как Черное или Балтийское моря. Более того, форониды поселяются и в устьях рек. Известны находки *Phoronopsis albomaculata* из р.Брисбен в Австралии [2] и *Ph.harmeri* из устья р.Туманной на границе России и КНДР. Да и численность форонид в морских сообществах весьма впечатляет. Так, в Амурском заливе Японского моря, вблизи Владивостока, плотность поселений *Ph.harmeri* в 2006 г. составляла около 50 тыс. экз./м²! Неудивительно, что осенью в период размножения этого вида поверхностный слой воды розовеет от обилия его личинок (актинотрох) — до 1 тыс. экз./см³ (!). А максимально известная плотность поселений взрослых форонид — 93 тыс.

экз./м² [3]. Так что роль форонид в морских сообществах отнюдь не мала. Можно только пожалеть, что морские биологи уделяют им мало внимания. Даже специалисты считают форонид, нередко путая их с другими животными (чаще всего с обитающими в трубках кольчатыми червями), редкими и не играющими сколько-нибудь важной роли в функционировании морских экосистем.

Ничего лишнего

Форониды — розовые, желтоватые или зеленоватые червеобразные организмы — обитают в трубках, которые построены из частиц ила или песка, склеенных выделениями этих животных. Многие виды сверлят известняк или раковины моллюсков и поселяются в проточенных ходах. Для разрушения такого твердого субстрата, как камни или раковины, вероятно, используются какие-то кислоты (выделения желез), однако детали этого процесса пока не изучены.

Часто форониды делят кров с другими животными. Так, *Phoronis australis* живет только в стенках трубок одиночных кораллов — цериантарий, и нигде больше. В одной цериантарии можно найти 20—50, а изредка и до 100 форонид [4]. Маленький *Phoronis ovalis*, обычно сверлящий раковины моллюсков, иногда попадает в губках. Необычный факт из биологии форонид был недавно установлен сотрудниками Института биологических проблем Севера ДВО РАН. Оказалось, что в бухте Нагаева, вблизи Магадана, живут *Phoronis ijimai*, которые поселяются в толще раковин морской улитки *Littorina squalida*. Эти раковины служат домиками для раков-отшельников *Pagurus middendorffii*. Во время отлива раки-отшельники бегают по обсохшему берегу, и форониды, спрятавшись в трубки, выдерживают многочасовое осушение. На Тихоокеанском побережье США (залив Кус-Бэй в штате Орегон) форониды *Phoronis pallida* поселяются в глубоких Y-образных



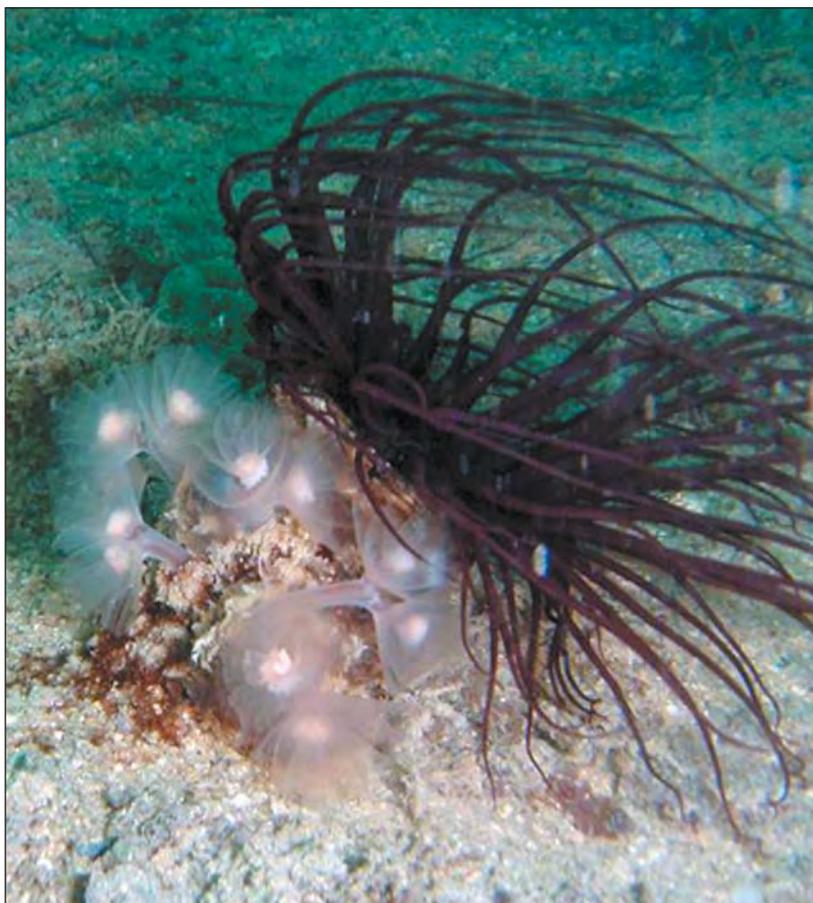
Форониды *Phoronopsis harmeri*: в трубках (слева), животное, вынутое из трубки (в центре), и головной конец его тела с двумя группами щупалец. По оси каждого щупальца проходит кровеносный сосуд.

Фото Е.Н.Темеревой

норах литоральной креветки *Upogebia pugettensis* [5]. Чтобы достать этих форонид, взрослому человеку нужно почти по самую шею запустить руку в нору креветки.

Длина тела форонид сильно варьирует: от 1,5 мм (у сверлильщика *Ph.ovalis*) до 45 см (у поселяющегося в толще песчаного грунта *Phoronopsis californica*). На переднем конце тела форониды несут ловчий аппарат — лофофор, который состоит из большого числа ресничных щупалец. Выставляя щупальца из трубки, форониды профильтровывают воду и улавливают одноклеточные водоросли, мелких личинок других беспозвоночных животных и другую съедобную мелочь. Щупальца лофофора располагаются в виде подковы или двойной спирали. По оси каждого из них проходит слепой кровеносный сосуд, по которому кровь движется то вверх, то вниз. Через щупальца происходит дыхание и частично выделение продуктов обмена.

Когда мы говорим «передний конец тела форонид», стоит лишний раз задуматься, правильно ли это? Ведь на том конце тела, который высовывается из трубки, расположен не только рот, но и анус, так что определение концов и сторон тела форонид — непростой вопрос, и мы к нему еще вернемся. Из-за того что рот и анус сближены, кишечник форонид представляет собой U-образную трубку. Ото рта он тянется вниз (так и хочется сказать: «к заднему концу тела», но поостережемся это делать) до тонкостенного расширенного вздутия — ампулы, и поворачивает вверх. Стенка тела форонид содержит мощную кольцевую и продольную мускулатуру, которая позволяет животному быстро втягиваться в трубку в минуту опасности. В море немало желающих полакомиться нежными щупальцами лофофора, и надо уметь мгновенно скрыть в трубке столь важный орган.



Phoronis australis в трубке цериантарии. Справа сверху — темно-вишневые щупальца цериантарии, слева внизу — передние концы тел пяти особей форонид. Глубина 3 м, побережье Хорватии. Максимальный диаметр венчика щупалец равен 15—19 мм.

Фото Х.Чизмека



Phoronis hippocrepia на скальном субстрате. Глубина 20 м, Азорские о-ва. Диаметр венчика, образованного щупальцами, составляет 5—7 мм.

Фото П.Виртца

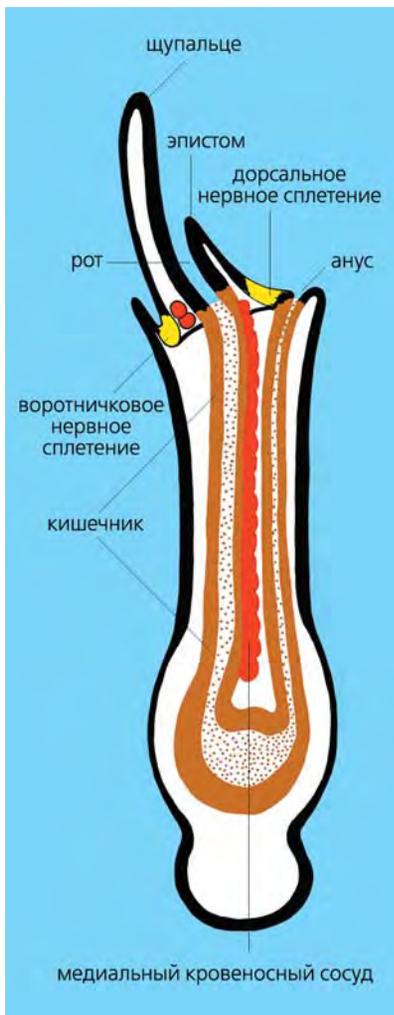
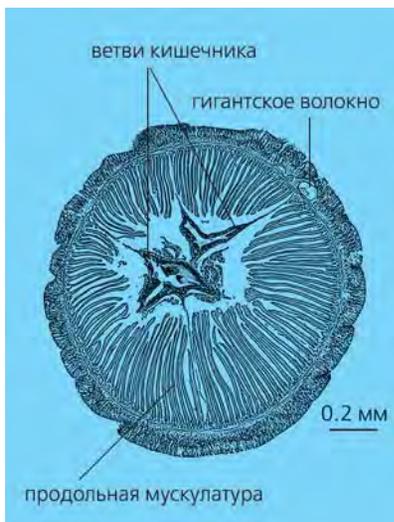


Схема продольного среза тела форонида.



Поперечный срез через середину тела *Ph.harmeri*.

У многих морских животных, которым надо быстро прятаться в норки или трубки, есть особое нервное волокно «гигантских» размеров, позволяющее быстро проводить нервный импульс от переднего конца к мышцам. У форонид оно диаметром до 0.1 мм, т.е. в 100 раз толще обычных отростков нервных клеток. Правда, во всем остальном нервная система форонид очень проста. В ней нет ни нервных ганглиев, ни нервных стволов, так, — сгущения сети нервных клеток в основании щупалец и в эпителии эпистома — лопасти, прикрывающей рот. Ни глаз, ни других специализированных органов чувств у форонид тоже нет. Да и зачем им сложная нервная система и специализированные органы чувств? Во взрослом состоянии они никогда не покидают трубку, никуда не спешат, и вся их задача — вовремя спрятать лофофор. Впрочем, если это сделать не удалось, откушенный передний конец вместе с лофофором через некоторое время восстанавливается.

А вот кровеносная система форонид устроена очень сложно. Она замкнута и состоит из нескольких главных сосудов и множества капилляров. Сердца нет, но сосуды снабжены мышечными стенками, которые, сокращаясь, гонят кровь в определенном направлении. Кровь у форонид ярко-красная, и гемоглобин в ней не растворен в плазме крови, как это обычно бывает у беспозвоночных, а содержится в специализированных клетках-эритроцитах. Эти крупные шарообразные клетки почти в 1.5 раза больше эритроцитов человека. Сложная кровеносная система форонидам нужна, чтобы обеспечить перенос кислорода от щупалец, выставленных в воду, в глубь туловища, скрытого в трубке. Заметим, что трубки форонид глубоко (иногда на десятки сантиметров) погружены в грунт и большая часть тела находится в лишенных кислорода слоях осадка.

Все продумано

Форониды — сестонофаги. Этим страшным словом биологи называют те организмы, которые питаются взвесью из толщи воды. На суше такое питание невозможно из-за относительно низкой плотности воздуха. Поднимаемая порывами ветра взвесь (в том числе и мелкие живые организмы) быстро опускается на землю. Иное дело в воде. Плотность воды велика и легкие тельца планктонных организмов способны бесконечно долго парить в толще воды. Организмы планктона — один из главных компонентов сестона. В его состав входят еще и частицы мертвого органического вещества (детрита) — не менее важный элемент питания сестонофагов, и минеральная взвесь, скорее создающая им помехи, чем приносящая пользу. В море основная доля биологической продукции находится не на дне, а в толще воды. Вот почему огромное число видов морских животных питаются, отфильтровывая из толщи воды бактерий, одноклеточные водоросли, личинок беспозвоночных и детрит. При этом органы питания и дыхания обычно совмещены. Так питаются главные фильтраторы моря — двустворчатые моллюски, у которых эти функции выполняют жабры. Форониды улавливают пищу с помощью щупалец, однако долгое время оставалось неизвестно, как именно это происходит.

Щупальца лофофора форонид расположены в виде двурядной подковы: один ряд расположен перед ртом, а другой — за ним. На концах подковы (у крупных видов они закручены в виде двух симметричных спиралей) ряды сливаются. Каждая клетка эпидермиса щупалец несет один жгутик-ресничку. Их густота зависит от формы клеток эпидермиса — они бывают столбчатые или прямоугольные. По бокам щупалец проходят две густых полосы латеральных

ресничек, которые гонят воду — она входит в лофофор сверху в промежуток между щупальцами, а выходит с боков. Полосы ресничек проходят также по фронтальным поверхностям щупалец, ряды которых обращены друг к другу. Кроме того, вдоль каждого щупальца, между боковыми и фронтальной полоской, расположены еще два ряда неподвижных жестких латерофронтальных ресничек, которые задерживают несущиеся с потоком воды частицы и отбрасывают их на фронтальную поверхность щупальца. Реснички фронтальной поверхности гонят задержанные частицы к основанию щупалец. Там они попадают в выстланный ресничками пищевой желобок между двумя рядами щупалец, по которому транспортируются ко рту.

Расстояние между латерофронтальными ресничками составляет около 1 мкм — через такой фильтр могут проникнуть только самые мелкие бактерии — кокки. Но 1 мкм — это нижний размер сита, а ведь должен быть и верхний. Надо ртом форонид возвышается эпистом, который продолжается в обе стороны в виде складки эпителия. Вот эта складка и определяет верхний размер частиц, попадающих в ресничный пищевой желобок. Дело в том, что густые реснички находятся только на той стороне эпистомной складки, которая обращена к наружному ряду щупалец, а редкие реснички — на противоположной стороне. Щупальца наружного ряда имеют густые фронтальные реснички по всей длине до самого основания, а щупальца внутреннего — на некотором расстоянии от основания утрачивают густую ресничную выстилку. Уловленные частицы транспортируются по фронтальным поверхностям щупалец обоих рядов к их основаниям. Однако внизу, там, где щупальца наружного и внутреннего рядов почти соприкасаются, частицы захватываются густыми фронтальными ресничками щупалец

наружного ряда и далее транспортируются внутрь пищевого желобка. Расстояние между эпистомной складкой и фронтальными поверхностями щупалец наружного ряда служит фильтром, отсекающим слишком крупные частицы. Они не могут протиснуться в промежуток между наружными щупальцами и обращенной к ним поверхностью эпистомной складки. Обычно этот промежуток представляет собой подковообразную щель шириной около 12—15 мкм. Получается, что размер пищевых частиц, улавливаемых форонидами, находится в диапазоне от 1 до 12—15 мкм. В этот промежуток попадают мелкие одноклеточные водоросли, бактерии и частицы детрита. Более крупные частицы накапливаются в промежутке между складкой эпистома и внутренним рядом щупалец с противоположной стороны от пищевого желобка. Оттуда они медленно продвигаются на противоположную от рта сторону эпистома и выбрасываются во внешнюю среду.

Щупальца форонид очень подвижны. Изгибая их, форониды способствуют очищению лофофора от накопившихся частиц. Как и многие растительноядные формы, форониды при случае не брезгают крупной жи-

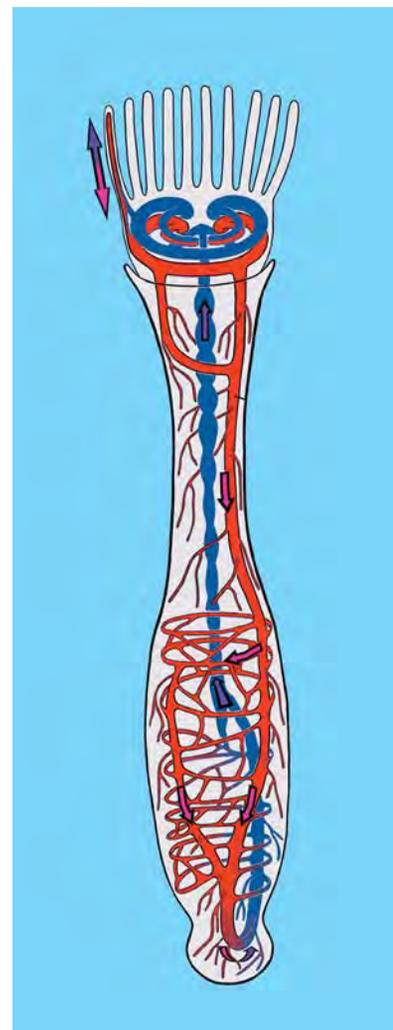
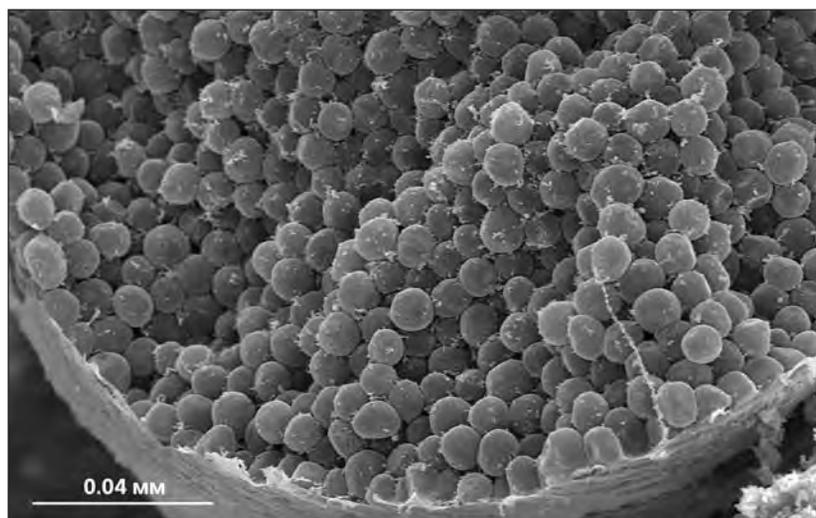


Схема строения кровеносной системы форонид. Стрелками показано направление кровотока.



Микрофотография эритроцитов в просвете кровеносного сосуда.

вотной пищей. Если в ловушку попадет личинка какого-нибудь беспозвоночного, щупальца изгибаются и отправляют добычу в рот, несмотря на то что размер добычи может быть много больше обычного.

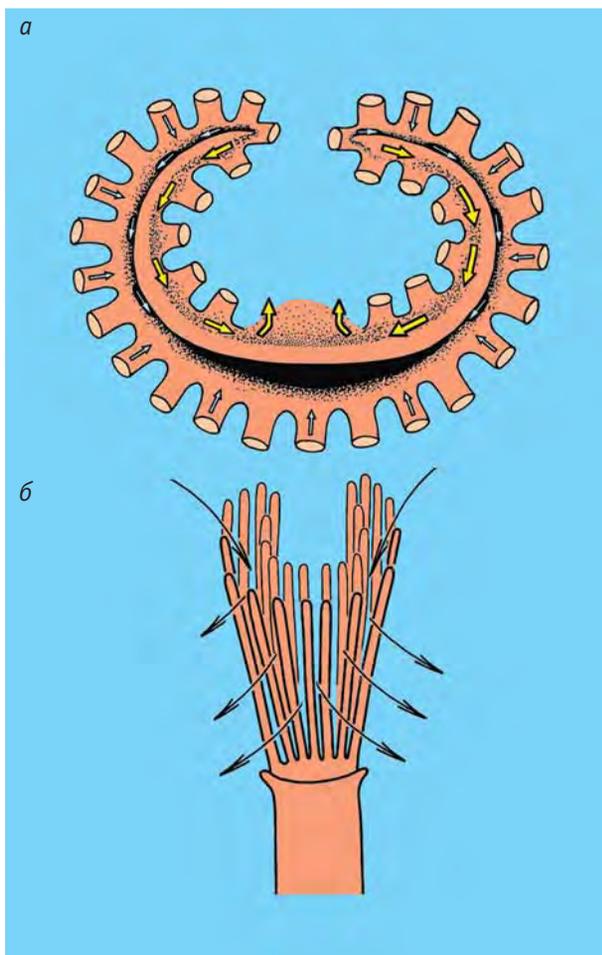
Метаморфозы

Среди форонид есть раздельнополые виды, но есть и гермафродиты. Сперматозоиды форонид очень необычны: они V-образной формы, при этом одна половинка — это ядро, а другая — жгутик [6]. Такой сперматозоид движется острым

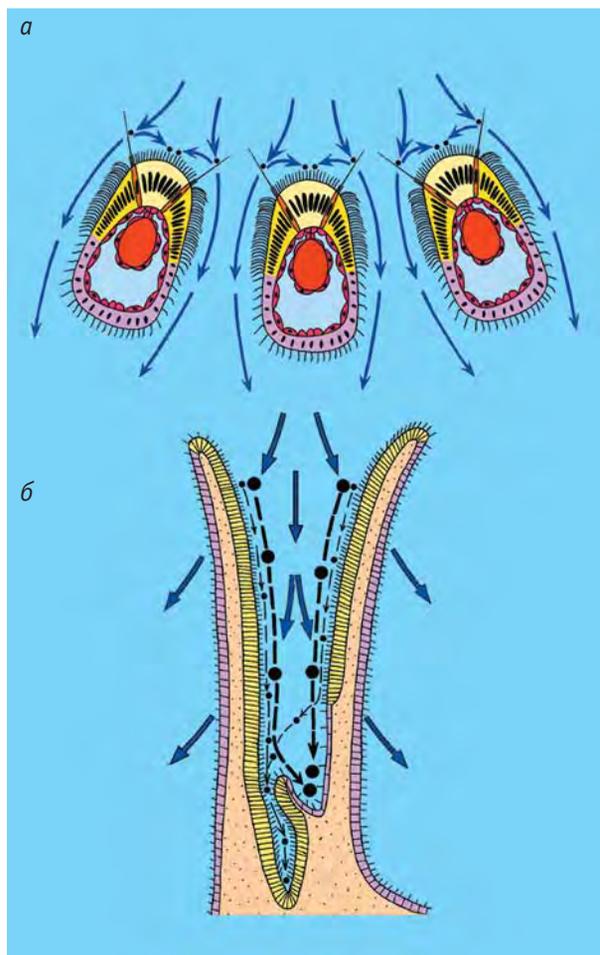
углом вперед и не предназначен для наружного оплодотворения в толще воды. Действительно, у форонид своеобразное, наружно-внутреннее, оплодотворение. В особых лофофоральных органах формируется специальный контейнер-сперматофор, в который упакованы сперматозоиды. Форониды часто образуют плотные поселения, где одна особь находится недалеко от другой, так что передать сперматофор соседу несложно. Однако у некоторых видов сперматофоры снабжены специальным плавником-зонтиком, поэтому могут более или менее долго находиться в толще

воды и переноситься с током воды на несколько метров [7]. Попад в лофофор другой особи, сперматофоры разрушаются, спермии проникают в полость тела и оплодотворяют яйцеклетки.

Яйцеклетки попадают во внешнюю среду оплодотворенными, иногда уже на стадиях дробления. У крупных видов все развитие протекает в толще воды, а более мелкие (преимущественно сверлящие) виды вынашивают потомство в лофофоре до стадии личинки актинотрохи. Только один, самый маленький, вид форонид (*Ph.ovalis*) развивается с непитающейся



Схемы движения пищевых частиц и токов воды в лофофоре. а — вид сверху, видны только основания щупалец; тонкими стрелками показано движение съедобных частиц в рот, толстыми — движение крупных несъедобных частиц в пространстве над эпистомом. б — вид сбоку; стрелками показано движение токов воды.



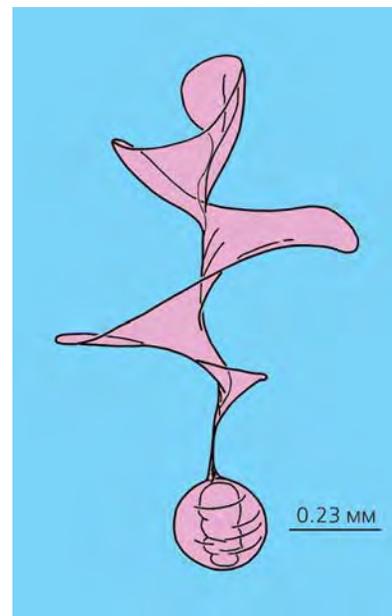
Схемы движения токов воды и пищевых частиц на щупальцах. а — поперечные срезы через щупальца, б — продольный срез через их внутренний и наружный ряды. Сплошными стрелками показано движение токов воды, тонкими прерывистыми — мелких пищевых частиц, толстыми прерывистыми — крупных несъедобных частиц.

личинкой, которая ползает по дну и вскоре прикрепляется на подходящем субстрате [8, 9]. У всех остальных видов личинки свободно плавают в толще воды и питаются одноклеточными планктонными водорослями.

Личинки форонид — актинотрохи (от греч. *αχτιδα* — луч и *τροχος* — колесо) совершенно не похожи на взрослых животных. Неудивительно, что немецкий зоолог Иоганн Мюллер, впервые обнаруживший их в планктоне в 1846 г., не колеблясь, описал их как самостоятельный вид животных *Abranchiata*. Только благодаря исследованиям российского зоолога и эмбриолога А.О.Ковалевского выяснилось, что *Actinotrocha branchiata* — это личинка форониды *Phoronis muelleri* [10]. С тех пор слово «актинотроха» используется как общее название для личинок форонид.

Все актинотрохи устроены по общему плану. На переднем конце — большая куполообразная предротовая лопасть, окаймленная ресничным шнуром. Под ней — рот, еще ниже — венчик ресничных щупалец, а за ними — цилиндрическое туловище с концевым ресничным кольцом (телотрохом) вокруг анального отверстия. По мере роста у личинок увеличивается число щупалец, дифференцируются отделы кишечника, появляются ярко-красные скопления эритроцитов. Зрелые актинотрохи необыкновенно красивы. Крупные прозрачные личинки *Ph.harmeri* медленно парят в воде, расставив в стороны многочисленные длинные щупальца. Через желтоватые покровы просвечивают ярко-красные скопления эритроцитов. У личинок *Ph.ijimai* окраска тела сочетает желтый, черный, коричневый и красный цвета. Пигментированный эпидермис делает этих актинотрох похожими на плюшевых медвежат.

Зрелая актинотроха — сложный организм. У нее три отдела вторичной полости тела, кровеносные сосуды и нервные ган-

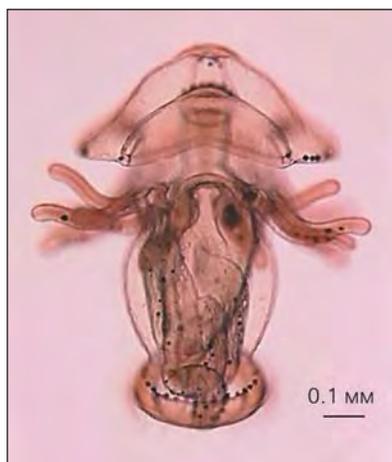


Спермии и сперматофор *Ph.harmeri* [7].

гли, которых нет у взрослых форм. Некоторые личинки обладают даже глазками. По мере развития на брюшной стороне актинотрохи формируется глубокое впячивание — так называемый метасомальный карман. Этому органу суждено сыграть важную роль в формировании тела будущей форониды.

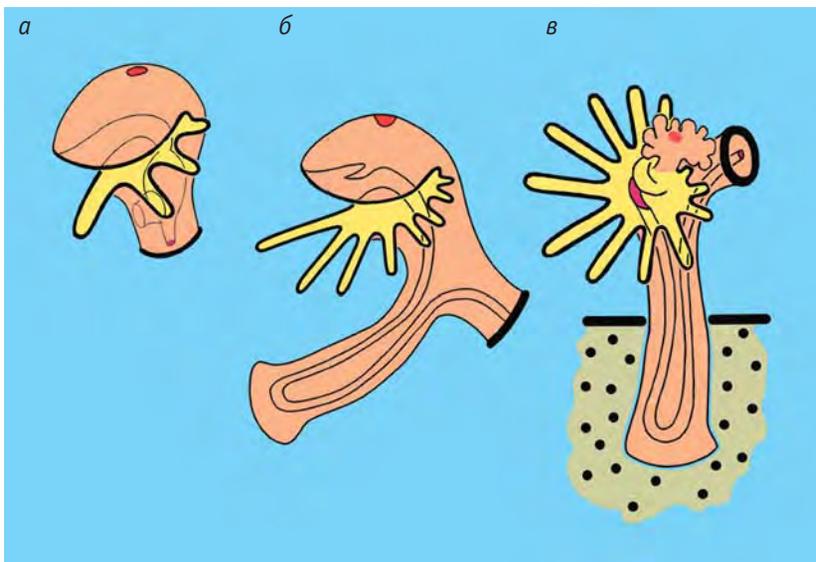
Метаморфоз форонид — удивительное и захватывающее зрелище. Начинается метаморфоз с того, что метасомальный

карман выворачивается и приобретает вид длинного червеобразного нароста на личинке. Уже на этой стадии хорошо заметна ампула — очень подвижный концевой участок тела, способный то раздуваться, как мяч, то вытягиваться в длинный язычок. Подвижность ампулы позволяет молодой форониде закапываться в грунт. Эпидермис вывернутого метасомального кармана постоянно выделяет большое количество клейкого



Актинотрохи форонид *Ph.harmeri* (слева), пойманной у побережья о.Сан-Хуан (Тихоокеанское побережье Северной Америки), и *Ph. ijimai*.

Фото Е.Н.Темеревой



Метаморфоз форонид. Личинка (а), личинка с вывернутым метасомальным выростом (б), осевшая метаморфизирующая форонидка (в).

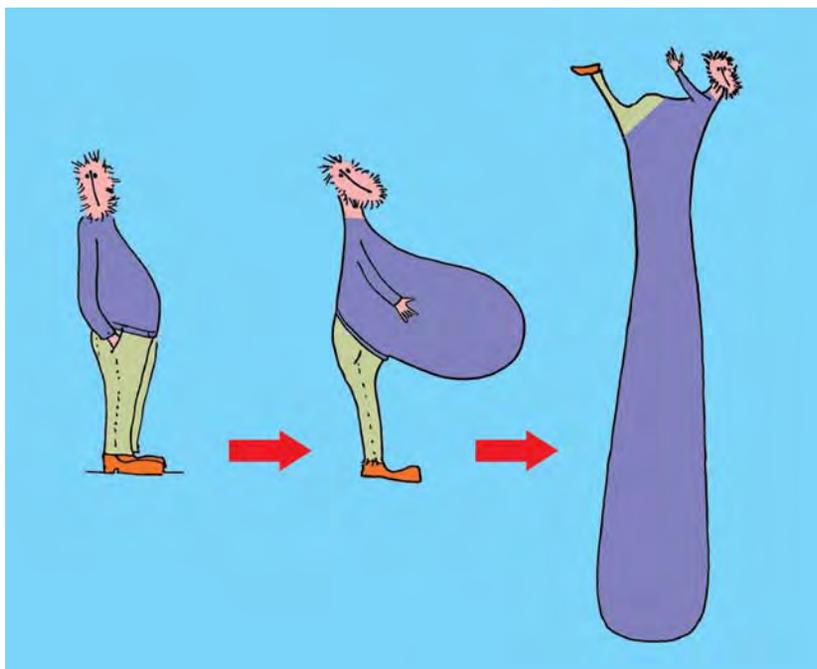
секрета, к которому приклеиваются частицы грунта и который намертво прикрепляет животное к субстрату. За счет этого секрета уже в первую минуту метаморфоза у форониды появляется тонкая прозрачная трубка. Выворачивание метасомально-

го кармана сопровождается втягиванием в него пищеварительной трубки и кровеносных сосудов личинки. В результате формируется U-образный изгиб кишечника, характерный для взрослых форонид. Вывернувшийся метасомальный кар-

ман — это и есть туловище будущей форониды, которое формируется под прямым углом к передне-задней оси личинки. А дальнейшая судьба некоторых других личиночных органов плачевна.

Метаморфоз требует энергии, и личинка подкрепляется, пожирая собственные органы. Первой приходит очередь предротовой лопасти. Она распадается на конгломераты клеток, которые биением жгутиков щупалец направляются ко рту и затягиваются в него. Увы, вместе с эпидермисом в рот попадают и нервные ганглии! Таким образом, предротовая лопасть личинки вместе с нервным центром становится первой пищей молодого животного, и с этого момента форониде придется обходиться без нервных ганглиев. Затем наступает очередь личиночных щупалец, которые также полностью или частично дегенерируют и используются в пищу. У *Ph.barmeri*, например, концы щупалец актинотрохи сморщиваются, отваливаются и попадают в рот. Основания личиночных щупалец дают начало щупальцам молодой форониды, которые первоначально располагаются в виде слегка вогнутого овала вокруг рта. В итоге уже через 15 мин после начала метаморфоза перед нами — молоденькая форонидка. На самом деле изменения еще не закончены: продолжается редукция телотроха, формируются новые кровеносные сосуды, развиваются нефридии и другие органы. Только через девять дней молодое животное приобретет окончательное сходство с взрослой форонидой.

События, происходящие в метаморфозе, позволяют разобратся в необычном плане строения взрослых форонид. Исходная переднезадняя ось (линия, соединяющая рот и анус) у взрослых форм оказывается укороченной на апикальном конце животного, который при фильтрации выставляется



Карикатура, которая помогает понять, что происходит при метаморфозе форонид, и одновременно служит предостережением тем, кто, подобно форонидам, ведет малоподвижный образ жизни и не соблюдает диету.

из трубки. Небольшая область между ртом и анусом соответствует спинной стороне. Зато брюшная сторона разрастается невероятно, прежде всего, из-за того что здесь развивается гигантский вырост, в который втягиваются кишечник и другие внутренние органы. Самая заглубленная в субстрат часть тела форонид, ампула, — это не задний конец тела (см. предостережение выше!), а середина брюшной стороны.

Как же возник такой необычный план строения? Вероятно, подвижные предки форонид в минуту опасности зарывались в мягкий грунт мускулистым выростом брюшной стороны. На основе этой защитной повадки сформировался новый план строения, согласно которому большинство внутренних органов переместились в сильно разросшийся и хорошо защищенный брюшной вырост*.

* Подробнее см.: Малахов В.В. Революция в зоологии: новая система билатерий // Природа. 2009. №3. С.40—54.

Недвусмысленное положение

Как это ни удивительно, именно таким небольшим и обособленным группам, как форониды, всегда уделяют повышенное внимание в статьях и книгах, посвященных эволюции животного царства. Это связано с тем, что такие группы нередко занимают промежуточное положение, связывая другие, гораздо более крупные, эволюционные стволы.

Положение форонид в системе животного царства всегда вызывало оживленные дискуссии. Вместе с плеченогими (Brachiopoda) и мшанками (Bryozoa) они традиционно соединяются зоологами в группу щупальцевых (Lophophorata), которые по совокупности признаков занимают промежуточное положение между первичноротыми (кольчатыми червями, моллюсками и членистоногими) и вторичноротыми (иглокожими, полухордовыми и хордовыми). Особенности эмбрио-

нального развития скорее сближают форонид, плеченогих и мшанок с вторичноротыми. В то же время исследования молекулярных филогенетиков, выполненные в последние полтора десятка лет, уверенно свидетельствуют об относительно близком родстве щупальцевых и так называемых трохофорных животных (кольчатых червей и моллюсков). На страницах научной печати появился новый таксон лофотрохофорных (Lophotrochozoa), объединяющий щупальцевых и трохофорных [11—13].

Если правы молекулярные биологи, то у щупальцевых животных, в том числе и у форонид, должны найтись признаки метамерии, ведь трохофорные животные (кольчатые черви и моллюски) — исходно метамерные формы. Действительно, оказалось, что личинки примитивных плеченогих — метамерные организмы [14], а недавно нашлись доказательства того, что метамерия сохраняется у плеченогих и во взрослом со-

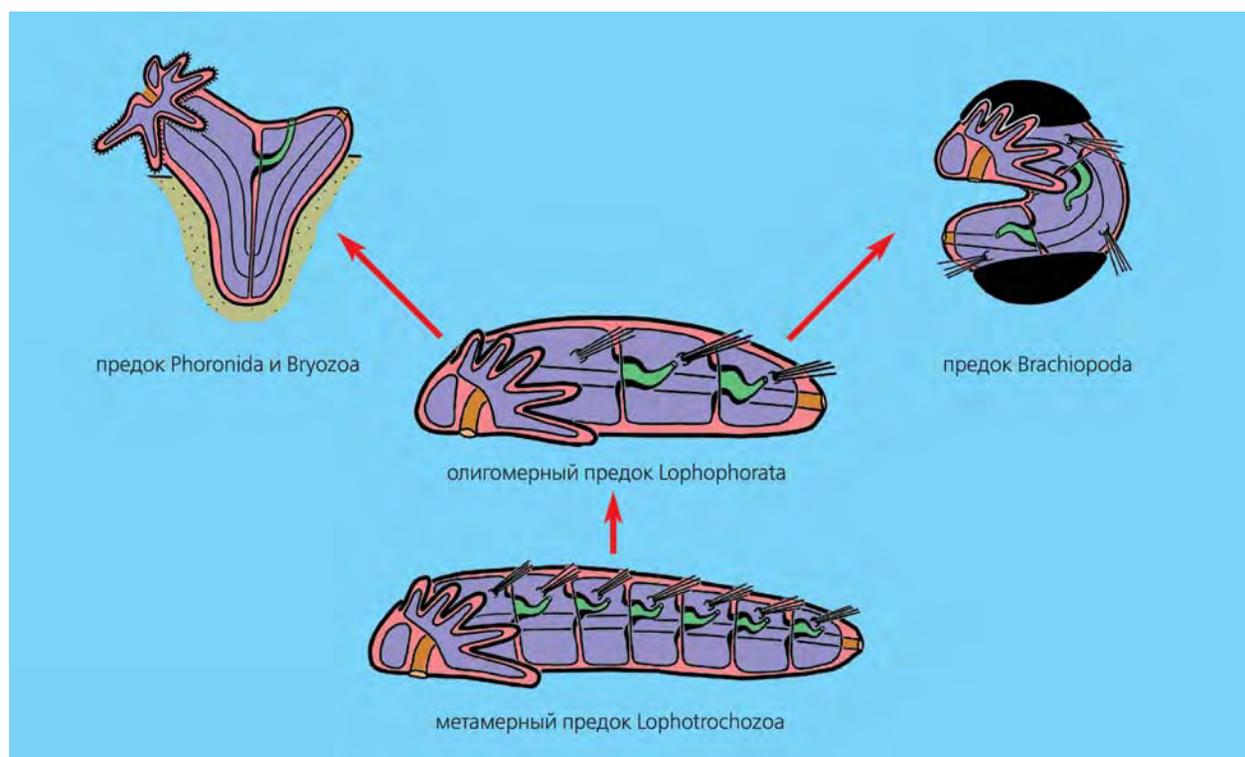


Схема эволюционных преобразований планов строения у лофофорат.

стоянии [15]. Что касается форонид, то на первый взгляд ни у личинок, ни у взрослых форм никакой метамерии нет (расчленение на три отдела — предротовую лопасть, щупальцевый и туловищный отделы — не является метамерией, так как эти отделы исходно разные, а метамеры, или сегменты, — это повторяющиеся элементы одного и того же отдела). Означает ли это, что, в отличие от плеченогих, форониды полностью утратили метамерию?

Анализ организации форонид показывает, что метамерия у форонид сохранилась, хотя и в сильно редуцированном виде. Если принять во внимание, что переднезадняя ось у взрослых форонид проходит перпендикулярно главной (апикально-базальной) оси, то туловищный отдел окажется расчлененным на два сегмента. Де-

ло в том, что у форонид помимо обычного спинно-брюшного мезентерия, на котором у всех животных подвешен кишечник, есть еще странные латеральные мезентерии. Они располагаются перпендикулярно к сильно укороченной переднезадней оси. Два латеральных мезентерия можно рассматривать как половинки перегородки (диссепимента) между двумя туловищными сегментами: передним и задним.

Есть важное доказательство того, что латеральные мезентерии представляют собой диссепимент. У метамерных животных на диссепиментах открываются воронки выделительных органов — нефридиев. Именно так обстоит дело и у форонид. Кстати, тот же признак позволяет узнать диссепименты в латеральных мезентериях плеченогих — на них тоже открываются

воронки нефридиев, только самих диссепиментов у плеченогих оказалось два, а туловищных сегментов — три [15].

Уменьшение числа туловищных сегментов до двух или трех связано с тем, что у щупальцевых переднезадняя ось тела (а это и есть ось метамерии) очень укорочена. Туловище у них растет совсем в другом направлении — перпендикулярно к переднезадней оси, как, напомним, у форонид. Тем не менее сам факт сохранения сегментации, пусть и в редуцированном виде, у форонид и плеченогих говорит о том, что общий предок щупальцевых и трохофорных был метамерным организмом. Так что, похоже, молекулярные биологи не так уж неправы, предполагая происхождение обеих групп от общего, и как мы теперь понимаем, метамерного, предка. ■

Работа выполнена при финансовой поддержке Роснауки (проект 02.740.11.0280) и Российского фонда фундаментальных исследований (проект 08-04-00991).

Литература

1. Wright T.S. // *Edinburgh N. Philos. J.* 1856. V.4. P.313—316.
2. Emig C.C., Boesch D.F., Rainer S. // *Rec. Austr. Mus.* 1977. V.30. №16. P.455—474.
3. Oliver J.S., Slattery P.N., Hulberg L.W. et al. // *Techn. Rep.* 1977. V.77. P.1—186.
4. Emig C.C. // *Adv. Mar. Biol.* 1982. V.19. P.1—89.
5. Santagata S. // *Evol. Dev.* 2002.V.4. P.28—42.
6. Reunov A., Klepal W. // *Helgol. Mar. Res.* 2004. V.58. №1. P.1—17.
7. Zimmer R.L. // *J. Morphol.* 1967. V.121. №2. P.159—178.
8. Silén L. // *Act. Zool.* 1954. V.35. P.215—257.
9. Grobe P. // <http://www.diss.fu-berlin.de/2008/81/chapter2.pdf>
10. Ковалевский А.О. // *Зап. Импер. АН. СПб.*, 1867. Т.2. С.1—35.
11. Halanych K.M., Bacheller J.D., Aguinaldo A.M.A. et al. // *Science.* 1995. V.267. P.1641—1643.
12. Passamanek Y.J., Halanych K.M. // *Evol. Dev.* 2004. V.6. P.275—281.
13. Passamanek Y., Halanych K.M. // *Mol. Phyl. Evol.* 2006. V.40. P.20—28.
14. Nielsen C. // *Acta Zool. (Stokholm).* 1991. V.72. P.7—28.
15. Малахов В.В., Кузьмина Т.В. // *Доклады Академии наук.* 2006. Т.409. №5. С.712—714.