

Московский государственный университет
имени М.В. Ломоносова
БИОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ

Е.Н. Темерева

**Руководство для большого практикума
по зоологии беспозвоночных:
форониды и мшанки
Часть 2**

Учебное пособие

Товарищество научных изданий КМК
Москва ❖ 2023

УДК [594.7:591.1](076.5)

ББК 28.691.7я73-5

Т32

Темерева Е.Н. Руководство для большого практикума по зоологии беспозвоночных: форониды и мшанки. Часть 2. Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2023. 84 с.

Пособие представляет собой изложение второй части курса лекций по учебной дисциплине 39875 «Избранные главы зоологии беспозвоночных: форониды и мшанки» для студентов, обучающихся по направлению 06.04.01 Биология. Вторая часть курса посвящена строению, развитию, особенностям биологии и таксономическому разнообразию мшанок. Это пособие кроме материала по лекционному курсу содержит программу практических занятий, которые преподаются студентам в рамках дисциплины 24086 «Щупальцевые и вторичноротые». Программа практических занятий проиллюстрирована фотографиями тех объектов, с которыми студенты должны познакомиться в ходе работы по курсу. Пособие содержит так же список типичных вопросов по обоим разделам: форониды и мшанки.

Рецензенты:

А.В. Чесунов, доктор биологических наук,
профессор биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова

А.В. Ересковский, доктор биологических наук,
профессор биологического факультета СПбГУ

А.Н. Островский, доктор биологических наук,
профессор биологического факультета СПбГУ

О.Н. Котенко, ассистент биологического факультета СПбГУ

На обложке:

Участок колонии *Flustrellidra hispida* (Gymnolaemata, Stenostomata).

Фотография любезно предоставлена И.А. Косевичем (МГУ).

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

ISBN 978-5-907533-33-2

ISBN 978-5-907747-05-0 (часть 2)

© Е.Н. Темерева, текст, иллюстрации, 2023

© Товарищество научных изданий КМК, издание, 2023

Оглавление

<i>Введение</i>	4
Программа лекционного курса	5
Мшанки (Trochozoa): общая характеристика типа	6
Положение мшанок в системе Bilateria	6
Краткая таксономическая справка	7
Биология и морфология мшанок	9
Эмбриональное развитие и строение личинок мшанок	28
Метаморфоз мшанок	35
Бесполое размножение и жизненный цикл	37
Таксономическое разнообразие мшанок	40
Программа практических занятий.....	48
<i>Рекомендуемая литература</i>	79
<i>Вопросы по курсу</i>	80
<i>Глоссарий</i>	82
<i>Благодарности</i>	84

Введение

Это руководство является учебным пособием для проведения лекционных и практических занятий по учебным курсам «Щупальцевые и вторичноротые» и «Избранные главы зоологии беспозвоночных: форониды и мшанки». Лекционная часть содержит детальные описания биологии, строения и развития мшанок, а так же характеристики основных групп ранга класса и отряда. Эта часть проиллюстрирована оригинальными рисунками и схемами. Кроме того, в пособии дана практическая часть, которая включает описание краткого содержания занятий, объектов для работы и фотографий препаратов, с которыми работают студенты. Курс семинаров и практических занятий предполагает знакомство с морфологией, анатомией, развитием, таксономическим разнообразием и биологией двух типов животного царства — Phoronida и Bryozoa (=Ectoprocta). В рамках практикума студенты работают с фиксированным материалом и живыми животными, а также с гистологическими срезами и тотальными препаратами. Практическая часть состоит из шести занятий, некоторые из которых предполагают творческую работу по работе с определительными ключами форонид и мшанок. В ходе работы студенты приобретают навыки самостоятельной работы с определителями и научаются таксономической идентификации мшанок по особенностям организации колоний и отдельных зооидов и форонид на основе изучения гистологических срезов.

Программа лекционного курса (продолжение)

Тема 7. Анатомическая организация мшанок

Организация колоний мшанок: типы и формы колоний. Строение зооида: цистид и полипид. Типы строения лофофора и особенности организации щупалец. Зональность щупалец и механизм сортировки пищевых частиц у мшанок. Анатомические особенности организации фронтальной стенки цистид у мшанок из отряда Cheilostomata (класс Gymnolaemata). Покровы, мускулатура и целомическая система. Нервная система: церебральный ганглий, нервные тракты лофофора и щупалец. Особенности организации пищеварительной системы, в том числе наличие «жевательного желудка» [gizzard] у представителей отряда Cyclostomata и отряда Stenostomata. Строение половой системы.

Тема 8. Размножение и развитие мшанок

Основные типы развития у мшанок. Организация «мужских» и «женских» зооидов/модулей в колониях. Гаметогенез: особенности формирования женских половых клеток (типы оогенеза), сперматогенез, строение сперматозоида. Оплодотворение: функция терминальных пор, межщупальцевого органа и супраневральной поры. Оплодотворение и типы ооцитов. Способы вынашивания эмбрионов. Строение, функционирование и эволюция выводковых камер у Cheilostomata. Матротрофия у мшанок, строение и функция эмбриофора и роль бактерий в жизни личинки. Распространение матротрофии среди Metazoa. Типы личинок у мшанок: планктотрофные (цифонаут) и лецитотрофные/плацентотрофные (псеводидифонаут, коронатная личинка, ресничная личинка циклостомных мшанок, личинка Phylactolaemata).

Тема 9. Таксономическое и морфологическое разнообразие мшанок

Положение мшанок в системе Bilateria. Таксономия мшанок: традиционное и современное представление о филогении внутри типа. Основные классы: Phylactolaemata, Gymnolaemata, Stenolaemata. Типы и формы колоний. Особенности организации цистид у Gymnolaemata: отряды Stenostomata и Cheilostomata. Зооидальный полиморфизм и детали строения видоизмененных модулей — кенозооидов, авикуляриев и вибракуляриев.

Мшанки (Bryozoa)

Общая характеристика типа

Мшанки — самая многочисленная группа лофофорных животных, насчитывающая около 7 тысяч современных и свыше 15 тысяч ископаемых видов. Это бентосные животные, ведущие прикрепленный образ жизни. Известны морские и пресноводные представители. Эволюция мшанок шла в направлении миниатюризации поэтому длина зооидов редко превышают 1 мм. Мшанки — это исключительно колониальные животные. Размеры и формы колоний могут быть весьма разнообразными. Колонии мшанок состоят из структурно и физиологически зависимых модулей — зооидов. Зооид состоит из двух морфо-функциональных частей: цистиды и полипида, модификация которых приводит к появлению в колониях полиморфных (гетероморфных) зооидов. Цистид (стенка тела) являетсяместищем внутренних органов. У циклостомных и хейлостомных мшанок он обызвествлен. Полипид включает U-образный пищеварительный тракт и крону ресничных щупалец (лофофор) с ассоциированной с ними мускулатурой. Лофофор выполняет функции газообмена, сбора пищевых частиц и сенсорную. Желудочный отдел кишечника крепится к стенке цистиды за счет сократимого тяжа — фуникулюса. У Cheilostomata, кроме того, развивается транспортная фуникулярная система, тяжи которой связывают кишечник и цистид, подходя к коммуникационным порам в его стенках. Мшанки рассматриваются как целомические животные, хотя у большинства из них (кроме Phylactolaemata) целомический эпителий (перитонеум) на стенке тела отсутствует. Сохраняется мезоцель, а у филактолемат — метацель. В связи с миниатюризацией у мшанок отсутствуют кровеносная и выделительная системы. Главными элементами нервной системы являются церебральный ганглий, околоротовое нервное кольцо и периферические стволы, иннервирующие лофофор, стенку тела и пищеварительную систему. Мшанки — колониальные гермафродиты, половые клетки развиваются из мезотелиальных клеток на фуникулюсе или стенке цистиды. Для подавляющего большинства мшанок характерна инкубация эмбрионов. Для всех филактолемных, циклостомных и ряда гимнолемных мшанок характерно экстраэмбриональное питание (матротрофия). Развитие осуществляется с личинкой, претерпевающей катастрофический метаморфоз.

Положение мшанок в системе Bilateria

Мшанки — это группа беспозвоночных животных, которую в настоящее время рассматривают в ранге типа. В современной научной литературе можно найти два латинских названия этой группы: Bryozoa и Ectoprocta. Первое название можно считать традиционным; оно происходит от двух слов bryon — мох и zoon — животное. Это название вполне отражает особенности образа жизни и внешнего вида зоариев (= колоний) мшанок, большинство из которых в виде корочек обрастают твер-

дые подводные субстраты. Ectoprocta — название более молодое, которое может быть переведено как «внешнепорошицевые». Согласно мировой базе World Register of Marine Species (<https://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=2601>) валидным таксономическим названием группы является только Bryozoa, тогда как Ectoprocta — это невалидный синоним. В то же время в многочисленных работах, посвященных морфологии и биологии развития мшанок, ряд авторов предпочитают использовать именно название Ectoprocta.

В современной системе Bilateria положение мшанок до сих пор однозначно не установлено и является предметом острых дискуссий. Согласно традиционному мнению, основанному на морфологических и эмбриологических данных, мшанок объединяли с форонидами и брахиоподами в единую кладу Lophophorata. Одной из важных морфологических синапоморфий этой группы считается наличие у ее представителей особого щупальцевого органа — лофофора. Монофилия лофофорат, предложенная еще в XIX веке, была поставлена под сомнение, а затем и категорически отвергнута на основе данных, полученных молекулярно-генетическими методами исследований. С 1995 г. вплоть до недавнего времени (2018 год) единство Lophophorata отвергалось. Мшанки за этот период успели несколько раз поменять положение на древе ствола Spiralia. Наиболее стабильным оказалось положение мшанок в составе клады Polyzoa, включающей кроме мшанок типы Entoprocta (внутрипорошицевые) и Cycliophora. Позднее единство лофофорат было восстановлено и подкреплено как новыми сравнительно-анатомическими данными, так и молекулярно-генетическими. Тем не менее, в конце 2022 г. вышла статья, в которой валидность Polyzoa была показана на новом материале с использованием новых математических алгоритмов (Khalturin K., Shunatova N., Shchenkov S., Sasakura Y., Kawamitsu M., Satoh N. 2022. Polyzoa is back: The effect of complete gene sets on the placement of Ectoprocta and Entoprocta // Science Advances, 8(26), eabo4400. <https://doi.org/10.1126/sciadv.abo4400>). Таким образом, к настоящему времени нет четкой уверенности, каковы родственные отношения мшанок: следует ли рассматривать Bryozoa в составе Lophophorata или же в составе Polyzoa.

Краткая таксономическая справка (подробно см. ниже)

В современной фауне известно три класса в составе типа Bryozoa: Phylactolaemata, Stenolaemata и Gymnolaemata. В классе Stenolaemata до наших дней дожили представители только одного отряда Cyclostomata. Класс Gymnolaemata традиционно подразделяется на две большие группы: Stenostomata и Cheilostomata. В современной русскоязычной научной литературе и в настоящем пособии используются русифицированные названия всех перечисленных выше групп, однако, есть и традиционные русские названия, которые теперь практически не используются, но упоминаются в этой работе (рис. 1).

Phylactolaemata — филактолемные мшанки — традиционно назывались покрыторотыми из-за наличия у них дорсальной эпителиальной складки (эпистома), прикрывающей рот. Филактолемные мшанки — это исключительно пресноводные животные, имеющие крупный лофофор со многими щупальцами и мягкое, необызвествленное тело.

кл: **Phylactolaemata**
(покрыторотые)

о. **Cyclostomata**
(круглоротые)

о. **Ctenostomata**
(перисторотые)

о. **Cheilostomata**
(губоротые)



Рис. 1. Представители основных групп мшанок: видны типичные для каждой группы особенности строения колонии и зооида. Иллюстрации взяты из разных источников свободного доступа в сети Интернет. Фотографии Cyclostomata любезно предоставлены И.А. Косевичем (МГУ).

Stenolaemata — стенолемные мшанки, их русское название — узкоротые. Группа представлена пятью большими отрядами на протяжении всего палеозоя.

Cyclostomata — циклостомные мшанки — традиционно называются круглоротыми. Это исключительно морские животные, цистид у которых имеет форму трубочки, а его стенки жесткие обызвествленные.

Gymnolaemata — гимнолемные мшанки — традиционно называются голоротыми в противоположность покрыторотым. Это самый большой по числу видов класс в составе типа.

Ctenostomata — ктеностомные мшанки — традиционно называются перисторотыми из-за наличия так называемого воротничка (см. ниже). Это морские, солоноватоводные, реже — пресноводные животные, цистид которых имеет форму мешка или коробочки и необызвествленные мягкие стенки.

Cheilostomata — хейлостомные мшанки — традиционно называются губоротыми из-за наличия у них крышечки (оперкулума), которая закрывает отверстие для выхода полипида. Это исключительно морские животные. Зооиды всегда имеют форму коробочки, стенки цистида обызвествлены.

Биология и морфология мшанок

Мшанки, в отличие от других лофофорат освоили не только соленые, но и пресные водоемы. Однако наибольшего таксономического и морфологического разнообразия мшанки достигли в океане, встречаясь от литорали до глубин в 8 тысяч метров на любых типах дна и самых разных субстратах. Большинство мшанок обрастают камни и скалы, формируя на них мелкие или крупные (до нескольких сантиметров в диаметре) пятна, часто ярко окрашенные в желтый, красный, оранжевый, бурый, пурпурный цвета. Некоторые из морских мшанок обитают на мягких субстратах или в интерстициали — между частицами песка. Многие морские мшанки поселяются на других животных, обладающих твердыми покровами — их домом служат различные ракообразные, морские пауки, раковины моллюсков, иглокожие, асцидии и даже некоторые позвоночные, такие как морские черепахи и морские змеи.

Колонии и зооиды. Мшанки — это колониальные животные, колонии которых состоят из структурно и физиологически связанных друг с другом повторяющихся морфо-функциональных модулей — зооидов. Из пресных водоемов описано свыше 100 видов мшанок, и основное таксономическое разнообразие этой группы составляют морские представители. Типы и формы колоний как морских, так и пресноводных мшанок, значительно варьируют (рис. 1, 2). Выделяют несколько основных типов колоний: прямостоячие, приподнятые компактные, обрастающие (инкрустирующие), массивные и свободные (не прикрепленные к субстрату). Среди прямостоячих колоний известны древовидные, кустистые, спиральные, колоннообразные, листовидные, воронкообразные (в том числе сетчатые) и некоторые другие формы, среди массивных известны куполообразные и желваковидные формы. Компактные колонии могут иметь формы розеток, корон, колонн и другие. Инкрустирующие колонии могут быть округлыми, звездчатыми, цепочковидными или характеризоваться неправильной формой. Свободные колонии могут быть коническими, «гусеницеобразными» или желваковидными. Прямостоячие колонии могут быть сплошными или членистыми. Среди ктеностомат есть сверлящие мшанки. Для разных групп мшанок характерны те или иные типы колоний, однако в пределах групп разнообразие форм колоний может быть также очень велико (рис. 1, 2).

Размеры колоний тоже могут быть очень разными: от нескольких миллиметров до 2,5 м в диаметре (что встречается только у ископаемых форм). За единичными исключениями мшанки — колониальные организмы. Представители рода *Monobryozoon* характеризуются наличием единственного питающегося зооида (аутозоида) и связанных с ним групп пальцевидных выростов, которые некоторыми авторами рассматриваются в качестве модифицированных зооидов (кенозооидов). Именно такие формы традиционно обозначаются как одиночные, однако, учитывая тот факт, что кенозооиды — это члены колонии, то и сам организм должен рассматриваться как колониальный. Данный вопрос требует дополнительных исследований. Гетерозооиды разных типов присущи разным таксономическим группам мшанок, за исключением *Phylactolaemata*. У некоторых ископаемых мшанок разные по размеру, форме и, по-видимому, функциям, зооиды формировали зоны, чередующиеся на протяжении всей колонии.

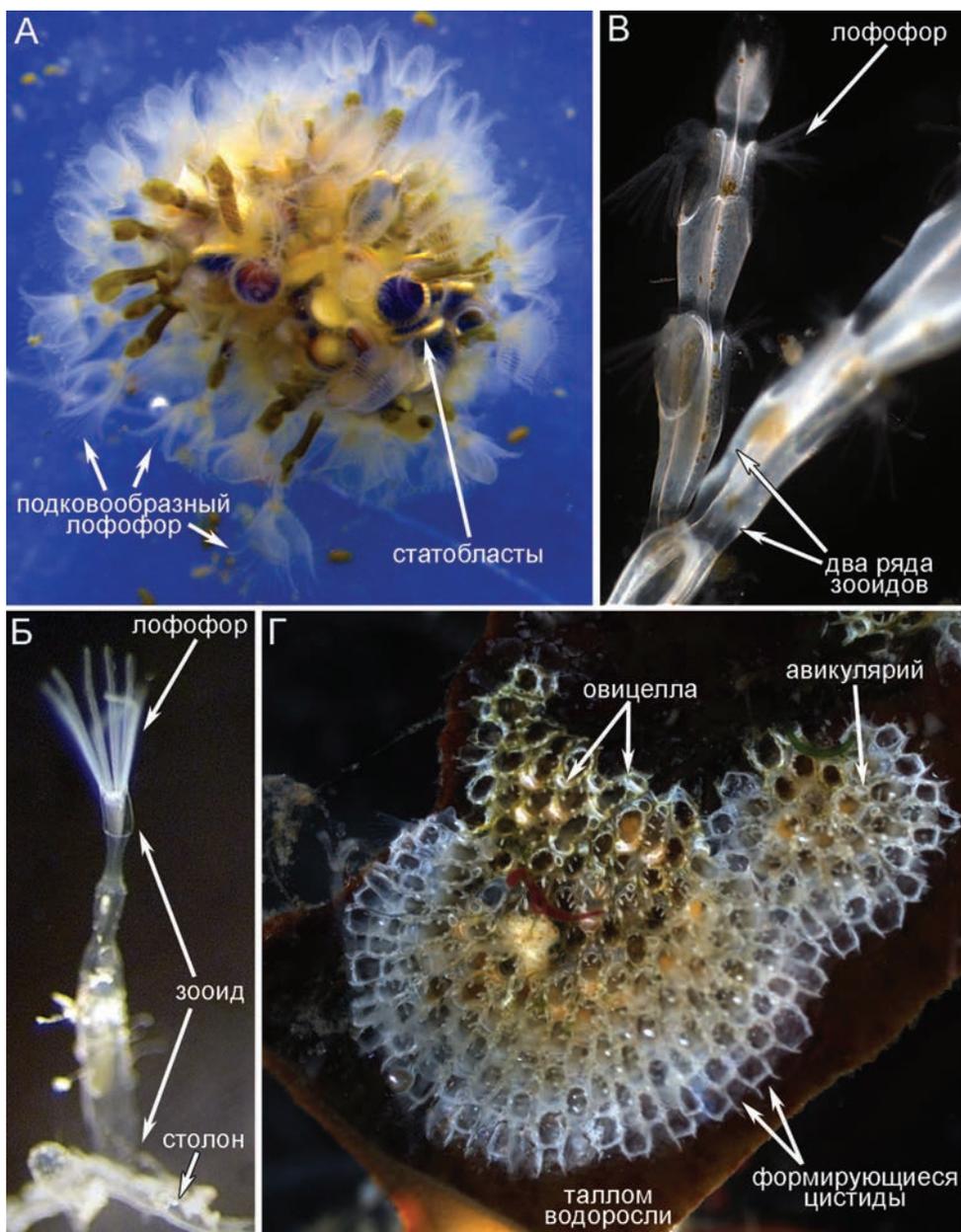


Рис. 2. Разнообразие мшанок; внешний вид живых колоний. А — ползающая колония пресноводной мшанки *Cratella mucedo* (Phylactolaemata); Б — участок колонии столониферной ктеностомной мшанки *Amathia gracilis* (Gymnolaemata, Ttenostomata); В — участок ветвистой колонии *Eucratea* sp.: каждая ветвь зоария состоит из двух рядов зооидов, соединенных попарно своими базальными сторонами (Gymnolaemata, Cheilostomata); Г — типичная корковая мшанка *Callopora* sp. (Gymnolaemata, Cheilostomata). Фотографии *Eucratea* и *Callopora* любезно предоставлены И.А. Косевичем (МГУ).

Размеры зооидов, образующих колонию, как правило, не превышают 1 мм в длину, обычно меньше. Зооиды различаются по форме и могут быть мешковидными, трубчатыми или иметь форму коробочки (рис. 1, 2). Форма зооида специфична для каждой большой группы мшанок ранга класса или отряда. Зооид состоит из двух частей: жесткого цистиды и мягкого, способного втягиваться в цистид, — полипида. У зооида есть проксимальная и дистальная части: дистальная несет отверстие для выхода полипида — мягкого тела зооида, проксимальная соприкасается с другими аутозооидами (рис. 3А). У зооида различают так же оральную и анальную стороны. Поскольку у мшанок, как и у форонид, кишечник изогнут U-образно, то рот и анус сближены. Та сторона тела, которая располагается со стороны рта и нисходящей ветви кишечника, называется оральной. Противоположная ей сторона называется анальной. Сторона тела между ртом и анусом считается дорсальной.

Отверстие для выхода полипида и небольшая полость, в которое оно продолжается — вестибулум — выстланы так называемым вестибулярным эпителием, который переходит в эпителий щупальцевого влагалища (рис. 3Б). Щупальцевое влагалище представляет собой участок стенки тела, который выворачивается при высовывании щупалец из цистиды, и вворачивается при их втягивании. Когда лопфор втянут внутрь цистиды, стенка щупальцевого влагалища окружает щупалец, ограничивая полость влагалища от полости цистиды (рис. 3Б). Полость, в которой находятся втянутые внутрь цистиды щупальца, называется атриумом.

Стенка тела. Стенка цистиды состоит из наружной эктоцисты (ригидной или эластичной) и внутренней эндоцисты. Эктоциста — это внеклеточное вещество, продуцируемое клетками покровного эпителия. Эктоциста представляет собой более или менее толстую кутикулу, которая в некоторых группах мшанок минерализована (кальцифицирована) и придает стенке цистиды повышенную прочность (рис. 4А, Б). Наличие обызвествленной эктоцисты характеризует всех представителей класса *Stenolaemata* и всех хейлостомных мшанок (класс *Gymnolaemata*, отряд *Cheilostomata*). Неминерализованная эктоциста характерна для филактолемат (класс *Phylactolaemata*) и ктеностомных мшанок (класс *Gymnolaemata*, отряд *Stenostomata*) (рис. 4В–Д).

Строение стенки цистиды аутозооида имеет свои особенности в каждой из больших групп мшанок ранга класса или отряда. Так у филактолемат, зооиды которых одни из самых крупных среди мшанок, эндоциста хорошо выражена. Покровный эпителий образован столбчатыми или кубическими клетками, среди которых располагаются многочисленные железистые клетки разных типов. Секрет этих одноклеточных желез используется как для формирования вещества эктоцисты, так и для приклеивания частиц детрита к поверхности колонии. Клетки покровного эпителия подостланы относительно толстым слоем внеклеточного вещества, под которым располагаются клетки кольцевой и продольной мускулатуры, выстланные перитонеумом. Клетки перитонеального эпителия ресничные. Биение ресничек создает направленный ток целомический жидкости в зооиде: вдоль оральной стороны тела жидкость движется от дистального конца к проксимальному, а по анальной стороне — от проксимального конца к дистальному. У циклостомных мшанок целомический эпителий далеко отстоит от покровного и вместе с тонкой базальной пластинкой формирует так называемую мембранную сумку (= мешок) с кольцевой мускулатурой, обеспечивающей, при наличии обызвествленной стенки цистиды, вы-

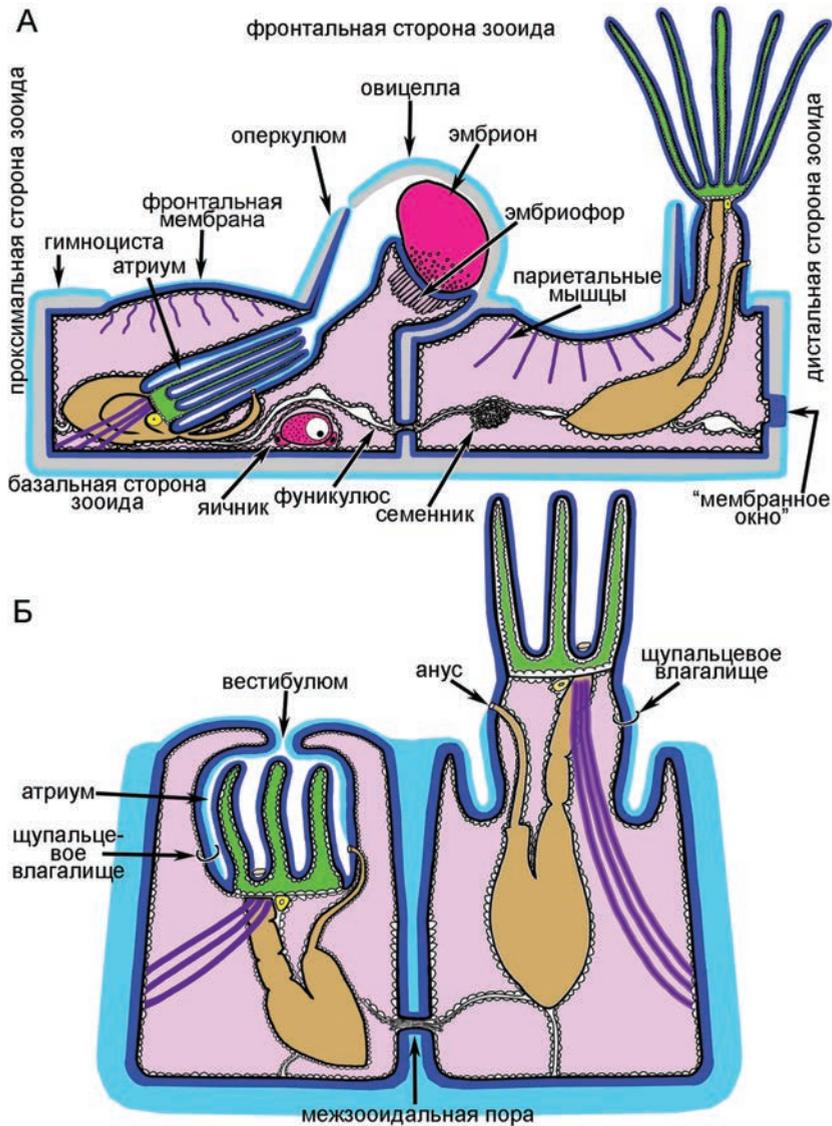


Рис. 3. Схемы строения аутозооида мшанок. А — зооид Cheilostomata с обызвествленными стенками; Б — зооид Stenostomata с необызвествленными стенками. На обоих рисунках с левой стороны изображен полипид, втянутый в цистид. Цветами обозначены: бирюзовый — кутикула (периостракум); синий — покровный эпителий; серый — обызвествленный слой эктоцисты; сплошная черная линия — слой неклеточного вещества (базальная мембрана); коричневый — пищеварительный тракт; желтый — церебральный ганглий; зеленый — мезоцель (целом лофофора); розовый — метацель (висцеральный целом); темно-розовый — ооциты и эмбрион в овицелле; фиолетовые — мускулы ретракторы полипида (не показаны на рис. А справа) и парietальные мышцы (на рис. А); фестончатой линией показан эпителий целомической выстилки.

совывание лофофора. Вследствие этого эндоциста образована лишь тонким слоем покровного эпителия (рис. 4А, Б). Согласно некоторым литературным данным у циклостомат в области атриума (и, возможно, в других частях зооида) покровный эпителий не имеет целостности: он образован спорадически разбросанными клетками, среди которых выделяются «сухожильные» клетки, формирующие контакт между эктоцистой и эндоцистой. Более того, покровный эпителий эндоцисты не подслан базальной пластинкой и, таким образом, не может рассматриваться как настоящий эпителий. Особое строение эндоциста имеет в месте формирования псевдопор: здесь формируется сложный клеточный комплекс (рис. 4А). Довольно тонкая эндоциста и у гимнолемных мшанок, которая образована тонким покровным эпителием. Перитонеум вторично отсутствует. Тонкая базальная пластинка, подстилающая покровный эпителий, описана лишь у некоторых видов.

Строение лофофора и щупалец. Наиболее сложная форма лофофора — подковообразная, характерна для большинства *Phylactolaemata* (рис. 5А, Б). Такой лофофор несет от 60 до 100 и более щупалец и организован аналогично подковообразному лофофору форонид: имеется оральный ряд щупалец, две дорсо-латеральные ветви лофофора и внутренний (анальный) ряд щупалец, который разомкнут на дорсальной стороне тела, где происходит закладка новых щупалец (рис. 5Б). У *Phylactolaemata* основания щупалец соединены межщупальцевой мембраной, а с абфронтальной (дорсальной) стороны тела рот прикрыт небольшой эпителиальной складкой — эпистомом, что объясняет название группы — покрыторотые. В отличие от форонид эпистом у филактолемат очень маленький и не заходит на ветви лофофора (рис. 5Б).

У филактолемат из рода *Fredericella* и всех остальных мшанок лофофор имеет форму колокола, и состоит из щупалец, основания которых расположены по кругу. У морских мшанок колоколообразный лофофор, как правило, состоит из 8–16 щупалец (рис. 5Г), однако, у некоторых видов их может быть до 30 (рис. 5В).

Щупальца у мшанок, как и у форонид, имеют зональность, которая выражается в наличии ресничных зон и сопряженных с ними нервных и мышечных трактов (рис. 6А, Б). На поперечном срезе щупальца имеют форму вытянутого треугольника. Угол треугольника и соответствующая ему поверхность щупальца, обращенная внутрь лофофора, обозначается как фронтальная поверхность (рис. 6А). На срезе она образована одной или несколькими ресничными клетками, и только у циклостомных мшанок реснички у фронтальных клеток отсутствуют. По бокам от фронтальной(ых) клеток располагаются две латеро-фронтальные клетки, которые у циклостомат и гимнолемат несут по одной неподвижной ресничке. Широкая сторона треугольного среза щупальца состоит из двух или нескольких клеток. Соответствующая ей поверхность щупальца, обращенная наружу лофофора, обозначается как абфронтальная (рис. 6А, Б). Среди эпителиальных клеток абфронтальной стороны щупальца располагаются чувствительные клетки с одной или несколькими ригидными ресничками. Такие чувствительные реснички обнаружены и на кончиках щупалец. Две латеральные стороны среза щупальца обращены к соседним щупальцам и образованы одной ресничной клеткой каждая. Этим сторонам соответствуют покрытые многочисленными подвижными ресничками латеральные поверхности щупалец. Между латеральными и абфронтальными располагаются латеро-абфронтальные клетки, которые как и латеральные несут реснички, но менее многочисленные.

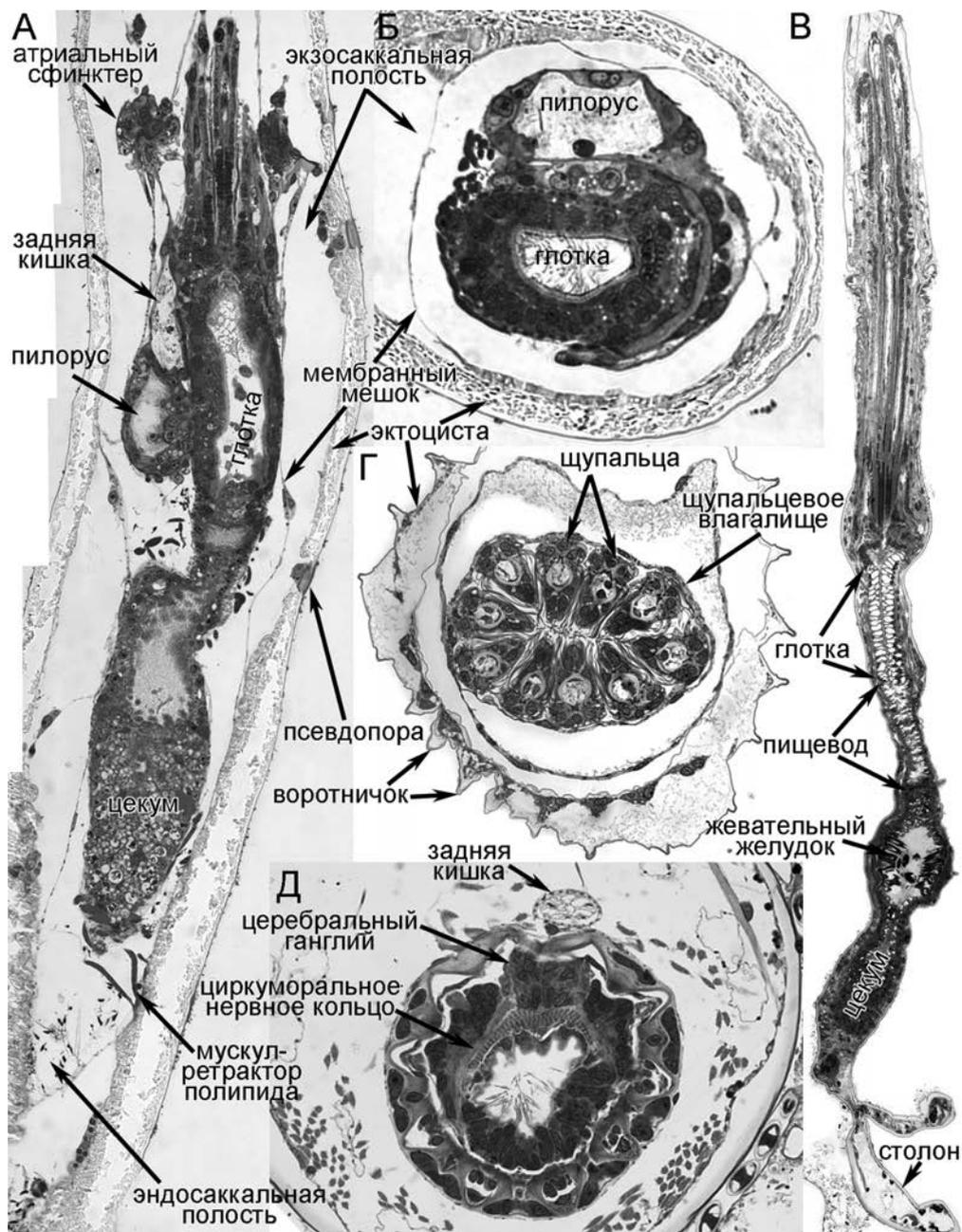


Рис. 4. Детали анатомической организации мшанок: *Crisia eburnea* (А, Б) (Stenolaemata, Cyclostomata) и *Amathia gracilis* (В–Д) (Gymnolaemata, Stenostomata). А — сагиттальный срез зооида; Б — поперечный срез на уровне церебрального ганглия; В — продольный срез зооида; Г — поперечный срез через воротничок; Д — поперечный срез на уровне глотки зооида.

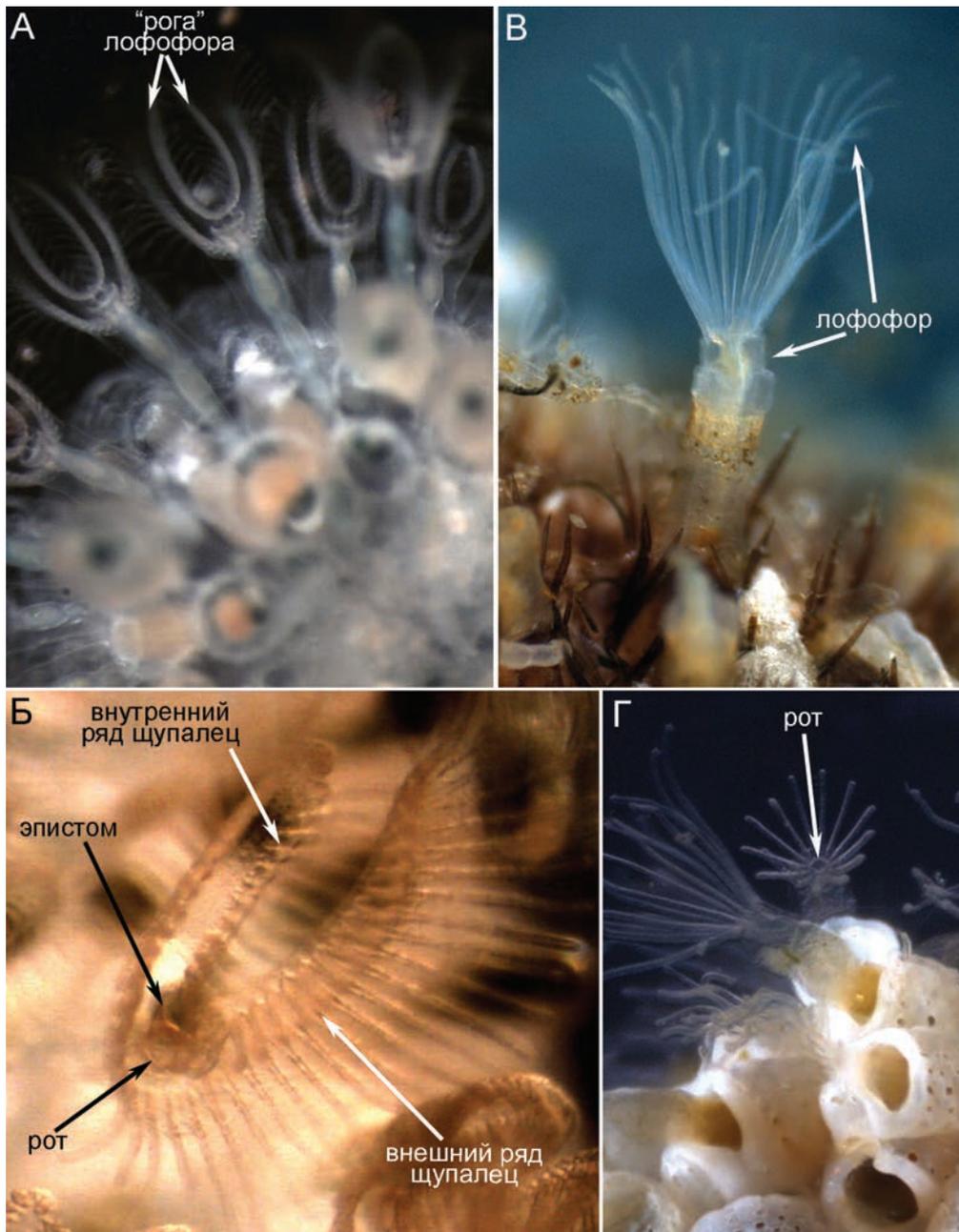


Рис. 5. Форма лофофора мшанок. А — участок колонии *Cristatella mucedo* (Phylactolaemata) с расправленными подковообразными лофофорами; Б — подковообразный лофофор *Cristatella mucedo*; В — колоколообразный лофофор *Flustrellidra hispida* (Gymnolaemata, Stenostomata); Г — лофофор хейлостомной мшанки *Juxtacribrilina annulata* (Gymnolaemata, Cheilostomata). Фотографии В и Г любезно предоставлены И.А. Косевичем, МГУ.

Миниатюрные размеры мшанок определяют небольшое по сравнению со щупальцами форонид число образующих их клеток. У морских мшанок (*Cyclostomata* и *Gymnolaetata*) на поперечном срезе щупальца каждая сторона образована всего одной или двумя клетками и, как правило, всего имеется девять клеток: две формируют абфронтальную зону, по две клетки на две латеральные зоны, по одной клетке на две латеро-фронтальные зоны и одна клетка формирует фронтальную зону. У пресноводных мшанок число клеток несколько больше, что связано с большими размерами щупалец и лофофора. Покровный эпителий щупалец подстлан толстым слоем неклеточного вещества. Щупальца у большинства мшанок внутри полые, хотя у некоторых видов просвет отсутствует. В полых щупальцах целомический канал выстлан перитонеальными и эпителиально-мышечными клетками. Последние формируют мускулатуру щупальца (рис. 6Б). У большинства мшанок в каждом щупальце проходит фронтальная и абфронтальная мышечные ленты. Терминальный конец каждого или двух дорзальных щупалец может нести так называемую терминальную пору — отверстие, через которое выводятся мужские гаметы. Предполагается, что терминальные поры могут являться временными образованиями.

Вопрос эволюции лофофора мшанок до сих пор не решен. Есть мнение, что исходным для мшанок является небольшой по размерам лофофор с небольшим числом щупалец, а наличие подковообразного лофофора у покрыторотых мшанок — вторично. Однако, современные молекулярно-генетические данные показывают, что именно покрыторотые мшанки сохраняют анцестральные признаки, в частности строение стенки тела. Возможно, это может быть отнесено и к морфологии лофофора. Другое мнение об эволюции лофофора предполагает наличие довольно крупного лофофора с большим числом щупалец у предковых форм и его эволюцию по двум направлениям: в сторону уменьшения числа щупалец, как у большинства морских мшанок, и в сторону усложнения морфологии и увеличения числа щупалец как у филактолемных мшанок. В дальнейшем у некоторых филактолемат мог осуществиться переход от подковообразного к колоколообразному лофофору.

Нервная система. Центральным элементом нервной системы у мшанок является церебральный ганглий (рис. 4Д, 6В, Г). Он располагается позади глотки и от него отходят все главные нервы полипида и цистида. В онтогенезе церебральный ганглий мшанок формируется в результате погружения нейроэпителия, который затем отделяется от покровного эпителия. Интересно, что в разных группах мшанок строение церебрального ганглия отражает последовательные этапы этого процесса. Так, у одной из исследованных циклостомных мшанок (*Crisia eburnea*) церебральный ганглий имеет широкую незамкнутую внутреннюю полость, а клетки, формирующие ганглий, несут жгутик и микроворсинки, направленные в эту полость. Клетки ганглия соединены друг с другом клеточными контактами — *zonula adherence*, т.е. контактами, типичными для настоящего эпителия. Таким образом, ганглий полностью сохраняет цитологические черты нейроэпителия. В то же время, у другого вида из этого же отряда описан ганглий, состоящий всего из нескольких нейронов, которые не связаны клеточными контактами. У некоторых ктеностомат внутри церебрального ганглия обнаружена замкнутая полость, клетки ганглия несут микроворсинки, жгутик редуцирован, сохраняются

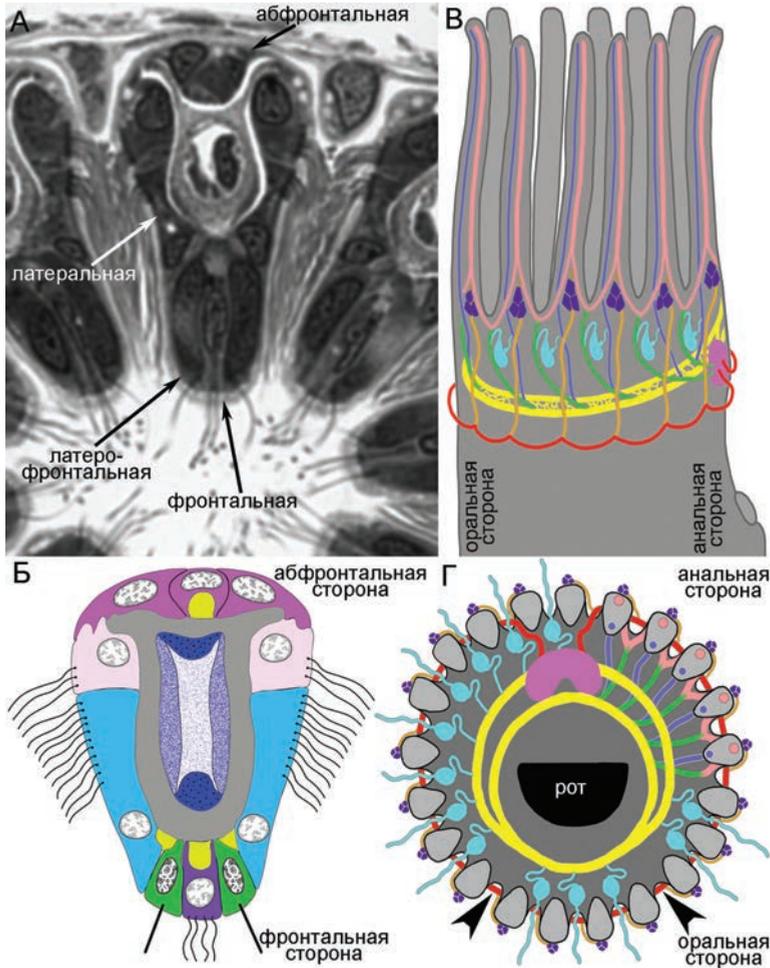


Рис. 6. Строение щупалец и центральной нервной системы мшанок на примере *Amathia gracilis* (А, Б) и *Flustrellidra hispida* (В, Г) (Gymnolaemata, Stenostomata). А — поперечный срез щупальца; Б — схема поперечного среза щупальца. Цветами обозначены: желтый — нервы щупальца; синий — фронтальная и абфронтальная мышцы щупальца, серый — неклеточное вещество; фиолетовый — фронтальная клетка щупальца; зеленый — латеро-фронтальные клетки; голубой — латеральные клетки, светло-розовый — латеро-абфронтальные клетки; розовый — абфронтальная клетка; В — схема строения центральной нервной системы, вид на лофофор сбоку; Г — схема строения центральной нервной системы, вид сверху. Места, где отсутствуют межщупальцевые перикарии, отмечены наконечниками. На схемах В и Г цветами показаны: ярко-розовый — церебральный ганглий; желтый — циркуморальное нервное кольцо; бирюзовый — серотонинэргические межщупальцевые перикарии; красный — внешнее нервное кольцо, коричневый — абфронтальные нервы лофофора; темно-фиолетовый — группы внешних серотонинэргических перикариев; зеленый — радиальные межщупальцевые нервы; синий — фронтальные нервы щупалец; светло-рыжий — абфронтальные нервы щупалец.

только кинетосома и добавочная центриоль. Апикальные части нейронов, формирующих ганглий, соединены клеточными контактами. Таким образом, и у ктеностомных мшанок ганглий сохраняет признаки нейроэпителия. У филактолемных мшанок внутри ганглия имеется широкая замкнутая полость. Нейроны лишены микроворсинок и жгутиков, клеточные контакты сохраняются. У хейлостомных мшанок полость внутри ганглия отсутствует, и клеточные контакты не обнаруживаются. Трехмерная структура ганглия хейлостомат довольно сложна: в нем имеются разные зоны, образованные нейронами разных типов, а сами группы нейронов разделены протяженными нейропилиями.

От церебрального ганглия отходят пучки нервных волокон, которые огибают рот и формируют циркуморальное нервное кольцо (рис. 4Д, 6В, Г). Нервные пучки этого кольца связаны с крупными серотонин-эргическими чувствительными клетками, которые несут единственный жгутик и располагаются между основаниями щупалец. Жгутики этих клеток также расположены между основаниями щупалец и видны с внешней стороны лофофора (рис. 6Г). У филактолемат от церебрального ганглия в каждую ветвь лофофора отходит по одному крупному нерву — это так называемые ганглиозные «рога» лофофора. От циркуморального нервного кольца и от «рогов» лофофора отходят нервные тракты, иннервирующие щупальца. Число нервов в щупальцах мшанок из разных групп составляет 4 или 6. Фронтальные нервы проходят вдоль всей фронтальной стороны щупальца, у циклостомат и гимнолемат начинаясь непосредственно от циркуморального нервного кольца. У филактолемат фронтальные нервы щупалец начинаются от радиальных межщупальцевых нервов, которые идут от циркуморального кольца к промежуткам между основаниями щупалец. У всех мшанок латеро-фронтальные и латеро-абфронтальные нервы (отсутствуют у гимнолемат) также начинаются от межщупальцевых нервов и идут в соседние щупальца. Радиальные межщупальцевые нервы есть у всех лофофорат. От них отходят нервы в два соседних щупальца. Вероятно, такая иннервация обеспечивает согласованную работу ресничек соседних щупалец, что важно при фильтрационном типе питания. Более того, такие же нервы описаны и для щупальцевых аппаратов аннелид-фильтраторов.

Абфронтальный нерв щупалец у мшанок является продолжением так называемых абфронтальных нервных корешков, также начинающихся от межщупальцевых нервов. В ряде случаев в щупальцах между базальной пластинкой и клетками перитонеума описана пара латеральных перитонеальных нейритов, которые характеризуются электронно-светлой цитоплазмой и наличием пучков продольных микротрубочек. Откуда берут свое начало перитонеальные нейриты — неизвестно. Перитонеальные нейриты описаны в щупальцах форонид и брахиопод. При этом у брахиопод эти нейриты берут своё начало от крупных клеток, расположенных в основании щупалец.

У некоторых циклостомных и ктеностомных мшанок в дополнение к циркуморальному нервному кольцу описано нервное кольцо, проходящее в основании внешней стороны лофофора (рис. 6В, Г). По своему положению этот нервный тракт гомологичен щупальцевому нервному кольцу форонид. Как правило, у мшанок внешнее нервное кольцо не связано с нервами щупалец, однако, у *Flistrellidra hispida* были обнаружены тонкие абфронтальные пучки нейритов, отходящие от внешнего нервного кольца и тянущиеся к абфронтальным нервам щупалец (рис. 6В).

Обнаруженная особенность иннервации лофофора *F. hispida* позволяет предполагать эволюционный ряд трансформации лофофора мшанок от гипотетического форонидоподобного предка с крупным внешним нервным кольцом и отходящими от него многочисленными нервами щупалец, к колоколообразному лофофору *F. hispida* с выраженным внешним нервным кольцом и немногочисленными щупальцевыми нервами, к другим ктеностоматам, внешнее нервное кольцо которых не связано со щупальцевыми нервами, и далее к хейлостоматам, у которых внешнее нервное кольцо отсутствует вовсе или, по крайней мере, пока не обнаружено.

Церебральный ганглий дает начало и другим крупным нервным трактам — нервам щупальцевого влагалища, от которых отходят париетальные нервы, а также висцеральным нервам.

Полость тела. Функциональная значимость полости тела у мшанок состоит в том, что лофофор выдвигается из цистида в результате повышения давления жидкости в полости тела. Втягивание щупалец осуществляется за счет сокращения специальных мускулов-ретракторов.

Традиционно считается, что мшанки имеют трехраздельный целом, включающий протоцель или целом эпистома (имеется только у Phylactolaemata), мезоцель — целом лофофора и щупалец и метацель — туловищный целом (рис. 3). Это мнение основывалось на общих положениях о трехчастности целома у лофофорат вообще и их родстве с трехраздельными вторичноротыми животными. В настоящее время это мнение существенно пересмотрено и даже термины прото-, мезо- и метацель в отношении мшанок не употребляются. Тем не менее, у филактолемат имеются целомическая полость эпистома, целом лофофора и туловищный целом. Так что трехраздельность целома мшанок не может быть просто отвергнута.

Особую организацию имеет целом лофофора (мезоцель) у покрыторотых мшанок. У них целомическая система лофофора состоит из так называемого «кольцевого» (на самом деле, дугообразного) целомического канала, расположенного спереди рта — на оральной стороне лофофора, и вилочкового канала, лежащего позади рта — на анальной стороне лофофора (рис. 7А). Оба этих канала сообщаются с целомами рук лофофора. В кольцевой канал впадают целомеры 4–8 оральных щупалец, тогда как в вилочковый — целомеры 4–6 анальных щупалец. Целомеры остальных щупалец открываются в целомеры рук лофофора, которые сообщаются с висцеральным (туловищным) целомом. Вилочковый канал образован ресничными клетками, биение ресничек которых создает ток целомической жидкости, благодаря которому в канал и далее — в анальные щупальца — попадают целомоциты и мужские гаметы. Такое необычное строение целомической системы лофофора филактолемных мшанок явилось причиной того, что в литературе лофофор мшанок иногда рассматривают, как негомологичный лофофору форонид. У всех остальных мшанок все щупальца связаны с кольцевым целомическим каналом, который проходит в основании лофофора. Этот канал сообщается с висцеральным целомом через два отверстия (Gymnolaemata), либо полностью изолирован от него (Cyclostomata).

Туловищный (=висцеральный) целом у Phylactolaemata занимает большую часть цистида и выстлан ресничными эпителиальными клетками. Высовывание лофофора осуществляется при сокращении мускулатуры стенки необызвестленного цистида. У Phylactolaemata обширные полости висцерального целома разме-

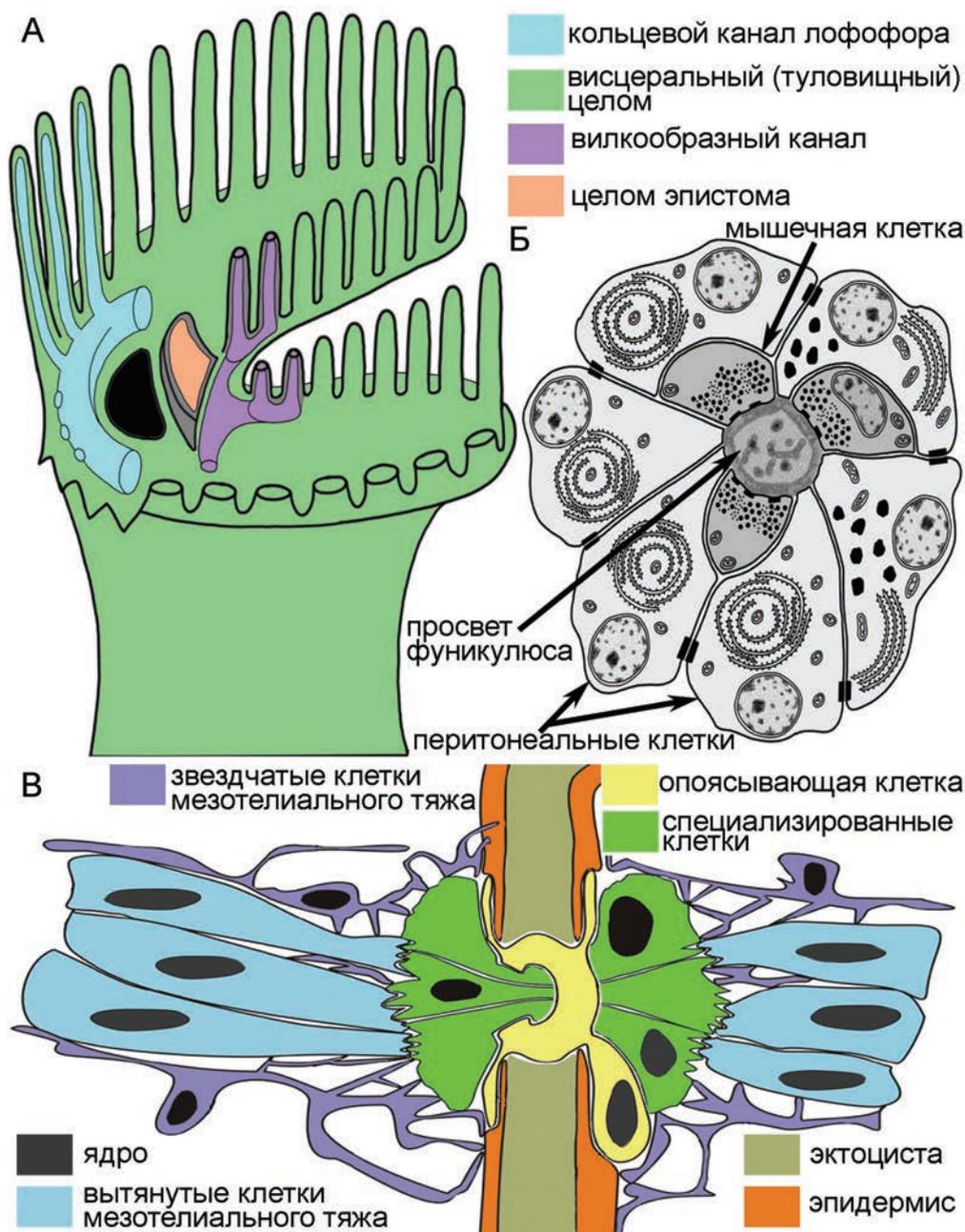


Рис. 7. Детали строения полости тела у мшанок. А — строение целомической системы у *Phylactolaemata*. Число щупалец уменьшено. Оральная сторона слева, анальная — справа. С левой стороны лофофора оральные щупальца удалены полностью, у латеральных оставлены только основания; Б — схема организации фуникулюса на поперечном срезе; В — строение межзооидальной поры у *Cheilostomata* (по Shunatova et al., 2023).

щаются и в общем теле колонии — например, у *Cristatella*, колония которой имеет форму гусеницы и способна к передвижению. В общее тело колонии глубоко погружены проксимальные части отдельных зооидов, содержащие висцеральный целом. Таким образом, подошва колонии заполнена многочисленными ячейками, между которыми имеются перегородки. Эти перегородки несут крупные отверстия, сообщающие висцеральные целомы всех зооидов колонии. Через эти отверстия целомическая жидкость свободно перетекает в разные стороны основания колонии, выполняя функцию гидроскелета. Ползание всей колонии обеспечивается за счет сокращения кольцевых и продольных мышц, которые проходят в базальных стенках зооидов, но не в септах, которые разграничивают зооиды.

У циклостомных мшанок стенка цистиды обызвестлена и неспособна к деформации. Перитонеальная выстилка и ее тонкая базальная пластинка отстоят от стенки цистиды, формируя так называемый мембранный мешок (= мембранную сумку). Вместе с перитонеальными клетками стенку мембранной сумки формируют тонкие мышечные клетки, проходящие, в основном в кольцевом направлении. Сокращение кольцевых мышц этого мешка приводит к высовыванию лофофора. Таким образом, у циклостомных мшанок стенка мембранной сумки ограничивает ее собственную полость (целомическую или эндосаккальную) от псевдоцеля (экзосаккальной полости), расположенного между покровным эпителием стенки цистиды и базальной пластинкой целотелия. Перитонеум выстилает эпителий щупальцевого влагалища и кишечник. Мембранный мешок прикреплен к цистиду лишь в нескольких местах: там, где к нему крепятся мускул-ретрактор полипида и фуникулюс, а также несколькими лигаментами в дистальной части зооида. Кроме того, он прикрепляется к основанию стенки вестибулома, там, где находится диафрагмальный сфинктер. Мембранный мешок не заходит в самую дистальную часть цистиды, полость которой является частью псевдоцеля зооида.

У гимнолемат перитонеум на стенке цистиды отмечен только на самых ранних этапах формирования зооида (на стадии почкования). У сформированного аутозооида полная целомическая выстилка имеется только на внутренних органах (на стенке кишечника и на эпителии щупальцевого влагалища), тогда как со стороны стенки тела она либо полностью отсутствует, либо представлена отдельными разрозненными клетками. Высовывание лофофора происходит за счет сокращения париетальной мускулатуры, пучки которой крепятся с одной стороны к фронтальной мембране или аскусу (гидростатическому аппарату), а с другой — к латеральным стенкам цистиды. Сокращение этих мышц приводит к опусканию фронтальной мембраны, что в свою очередь ведет к повышению давления в полости зооида и далее — к высовыванию щупалец.

Целомоциты. У мшанок в полости зооидов обнаружены различные типы целомоцитов. Предполагается, что их источником являются перитонеальные клетки, способные к дифференциации. Считается, что целомоциты выполняют выделительную и иммунную функции. Целомоциты, захватившие чужеродные клетки или накопившие продукты обмена, могут выводиться из организма через стенку щупалец или через терминальные поры щупалец.

Фуникулюс, фуникулярная сеть и фуникулярные тела. У всех мшанок слепой отдел желудка связан со стенкой цистиды посредством полого перитонеального тяжа, предположительно являющегося рудиментарным мезентерием (рис. 3). У филакто-

лемат клетки тяжа подостланы базальной пластинкой, то есть фуникулюс состоит из двух слоев клеток и слоя неклочного вещества между ними, сохраняя типичное цитологическое строение мезентерия. Почти у всех мшанок за редким исключением фуникулюс содержит внутреннюю полость, которая выстлана мышечными клетками, вместе формирующими продольный мышечный тяж (рис. 7Б). У гимнолемных мшанок имеется дистальный и проксимальный фуникулюсы. Дистальный проходит между восходящей частью кишки и стенкой цистида, а проксимальный — между цекумом и стенкой цистида. Фуникулюсы никак не связаны с фуникулярной сетью.

У Cheilostomata транспорт веществ между зооидами в колонии обеспечивается за счет так называемой фуникулярной системы, представленной разветвленной сетью мезотелиальных тяжей, идущих от кишечника к межзооидальным коммуникационным порам в стенках цистида (рис. 3). Фуникулярная система является особенностью хейлостомных мшанок и не обнаруживается у представителей других групп. Каждый тяж образован группой целотелиальных клеток. В состав тяжа могут входить клетки одного или нескольких типов, которые отличаются формой, наличием или отсутствием длинных ветвящихся отростков (рис. 7В). Так, различают вытянутые и звездчатые клетки мезотелиальных тяжей. Фуникулярная система обеспечивает транспорт низкомолекулярных соединений между зооидами и формирует единую интеграционную систему колонии.

У некоторых хейлостомных мшанок описаны так называемые фуникулярные тела, содержащие бактериальных симбионтов. В настоящее время таксономическое положение бактериальных симбионтов определено всего для двух ассоциаций: α -протеобактерии обнаружены у мшанок рода *Watersipora* и γ -протеобактерии найдены у *Bugula* sp.

Фуникулярные тела — это временные органы, образованные клетками нескольких типов, и ассоциированные с фуникулярной системой (но не с фуникулюсами!). В отдельном зооиде колонии может насчитываться от 1 до 4–6 фуникулярных телец, которые на светооптическом уровне выглядят как утолщения мезотелиальных тяжей. В таких утолщениях обнаруживаются палочковидные бактерии. В каждом фуникулярном тельце может насчитываться несколько десятков бактерий. Бактерии занимают центральную часть фуникулярного тела и окружены клетками двух типов. Клетки, непосредственно прилегающие к бактериям, формируют многочисленные тонкие отростки, проходящие между бактериями. Цитоплазма этих клеток содержит хорошо развитый синтетический аппарат. Снаружи от них располагается слой уплощенных клеток, которые формируют дополнительную оболочку вокруг скопления бактерий. Клетки, формирующие оболочку фуникулярного тела, связаны с клетками фуникулярной сети. При этом мезотелиальные клетки фуникулярной системы могут формировать длинные отростки, которые образуют своего рода внешнюю стенку фуникулярного тельца. Стенка эта, однако, обычно не сплошная.

Для мшанок описана динамика развития фуникулярных телец, которое всегда заканчивается их редукцией и исчезновением. Состояние бактерий и окружающих их клеток меняется в зависимости от периода жизни зооида. Способность бактерий размножаться внутри фуникулярных тел, а также ультраструктурные особенности клеток стенки фуникулярного тела указывают на то, что они, вероятно, принимают участие в питании бактерий. В последние годы внутри бактерий,

обитающих в мшанках, обнаружены вирусоподобные частицы. Считается, что это вирусы, паразитирование которых приводит к гибели бактерий и таким образом регулируется их численность.

Наличие бактерий отмечено не только для взрослых мшанок, но и для их личинок. Так, для коронатных личинок некоторых мшанок описано наличие у них бактерий в паллиальном синусе — полости, образованной складкой особого паллиального эпителия личинки. Как происходит заражение бактериями взрослых мшанок и их личинок, до сих пор точно не установлено. Есть данные о наличии бактерий в вестибулярной полости зооидов мшанок, откуда они, вероятно, через пищеварительный тракт могут проникать в фуникулярную сеть. Теоретически личинки могут заражаться непосредственно от материнского организма или получать бактерий из воды. В ходе метаморфоза личинки в анцеструлу ее бактерии могут попасть в ткани анцеструлы. Интересно, что бактерии мшанок до сих пор не найдены в окружающей среде. Бактерии могут играть большую роль в жизни мшанок и вырабатывают вещества, защищающие личинок от потенциальных хищников. Хотя для взрослых колоний это не показано, вещества, вырабатываемые симбионтами, теоретически могут препятствовать обрастанию колоний другими эпизбионтами. Для мшанок описано множество разнообразных вторичных метаболитов, обладающих биологической активностью. Некоторые из этих метаболитов являются продуктами бактериальной природы. К ним, например, относится бриостатин, выделенный из мшанки *Bugula neretina*. Это биологически активное вещество тестировалось для лечения различных онкологических заболеваний и болезни Альцгеймера. Поскольку бактерии обнаружены у мшанок из разных филогенетических групп, считается, что этот симбиоз возникал у них независимо.

Межзооидальные поры имеются у всех мшанок. Они обеспечивают связь зооидов в колонии. У филактолемных мшанок межзооидальные поры представляют собой крупные отверстия в стенках соседних зооидов. У циклостомных мшанок эти поры в дистальной части цистиды открыты, обеспечивая сообщение между экзосаккальными полостями соседних зооидов, тогда как в базальной части зооидов эти поры закрыты эпителиальными клетками.

У хейлостомат межзооидальные поры закрыты сложными клеточными комплексами. В состав комплекса всегда входит так называемая опоясывающая клетка, отростки которой выстилают отверстие между зооидами (рис. 7В). Один из отростков опоясывающей клетки наиболее крупный и содержит ее ядро. Само отверстие как пробкой заткнуто специализированными клетками. Они имеют вытянутую форму и протягиваются через отверстие так, что их половинки находятся в соседних зооидах, а центральная часть, проходящая через отверстие, оказывается очень узкой. Одна из половинок несет ядро. Мембрана каждой из половинок специализированной клетки несет многочисленные короткие выросты, которые контактируют с клетками мезотелиальных тяжей фуникулярной системы (рис. 7В). При этом специализированные клетки контактируют либо с вытянутыми, либо со звездчатыми клетками мезотелиальных тяжей, либо с клетками обоих типов. Однако, тесный контакт по типу интердигитации формируется только между специализированными клетками комплекса и вытянутыми клетками мезотелиальных тяжей фуникулярной системы. Наличие этого контакта обеспечивает транспорт питательных веществ по фуникулярной системе.

Мускулатура у мшанок может быть условно подразделена на шесть основных групп мышц: (1) мускулатура стенки тела, (2) мускулатура отверстия зооида, (3) мускулатура лофофора, (4) мускулатура щупальцевого влагалища, (5) мускулатура пищеварительного тракта, (6) ретракторы полипида.

Как было сказано выше, только филактолемные мшанки имеют хорошо развитую мускулатуру стенки тела, образованную наружным и внутренним слоями из кольцевых и продольных мышц. У некоторых филактолемат в определенных участках цистиды имеется и диагональная мускулатура. У циклостомных мшанок имеется только кольцевая мускулатура мембранного мешка, сокращение которой обеспечивает высовывание лофофора. У *Stenostomata* необызвестленные стенки мешковидных зооидов снабжены несколькими параллельными пучками париетальных мышц, располагающихся перпендикулярно продольной оси зооида. Сходным образом у *Cheilostomata*, обызвестленные зооиды которых имеют форму коробочки, многочисленные параллельные пучки париетальных мышц идут от латеральных стенок цистиды к эластичной фронтальной мембране или гибкой стенке аскуса — мембранного мешка, имеющегося у «аскофорных» хейлостомат.

Апертуральная мускулатура включает диафрагмальный сфинктер, изолирующий полость щупальцевого влагалища от вестибулюма, а также парные парието-диафрагмальные и парието-вестибулярные пучки мышц.

Мускулатура лофофора состоит из мускулатуры щупалец и мускулатуры основания лофофора. У всех мшанок мускулатура щупалец представлена фронтальной и абфронтальной мышечными лентами, образованными эпителиально-мышечными перитонеальными клетками (рис. 6Б). К мускулатуре основания лофофора относят кольцевые мышцы основания лофофора, радиальные мышцы, проходящие в щупальцевой ламелле, и особые v-образные мышцы. Степень развития этих групп мышц у разных мшанок различна.

Мускулатура щупальцевого влагалища образована кольцевыми и продольными мышцами у филактолемат, тогда как у всех остальных мшанок в его стенке имеются только продольные мышцы. Единственное исключение составляют некоторые виды ктеностомных мшанок, у которых кроме продольных мышц в щупальцевом влагалище обнаружены немногочисленные диагональные мышцы.

Мускулатура пищеварительного тракта у всех мшанок хорошо развита. У *Phylactolaemata* все отделы пищеварительной трубки снабжены слоем кольцевых мышц, сокращение которых обеспечивает перистальтическое движение пищи. Мускулатура пищеварительного тракта организована по типу поперечно-полосатой. Для всех остальных мшанок характерно наличие эпителиально-мышечной глотки, дополнительно окруженной кольцевой мускулатурой. В клетках, которые составляют эпителий глотки, исчерченные миофиламенты проходят в цитоплазме вдоль боковых сторон в апико-базальном направлении, тогда как центральная часть обычно занята крупной вакуолью. Сокращение этих мышц приводит к резкому увеличению просвета глотки и созданию в ее полости разряжения, за счет чего засасывается пищевой комок. Наличие отдельных кольцевых и немногочисленных продольных мышечных элементов характеризуют остальные отделы пищеварительного тракта.

Мышцы-ретракторы полипида — наиболее заметные и хорошо развитые мышцы зооида. У всех мшанок имеется пара латеральных ретракторов, каждый из которых образован несколькими мышечными лентами. Мышцы с одной сторо-

ны прикрепляются к пищеварительному тракту на уровне глотки, а с другой — к стенке цистиды в его проксимальной части.

Для мшанок характерны как поперечно-полосатые, так и косо-исчерченные мышцы. Большинство мышц — поперечно-полосатые.

Пищеварительный тракт у всех мшанок U-образно изогнут и состоит из нисходящего и восходящего участков (рис. 3А). Нисходящая часть начинается ротовым отверстием и включает глотку, пищевод и кардиальный отдел желудка, отделенный от пищевода сфинктером. Нижнюю часть кишечника составляет слепой отдел желудка (цекум), часть которого образует восходящий участок, продолжающийся в пилорический отдел желудка, переходящий в ректум, который открывается анусом на стенке интроверта.

Ротовое отверстие и начальный отдел глотки выстланы ресничными клетками, причем размеры этой ресничной зоны сильно варьируют. У филактолемат и циклостомат она хорошо выражена, тогда как у гимнолемат она относительно небольшая. У *Gymnolaemata* и *Cyclostomata* глотка образована эпителиально-мышечными клетками, апикальные части которых покрыты кутикулой. У *Gymnolaemata* и *Cyclostomata* большая часть клеток глотки жгутиков лишена, тогда как у *Phylactolaemata* глотка на всем своем протяжении образована ресничными клетками. Глотка переходит в пищевод, причем граница между этими участками нисходящего отдела кишечника весьма условна. Пищевод лишен ресничек и заканчивается кардиальным сфинктером, который ограничивает эктодермальную переднюю и энтодермальную среднюю кишку. За сфинктером следует кардиальный отдел желудка. У некоторых циклостомат и гимнолемат из отряда *Stenostomata* в кардиальном отделе желудка имеется жевательный желудок или гиззард (рис. 4В). Стенки гиззарда образованы крупными клетками, каждая из которых продуцирует толстую жесткую кутикулу, из которой формируется зуб. Эти зубы направлены в полость жевательного желудка и служат для механического измельчения твердой пищи, например, панцирей диатомей. Кардиальный отдел переходит в слепое мешковидное расширение — цекум (рис. 4А, В). Цекум — это самая дистальная часть пищеварительного тракта, который без видимой границы продолжается проксимально в пилорическую часть. Эта часть пищеварительного тракта выстлана многочисленными ресничками, работа которых обеспечивает перемешивание пищи и пищеварительных ферментов, выделяемых клетками цекума: у живых зооидов в этой части кишечника заметно активное движение пищевых частиц. Пилорус и следующий за ним ректум составляют восходящую ветвь кишечника. Ректум представляет собой вытянутую цилиндрическую трубку, в которой происходит формирование и эвакуация фекального шнура.

Перемешивание пищи и ее обработка ферментами в просвете кишечника происходит у мшанок по-разному. Так, у филактолемат пища разминается и перемешивается за счет перистальтических сокращений кольцевых мышц кишечника, тогда как у всех остальных мшанок активному перемешиванию пищи способствует биение ресничек пилоруса. Пищей мшанкам преимущественно служит одноклеточный фитопланктон.

Как и форониды, мшанки лишены, каких бы то ни было дополнительных пищеварительных желез: слюнных или печеночных. Однако, несмотря на морфологическую простоту, пищеварительная система у мшанок устроена довольно сложно,

что выражается в дифференцировке пищеварительной трубки на несколько отделов, выполняющих различные функции.

Половая система. Все мшанки — колониальные гермафродиты, чьи колонии состоят из стерильных и половых зооидов, гонохорических и/или гермафродитных. В зависимости от времени созревания половых клеток колонии могут быть протандрическими, протогинными или одновременными гермафродитами. У некоторых мшанок встречается половой диморфизм зооидов, проявляющийся в различиях в строении цистиды, полипида или их обоих.

Гаметогенез. Огонии дифференцируются из мезотелиальных клеток, ассоциированных со стенкой цистиды или почкой развивающегося полипида. Судьба оогониев может быть разной: некоторые из них развиваются в зрелые ооциты, тогда как другие делятся и некоторое время поддерживают популяцию оогониев. Растущие женские половые клетки окружаются стенкой из мезотелиальных клеток, которые образуют яичник (рис. 2А). Образующиеся фолликулярные клетки и развивающиеся ооциты обладают хорошо развитым белоксинтетическим аппаратом. Считается, что фолликулярные клетки регулируют вителлогенез, синхронизируют дифференцировку ооцитов и снабжают развивающийся ооцит низкомолекулярными веществами. У хейлостомных мшанок ранний оогоний делится, давая начало двум клеткам: одна из них трансформируется в развивающийся ооцит, а другая становится клеткой-нянькой. При этом слияние спермия с ооцитом происходит на ранних этапах оогенеза, и в той из двух клеток, которая слилась со спермием, начинается вителлогенез, тогда как ее «близнец» становится клеткой-нянькой, поставляющей в соседнюю клетку рибосомы через цитоплазматический мостик. В результате оогенеза могут формироваться разные типы ооцитов — олиго-, мезо- и макролецитальные, причем у разных видов количество их может быть от двух штук до нескольких десятков. Тип оогенеза во многом определяет характер развития. Так из макролецитальных ооцитов образуются непитающиеся личинки.

Сперматогонии дифференцируются из мезотелиальных клеток стенки цистиды или клеток фуникулуса, или же из тех и других (рис. 2А). Оформленных мужских гонад у мшанок нет. У некоторых видов мужские гаметы и их предшественники формируют на фуникулусе компактную группу клеток, которую называют семенником. У большинства же мшанок на стенках цистиды или на фуникулусе формируется так называемая сперматогенная ткань. Каждый сперматоцит претерпевает двухступенчатый мейоз и дает начало четырем сперматидам. В результате сперматогенеза формируются сперматозоиды, которые у некоторых видов собраны в большие группы — сперматоцейгмы. Зрелые сперматозоиды мшанок могут отнесены к модифицированному типу, поскольку существенно отличаются от сперматозоидов примитивного типа. Сперматозоид длинный и относительно толстый по всей своей длине. Длина зрелого спермия может достигать 100 мкм. Он состоит из трех частей: головки, средней части и хвоста (жгута). Относительные длины этих частей могут сильно варьировать у разных видов. Так, минимальная длина жгута составляет 8 мкм, а максимальная — 50 мкм. Головка спермия содержит очень небольшую переднюю акросому и вытянутое ядро, задний край которого несет глубокое впячивание. В этом впячивании располагается пара центриолей, от задней из которых берут свое начало микротрубочки аксонемы жгута. Сперматозоид имеет протяженную среднюю часть, цитоплазма которой содержит много-

численные мелкие митохондрии. Заканчивается сперматозоид длинным хвостом, диаметр которого сходен с диаметром средней части. Между хвостом и средней частью проходит глубокая кольцевая борозда, отграничивающая основание хвоста. Передняя (относящаяся к средней части) и задняя (относящаяся к хвосту) мембраны этой борозды уплотнены и формируют структуру на подобии клеточного контакта.

Зрелые спермии выбрасываются наружу через терминальные поры щупалец. После этого спермии проникают в полость тела другого зооида, в котором развиваются женские гаметы, через межщупальцевый (= интертентакулярный) орган или супраневральную целомопору, которые сообщаются с полостью зооида. Межщупальцевый орган появляется у зооидов, в которых развиваются яйцеклетки, и представляет собой трубку на анальной стороне лофофора, расположенную медиально между щупальцами и связывающую полость висцерального целома и окружающую среду. Оплодотворение осуществляется в полости фертильного зооида — интраовариально или во время овуляции, до мейоза ооцита. Мейоз происходит сразу после выхода «триплоидного» ооцита из полости зооида — в воду или в выводковую камеру, через интертентакулярный орган или супраневральную пору. Вслед за этим осуществляется кариогамия.

Эмбриональное развитие и строение личинок

У мшанок выделяют четыре основных репродуктивных паттерна. Первый паттерн характеризуется синхронной продукцией большого числа мелких олиголецитальных яиц, которые после внутреннего оплодотворения выбрасываются во внешнюю среду. Развитие проходит в воде и приводит к формированию долгоживущей планктотрофной личинки — цифонаута.

В случае с другими паттернами оплодотворенные яйца выводятся из материнского организма через межщупальцевый орган или через супраневральную пору — в выводковую камеру. Формируются личинки, которые вынашиваются в выводковых структурах различного типа. Такие личинки не питаются планктоном. Они либо получают питательные ресурсы в виде желтка, запасенного на этапе оогенеза (лецитотрофные личинки), либо получают их на этапе развития в выводковой камере через плаценту (плацентотрофные личинки). Среди вынашиваемых личинок морских мшанок различают следующие основные типы: коронатные личинки, псевдоцифонауты, ресничные личинки циклостомных мшанок. У филактолемат развиваются своеобразные «личинки», которые, по сути, представляют собой ювенильную колонию, окруженную провизорным ресничным покровом (мантией). К моменту выхода из выводковой сумки ювенильная колония уже имеет более или менее развитые почки полипидов.

У мшанок со вторым паттерном репродукции фертильные зооиды синхронно или последовательно продуцируют небольшое число крупных макролецитальных яиц, которые затем вынашиваются в специализированных выводковых камерах.

В случае с третьим паттерном продукция небольшого числа олиголецитальных яиц дополняется вынашиванием в выводковых камерах в сопровождении экстраэмбрионального питания (матротрофии). Питание осуществляется за счет временного плацентарного аналога (эмбриофора), представляющего собой специализированный участок эпителия стенки выводковой камеры. Во время вынашивания клетки, формирующие эмбриофор, гипертрофируются и синтезируют питательные вещества, которые перемещаются в выводковую полость, где и поглощаются клетками эмбриона. Существуют, по крайней мере, еще два репродуктивных паттерна, сочетающие в себе особенности перечисленных выше вариантов.

Четвертый репродуктивный паттерн характерен для представителей отряда Cyclostomata, представляя собой внутрицеломическую инкубацию эмбрионов (живорождение), сопровождаемую экстраэмбриональным питанием и полиэмбрионией. Развивающиеся эмбрионы вынашиваются в специализированных зооидах (гонозооидах), будучи окруженными плацентарным аналогом или так называемой «питающей тканью». Этот аналог образуется из модифицированных клеток мембранной сумки зооида, которые трансформируются в ценоциты — крупные многоядерные клетки неправильной формы. Между ценоцитами обнаружены цитоплазматические мостики, таким образом весь плацентарный аналог может быть рассмотрен как синцитий, состоящий из ценоцитов. Питающая ткань со

всех сторон окружает эмбрионы, выделяя в пространство между ее плазматической мембраной и поверхностью эмбрионов питательные вещества, которые поглощаются эмбрионами за счет пиноцитоза. Первичный эмбрион, образовавшийся из зиготы, подвергается равномерному дроблению с образованием морулы. Ее рост приводит к образованию зрелого первичного эмбриона неправильной формы, который начинает фрагментироваться с образованием многочисленных вторичных эмбрионов. Некоторые из них также могут фрагментироваться, давая эмбрионы третьего порядка. Из эмбрионов в одном гонозооиде может формироваться свыше сотни ресничных личинок — генетических клонов.

В отличие от филактолемат и циклостомат, характеризующихся неправильным дроблением, гимнолемные мшанки демонстрируют так называемое бирадиальное дробление. Более или менее подробные описания эмбрионального разви-

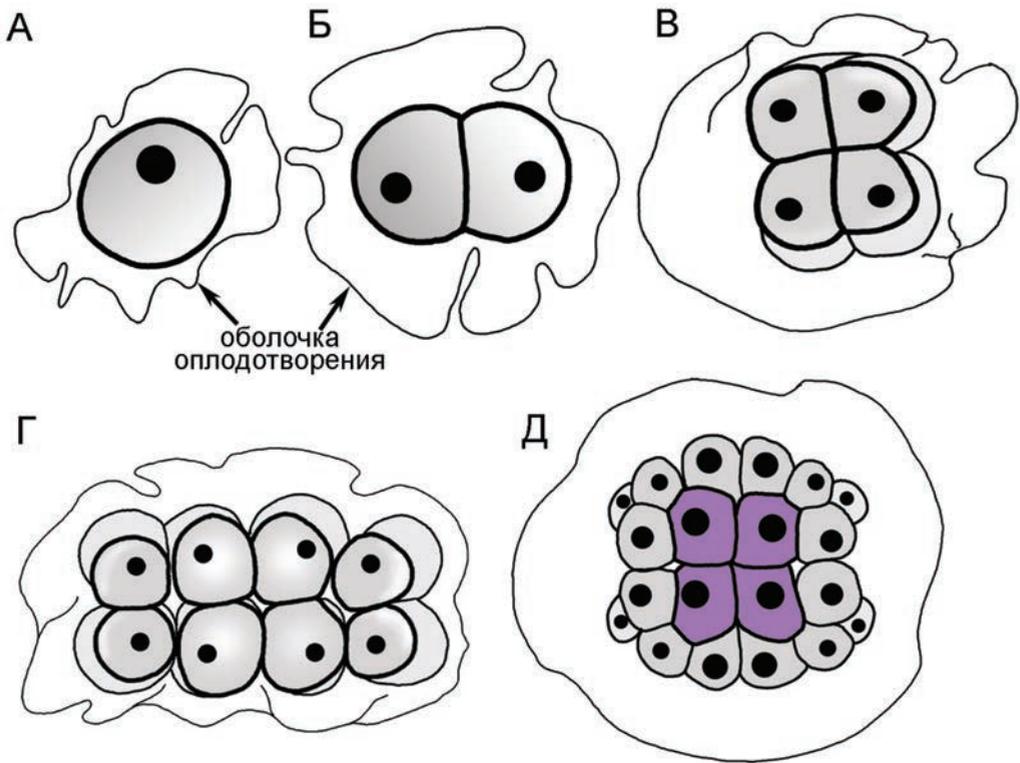


Рис. 8. Дробление у мшанок на примере *Membranipora membranacea* (Gymnolaemata, Cheilostomata). А — зигота, выброшенная через межщупальцевый орган; Б — стадия двух бластомеров; В — стадия 8 бластомеров; Г — стадия 16 бластомеров, вид с вегетативного полюса; Д — стадия 64 бластомеров, вид с вегетативного полюса: в центре виден центральный квартет макромеров (выделен цветом), окруженный 12 клетками — это потомки второго и третьего квартета микромеров. За счет них будет формироваться эпителий вестибулюма и преоральной воронки у цифонаута.

тия существуют в настоящее время только для вида *Membranipora membranacea*. Для данного вида характерен первый репродуктивный паттерн (олиголецитальные яйца и развитие во внешней среде с формированием планктотрофной личинки — цифонаута). Дробление зиготы полное, неравномерное (или слабо неравномерное, когда разница в размерах бластомеров почти не выражена). На поздних этапах дробление становится асинхронным. Борозды двух первых делений дробления проходят в меридиональном направлении, что ведет к формированию четырехклеточного зародыша, бластомеры которого одинаковы по размеру (рис. 8). Третье деление дробления экваториальное: образуются четыре более крупные бластомера вегетативного полюса и четыре бластомера анимального полюса. Разница в размерах бластомеров анимального и вегетативного полюсов может быть выражена очень слабо или отсутствовать. Четвертое деление дробления меридиональное: оно приводит к формированию 16-клеточного эмбриона, который имеет вид пластинки, состоящей из двух клеточных слоев — анимальных и вегетативных бластомеров (рис. 8). Центральные четыре бластомера вегетативного полюса имеют более крупные размеры по сравнению с периферическими вегетативными бластомерами. При переходе от стадии 16 к стадии 24 бластомеров анимальный слой бластомеров делится с образованием двух слоев — с этого момента эмбрион состоит уже из трёх слоев и не плоский. Дальнейшее дробление асинхронное, четыре центральных вегетативных бластомера делятся медленнее остальных, формируется 48-клеточный зародыш. Уже на стадии 32 клеток четыре крупных вегетативных бластомера оказываются окружены 12 микромерами. Дальнейшее асинхронное развитие с задержкой дробления квадранта D и отличие направления борозды дробления определенных микромеров-потомков D-квадранта (экваториальное) относительно направлений борозд дробления микромеров-потомков A, B и C квадрантов (меридиональное) приводит к нарушению бирадиальной симметрии зародыша. Этот процесс, вероятно, инициируется обособлением квадранта D, которое начинается еще на стадии 28-клеточного зародыша. Квадрант A соответствует левой стороне личинки, квадрант C — правой стороне, квадрант B — переднему концу тела, квадрант D — заднему концу. Эмбриональная анимально-вегетативная ось соответствует дорсо-вентральной (аборально-оральной) оси личинки.

Гастрюляция осуществляется путём эпиболии (обрастания макромеров микромерами). Макромеры центрального квартета вегетативного полюса 3A–3D оказываются внутри и делятся неравномерно экваториально на четыре макромера (4A–4D) — предшественники энтодермы, и четыре микромера (4a–4d) — предшественники мезодермы. Деление асинхронное, с задержкой делений D-квадранта; микромеры отделяются от макромеров в направлении вегетативного полюса, а затем мигрируют внутрь, располагаясь между энтодермой и эктодермой (Рис. 9A–B). В дальнейшем за счет энтодермы формируется кишечник. За счет клеток мезодермы отчасти формируется мускулатура личинки. Кроме того, часть клеток мезодермы выселяется из эктодермального слоя (рис. 9B–B) и также, по-видимому, участвует в формировании мышц личинки в дальнейшем. У гимнолемных мшанок с планктотрофными личинками бластопор участвует в формировании ротового отверстия (рис. 9Г–Д). То есть для мшанок характерна протостомия. Однако у многих видов личинки лишены кишечника, поэтому бластопор замыкается.

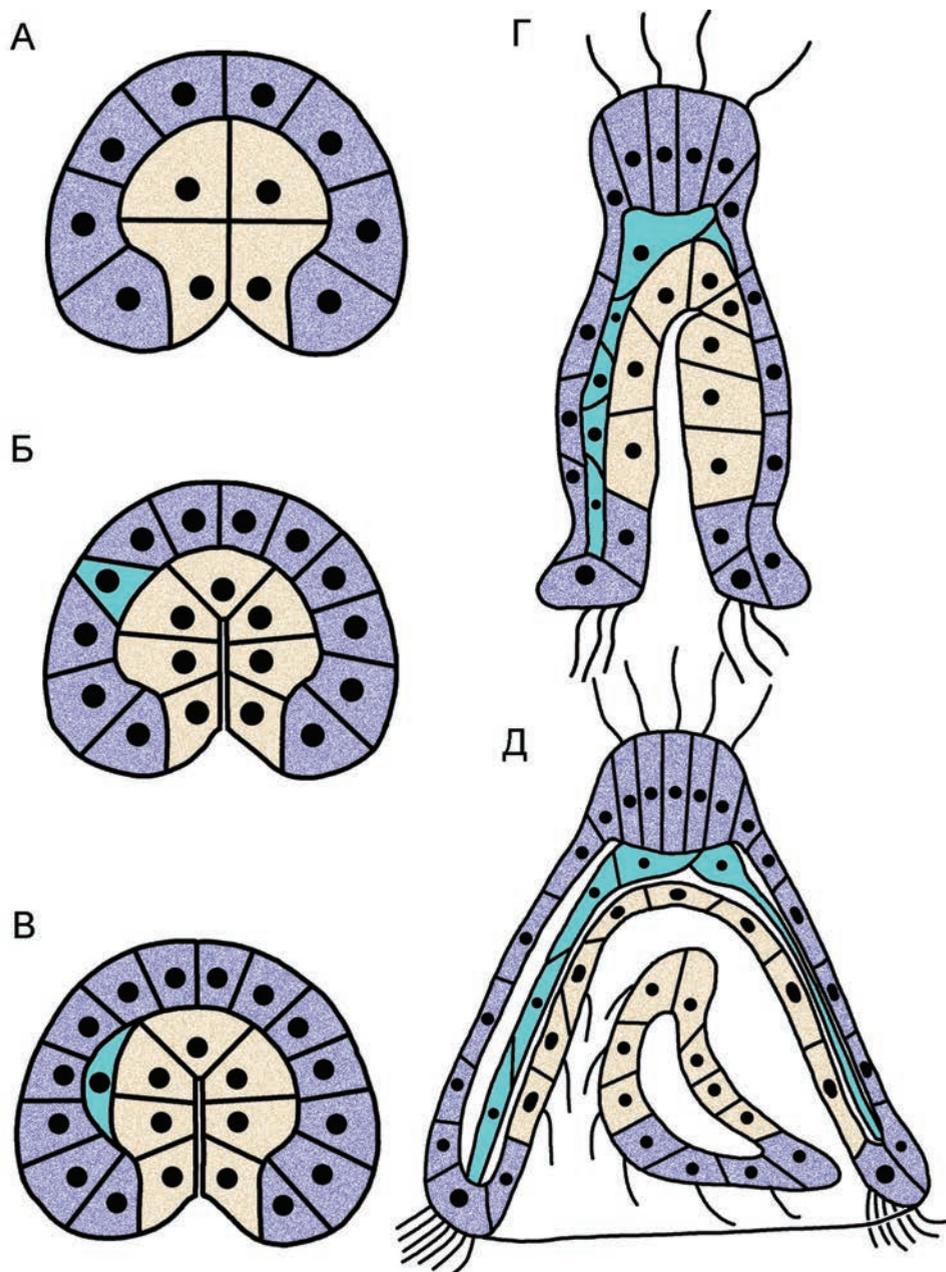


Рис. 9. Позднее эмбриональное развитие мшанок на примере *Membranipora membranacea*; схемы сагиттальных продольных разрезов. А — ранняя гастрюла; Б — средняя гастрюла с дифференцирующей клеткой мезодермального зачатка; В — средняя гастрюла с мигрирующей клеткой мезодермального зачатка; Г — поздняя гастрюла; Д — молодой цифонаут с полностью сформированным сквозным кишечником: рот слева, анус — справа. Цветами показаны: синий — эктодерма; розовый — энтодерма; голубой — мезодерма.

У мшанок *Gymnolaemata* описано три основных типа личинок: цифонаут, псевдоцифонаут и коронатная личинка. Для циклостомат и филактолемат характерны особые типы личинок. Из всех личинок мшанок только цифонаут является питающейся личинкой; все остальные личинки — лецитотрофные, не питающиеся.

Цифонаут имеет двустворчатую, хитиновую, слегка минерализованную раковинку, которая секретируется покровным паллиальным эпителием — мантией (рис. 10А). Створки соединены одним мускулом-аддуктором и имеют форму близкую к треугольной. Сама личинка имеет форму сплющенного с боков усеченного конуса. Между створками на верхнем крае конуса располагается апикальный орган с длинными ресничками теменного султанчика. Как показали исследования с применением метода иммуноцитохимии, апикальный орган цифонаута содержит очень мало (буквально 2) серотонинэргических клеток. Вдоль нижнего края конуса проходит ресничный шнур — корона. Биение ресничек короны обеспечивает движение личинки в толще воды и создание тока воды и пищевых частиц. Пищей личинке служат мелкие одноклеточные организмы и органический детрит, взвешенный в толще воды. Ресничный шнур иннервируется от переднего и заднего кольцевых нервов короны, которые берут начало от нейропила, находящегося за грушевидным органом. Если личинок потревожить, то апикальный орган и корона стягиваются под защиту створок, створки захлопываются благодаря сокращению мускула-аддуктора и личинка падает на дно. Та часть личинки, которая находится под короной, вогнута в пространство между створками так, что формируется обширная полость в центральной части личинки — атриум (= атриальная полость). От ресничной короны в атриум заходят две ресничные ленты, разделяющие атриум на две камеры — вводную и выводную. Вводная камера очень обширная, она простирается между створками до ресничной конусовидной глотки. Местоположением ротового отверстия, скорее всего, является участок перехода вводной камеры в ресничную глотку. Последнюю в литературе называют обычно преоральной ресничной воронкой, поэтому ртом называют место перехода этой воронки в следующую часть кишки. Но оформленного рта нет, а строение стенок воронки позволяет предполагать, что это всё-таки глотка, а не какая-то преоральная часть. Таким образом, ротовым отверстием следует считать место перехода эпителия вводной камеры в эпителий ресничной воронки. Этот момент требует дальнейшего изучения. Глотка переходит в короткий пищевод, который связан с мешковидным желудком. Желудок продолжается в заднюю кишку, которая открывается анусом в выводную камеру (рис. 10А). Впереди от вводной камеры располагается сенсорный орган — грушевидный орган. Это глубокое впячивание, содержащее железистые и сенсорные клетки. Грушевидному органу приписывается хеморецепторная функция — он играет важную роль при выборе субстрата для оседания личинки. Перед метаморфозом личинка передвигается по дну и обследует субстрат при помощи грушевидного органа, который может выдвигаться вперед. К грушевидному органу подходит нервный тракт и крупный мускул от апикального органа. Сокращение этого мускула приводит к стягиванию обеих сенсорных структур — апикального и грушевидного органов. В выводной камере впереди от ануса располагается внутренний мешок. Это толстостенный орган, представляющий собой впячивание эктодермы выводной камеры, в состав которого входят многочисленные железистые клетки. При оседании внутренний ме-

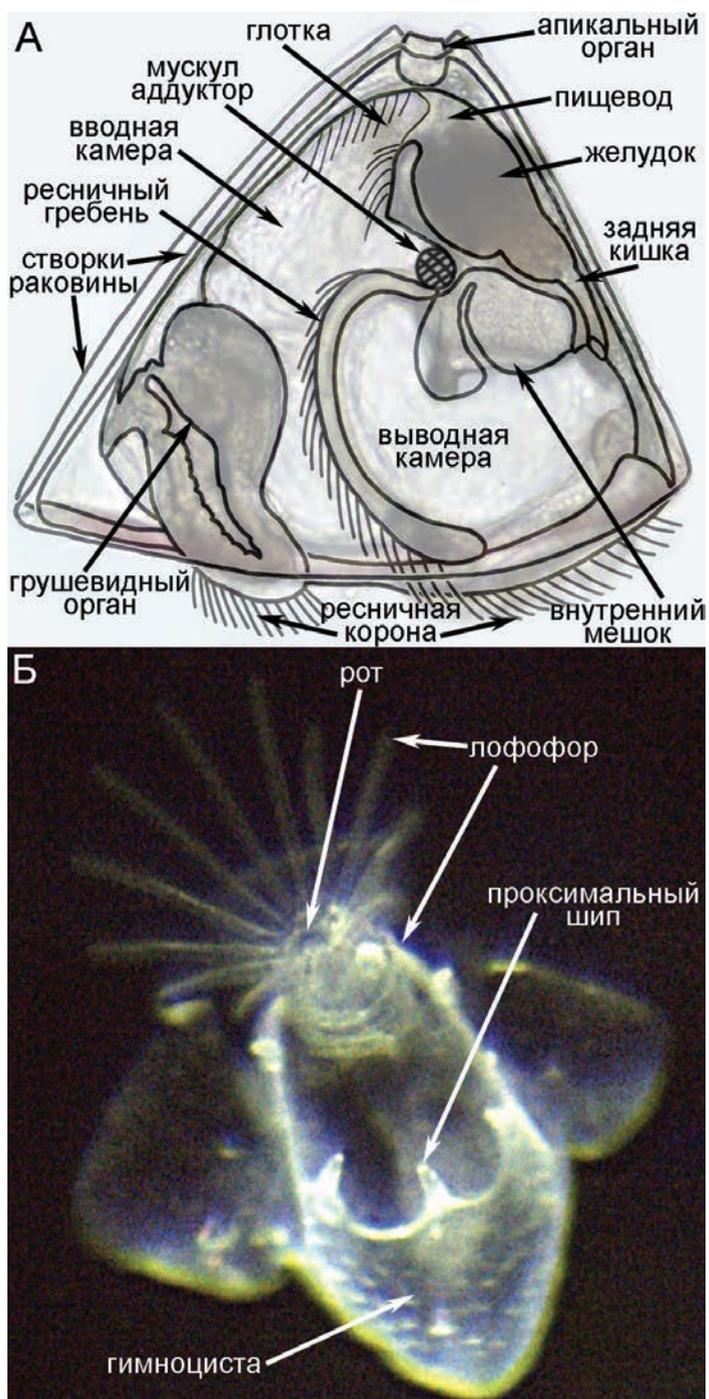


Рис. 10. Личинка цифонаут *Electra* sp. (А) и анцеструла с развивающимися латеральными зооидальными почками *Electra pilosa* (Б).

шок выворачивается наружу, а его клетки выделяют липкий секрет, который приклеивает личинку к субстрату. Пространство между внутренними органами цифонаута выстланы мезодермальными клетками, некоторые из которых трансформируются в мышечные тяжи.

Псевдоцифонаут сходен по строению с цифонаутом, но отличается формой тела, а также наличием рудиментарного кишечника. Бобовидное тело псевдоцифонаута вытянуто в передне-заднем направлении и защищено двумя хитиновыми створками. Мешковидный желудок имеется, по крайней мере, на ранних стадиях развития личинки. Глотка и задняя кишка представляют собой неглубокие впячивания эктодермы, которые не сообщаются с желудком. Грушевидный орган имеется и представляет собой диск утолщенного железистого эпителия, клетки переднего края которого несут чувствительные реснички. Внутренний мешок крупный, занимает две трети задней части личинки.

Коронатные личинки лишены раковинки, а тело их обычно округлое, немного сплюснутое или вытянутое вдоль орально-аборальной оси (рис. 11А). Апикальный орган окружен глубокой кольцевой бороздой, которая представляет собой впячивание так называемого паллиального эпителия, формирующего паллиальный синус. Вдоль экватора личинки проходит ресничный шнур — корона; клетки короны большинства коронатных личинок вытянуты вдоль орально-аборальной оси и таким образом занимают почти всю поверхность личинки. На переднем конце располагается грушевидный орган, заднюю часть личинки занимает внутренний мешок, в редких случаях между ними находится рудиментарная часть передней кишки. У подавляющего большинства коронатных личинок кишечник отсутствует. У коронатных личинок некоторых видов хейлостомат в паллиальном синусе обнаружены палочковидные бактерии. Эти бактерии выделяют репелленты, защищающие личинку от поедания хищниками. У одного из исследованных видов мшанок отмечено, что в ходе метаморфоза личинки бактерии инкорпорируются в ткани анцеструлы (см. выше).

Особое строение имеют личинки циклостомных и филактолемных мшанок. Личинки *Cyclostomata* имеют округлую форму и целиком покрыты ресничным эпителием. На апикальном полюсе личинки формируется впячивание покровов, которое, вероятно, гомологично паллиальному синусу коронатных личинок гимнолемат. На противоположном полюсе личинки находится другое впячивание, соответствующее внутреннему мешку. У *Phylactolaemata* личинки имеют продолговатую форму и также равномерно покрыты ресничным эпителием — мантией. На переднем конце находится чувствительный орган — апикальный диск, а на заднем — вестибулярная пора, ведущая в узкий вестибулум. Вестибулум имеет довольно толстые стенки, которые в ходе метаморфоза дадут стенку цистида преанцеструлы. У личинки имеется от 1 до 4 почти полностью сформированных полипида. Таким образом, личинка является плавающей анцеструлой или даже колонией.

Метаморфоз мшанок

Перед метаморфозом личинки мшанок внимательно изучают субстрат для оседания. Для этого используется грушевидный орган, который, например, у цифонаута выпячивается из-под орального края створок раковинки, при этом пучок сенсорных ресничек на переднем конце грушевидного органа «ощупывает» субстрат.

У всех мшанок метаморфоз может быть условно подразделен на две фазы. В ходе первой фазы личинка претерпевает коренные морфогенетические перестройки, прикрепляется к субстрату и формирует так называемую преанцеструлу. Это фаза обычно происходит очень быстро и ведет к перестройке личиночных систем органов. Вторая фаза более длительная, и характеризуется как гистолизом личиночных тканей, так и формированием и ростом дефинитивных тканей и органов.

Подробно метаморфоз изучен у всего лишь у нескольких видов мшанок, причем среди них отмечены различные тенденции в преобразовании личиночных тканей и органов. Так, у коронатной личинки ктеностомной мшанки *Amathia gracilis* выворачивается внутренний мешок, который продуцирует большое количество цементирующего секрета, приклеивающего личинку к субстрату. Этот же секрет образует защитную пелликулу вокруг трансформирующейся личинки. Клетки короны, апикального диска и орального эпителия личинки дегенерируют. Паллиальный эпителий выворачивается и именно он дает начало цистиду преанцеструлы. Другой паттерн метаморфоза описан у *Bugula neritina*, у которой цистид преанцеструлы формируется полностью из вывернувшегося внутреннего мешка личинки, а паллиальный эпителий образует только щупальцевое влагалище (рис. 11). Полипид формируется за счет клеток бластем, ассоциированных с аборальным органом, который в ходе метаморфоза втягивается внутрь. Промежуточный вариант между описанными выше двумя паттернами метаморфоза демонстрирует хейлостомная мшанка *Watersipora arcuata*, у которой и паллиальный эпителий, и эпителий внутреннего мешка вносят вклад в формирование цистиды преанцеструлы.

Метаморфоз *Membranipora membranacea* отличается от приведенных выше вариантов в нескольких отношениях. При оседании цифонаута происходит выворачивание внутреннего мешка, цементирующий секрет которого приклеивает личинку к субстрату. В дальнейшем мышечные сокращения приводят к уплощению личинки по направлению к субстрату, при этом мускул аддуктор раковины разрушается, задние края створок расходятся, а передние края укладываются друг на друга. Створки, таким образом, защищают мягкие ткани трансформирующейся личинки. Вывернутая ткань внутреннего мешка соединяется с паллиальным эпителием, который подстилает створки. Ресничный шнур и эпителий атриума цифонаута при этом оказываются внутри и впоследствии подвергаются гистолизу. У *M. membranacea* как и у *W. arcuata* цистид преанцеструлы берет начало как от внутреннего мешка, так и от паллиального эпителия. Из преанцеструлы формируются два первичных зооида — каждый под своей створкой личиночной раковины.

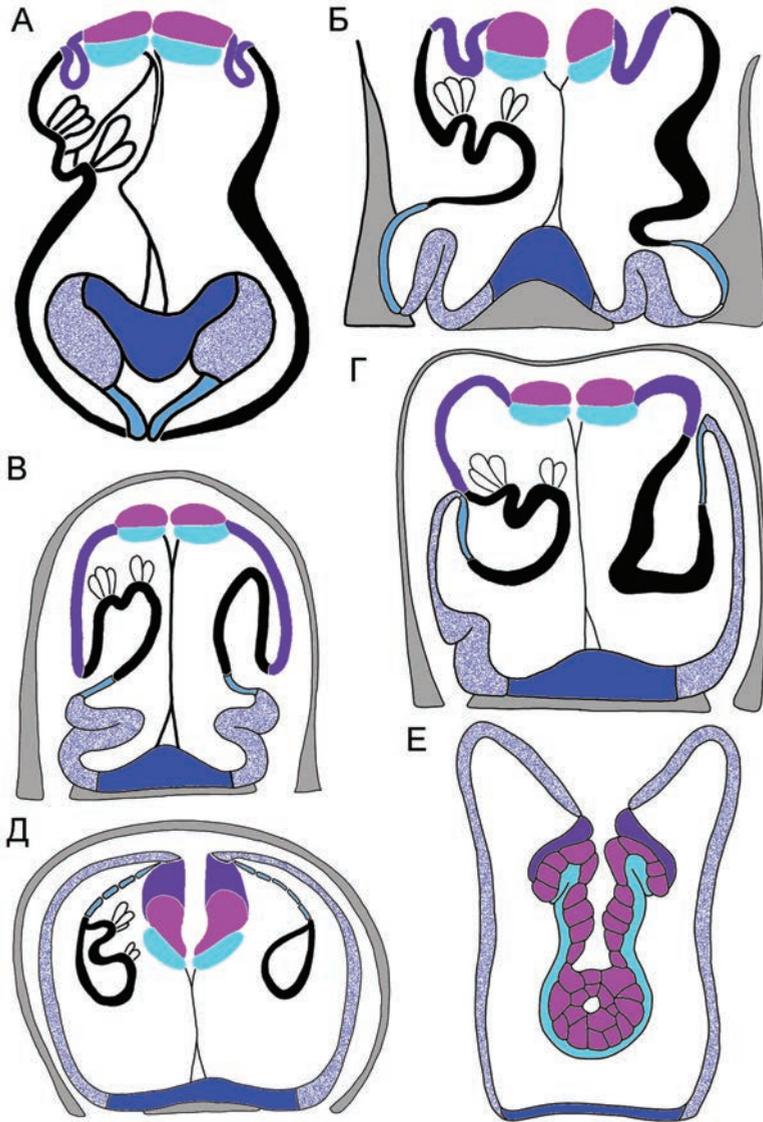


Рис. 11. Последовательные стадии метаморфоза *Bugula neritina* (Gymnolaemata, Cheilostomata). А — компетентная личинка; Б — 5 секунд после оседания личинки и выворачивания внутреннего мешка; В — примерно через 120 секунд после начала метаморфоза; Г — примерно 240 секунд после начала метаморфоза; Д — 360–390 секунд после начала метаморфоза; Е — несколько часов после начала метаморфоза: трансформация преанцеструлы в анцеструлу. Цветом обозначены: черный — личиночный эпителий короны; розовый — эпидермальная бластема; циан — мезодермальная бластема; фиолетовый — паллиальный эпителий, который даёт начало щупальцевому влагалищу; синим — «крыша» и боковые стороны внутреннего мешка; голубым — стенки «шейки» внутреннего мешка; серым — продукт секреции клеток «шейки» внутреннего мешка (пелликула).

Их полипиды развиваются, вероятно, из бластемной ткани, подстилающей апикальный орган личинки: на ранних этапах метаморфоза эта ткань разрастается и смещается в обе стороны от линии соприкосновения створок раковины личинки. Створки личиночной раковины утрачиваются по мере роста цистида.

Результаты экспериментов по выявлению экспрессии генов развития в бластемных тканях у *Bugula neritina* позволили предположить, что эти ткани представляют собой не пул недифференцированных стволовых клеток, а ткань, функция которой во взрослом организме уже определена. Гены развития и процессы апоптоза активизируются именно в ходе второй фазы метаморфоза, тогда как в первой фазе эти процессы либо не выражены, либо играют незначительную роль.

Личинка филактолемат оседает на субстрат передним концом и в момент контакта с субстратом происходит его зондирование. Если субстрат оказался неподходящим, то реснички покровов личинки начинают работать реверсивно и личинка отплывает от субстрата, не оседая на него. Если субстрат оказался пригодным, то личинка прочно прикрепляется к нему за счет железистых выделений клеток апикального диска, а биение ресничек прекращается. При метаморфозе мантия отворачивается вниз, обнажая цистид анцеструлы. Подворачиваясь, мантия быстро уплотняется, формируя сферическую клеточную массу, которая включается в проксимальную часть анцеструлы и становится питательной тканью. Считается, что, медленно резорбируясь, она дает питательные вещества для развития молодой колонии. Одновременно, эпидермис цистида секретируют эктоцисту, и в завершении метаморфоза высовывается лофофор(ы).

Личинка циклостомных мшанок оседает тем полюсом, где находится внутренний мешок. При оседании внутренний мешок выворачивается, а его клетки секретируют цементирующие вещества, приклеивающие личинку к субстрату. Затем выворачивается апикальное впячивание, что приводит к погружению ресничной короны. Этот процесс, вероятно, вызывается сокращением продольных мышц личинки. В результате погружения короны внутрь личинки эпителии внутреннего мешка и апикального впячивания сближаются и постепенно соединяются. Интересно, что продольные мышцы личинки сохраняются при метаморфозе и наследуются преанцеструлой.

Почкование зооидов, бесполое размножение и жизненный цикл. Колонии мшанок формируются в результате недоведенного до конца почкования, которое по способу реализации должно рассматриваться как бесполое размножение, однако не является таковым ввиду того, что образующиеся почки остаются морфологически и физиологически связанными друг с другом элементами колониального организма. У всех мшанок зачаток полипида возникает за счет локальной пролиферации дедифференцировавшихся эпидермальных клеток стенки материнского зооида. Активное деление этих клеток приводит к образованию почки полипида — полого пузырька, снаружи высланного мезотелиальными клетками. Далее в средней части почки образуется перетяжка, которая «делит» ее на дистальную и проксимальную части. Дистальная часть дает начало щупальцевому влагалищу и лофофору с глоткой, а проксимальная — всем остальным отделам пищеварительного тракта. Формирование почек у филактолемат осуществляется на оральной (вентральной) стороне цистида материнского зооида, тогда как у всех остальных мшанок — на анальной (дорсальной) стороне цистида. У филактолемат сна-

чала формируется полипид, после чего вокруг него образуется цистид. У гимнолемат формированию полипида предшествует образование цистида. У обызвествленных мшанок почкование зооидов осуществляется либо в так называемых общеколониальных зонах роста, либо — у большинства хейлостомат, на определенных участках материнского зооида, где в стенке цистида остаются необызвествленные «окна». Что касается экзоцисты, то эти «окна» закрыты только тонкой кутикулой, поэтому их еще иногда называют «мембранными окнами». Активное деление дедифференцировавшихся эпидермальных клеток стенки почки цистида приводит к ее увеличению, сопровождающемуся постепенным обызвествлением экзоцисты. Формирующаяся поперечная стенка разграничивает полости дочернего и материнского зооидов. В стенке, тем не менее, сохраняются коммуникационные поры. Расположение почек в материнском зооиде обеспечивает направленный рост колонии. Расположение зооидов в колонии имеет большое значение для наиболее эффективного использования локальных течений и должно способствовать эффективному захвату пищевых частиц, удалению уже профильтрованной лофофором воды, выведению экскретов, продуктов обмена, мужских гамет и т.д.

Особыми типами бесполого размножения у мшанок следует считать полиэмбрионию Cyclostomata, формирование статобластов у Phylactolaemata и образование зимующих почек (гибернакул) у Stenostomata (подробнее см. ниже).

Колонии мшанок живут от нескольких недель до нескольких лет. Жизнь всей колонии связана с циклическими изменениями, которые претерпевают зооиды. После оседания личинки и формирования анцеструлы или анцестрального комплекса (из 2–6 зооидов) начинается рост колонии за счет формирования новых зооидов. В зависимости от внешних условий (сезона, глубины и проч.) и вида через несколько дней или недель в некоторых зооидах в колонии осуществляется формирование гамет. По созревании мужские гаметы выходят во внешнюю среду, проникают в зооиды с овариями в других колониях, где и осуществляется оплодотворение. После него зиготы либо выводятся в воду, либо вынашиваются до полного формирования личинок. Выход личинок осуществляется в течение репродуктивного сезона или на протяжении всей жизни колонии. Например, у невынашивающей хейлостомной мшанки *Electra pilosa* в течение ранней весны, лета и осени популяции в Белом море представлены тремя генерациями: перезимовавшими «материнскими» колониями, а также поколениями «дочерних» и «внучатых» колоний. В материнских колониях за лето осуществляется два цикла размножения и дважды происходит нерест. Соответственно этим двум периодам нереста формируются «ранние» и «поздние» дочерние колонии. Ранние дочерние колонии также размножаются, но только один раз во второй половине лета, а их личинки дают начало внучатым колониям. Внучатые колонии и поздние дочерние колонии в этом сезоне не размножаются, а уходят на зимовку и приступают к размножению в следующем году. У вынашивающей хейлостомной мшанки *Callopora craticula* в Белом море перезимовавшие материнские колонии также имеют два летних пика размножения, дающие начало двум дочерним генерациям — ранней и поздней. Колонии ранней генерации размножаются в течение лета и осени один раз, давая начало внучатым колониям. В свою очередь внучатые колонии тоже успевают произвести личинок и дать начало правнучатой генерации. Правнучатая генерация и поздняя дочерняя генерация колоний не размножаются в этом се-

зоне и уходят на зимовку. Такие различия между двумя видами связаны с особенностями их репродуктивных стратегий. Планктотрофным личинкам *Electra pilosa* требуется больше времени для перехода к метаморфозу, чем лецитотрофным коронатным личинкам *Callopora craticula*, поэтому у *E. pilosa* за один сезон формируется меньше генераций колоний, чем у *C. craticula*.

Преобразование колоний связано не только с формированием почек новых зооидов и размножением, но также с постоянной дегенерацией и регенерацией полипидов в зооидах. Этот процесс наиболее активно происходит в крупных колониях. Полипиды могут дегенерировать, их ткани подвергаются гистолиту с образованием так называемых бурых тел. Затем полипид может регенерировать в том же цистиде. Регенерация осуществляется за счет локальной пролиферации дедифференцировавшихся эпидермальных клеток стенки зооида. Если регенерации полипид не произошло, то и эндоциста постепенно дегенерирует, а сам зооид разрушается. Этот процесс имеет место в старых колониях и, как правило, затрагивает центральные области, где находятся самые старые зооиды.

Таксономическое разнообразие мшанок

Мшанки богато представлены в палеонтологической летописи. Самые ранние находки мшанок датируются нижним ордовиком. В палеонтологической статье 2010 г. описана находка якобы кембрийских мшанок (Landing E., English A., Keppie J.D. 2010. Cambrian origin of all skeletalized metazoan phyla — Discovery of Earth's oldest bryozoans (Upper Cambrian, southern Mexico). *Geology*. Vol.38. P.547–550). Эти данные, однако, выглядят сомнительными, т.к. описываемые в работе экземпляры характеризовались «зооидами» в форме коробочки. Однако коробочка — это самая продвинутая и самая эволюционно молодая форма зооидов у мшанок. Первые известные мшанки характеризовались зооидами в форме трубочек. Действительно, в 2013 г. появилась статья, в которой доказывалось, что описание мшанок в упомянутой выше статье 2010 г. ошибочно, и обнаруженные авторами скелеты принадлежат восьмилучевым кораллам. Тем не менее, авторы статьи 2010 г. на новом материале и с привлечением более детальных реконструкций в 2015 г. попытались доказать, что их находка — это не восьмилучевые кораллы, а самые настоящие древние мшанки. В 2021 г. в журнале *Nature* опубликована статья, в которой из кембрийского периода описаны фоссилизованные колонии «мшанки» *Protomelission gatehousei*. На фотографиях и реконструкциях форма зооидов этого организма тоже очень похожа на коробочку. Тем не менее, в 2023 г. в том же журнале доказывалось, что *Protomelission* является зеленой водорослью. Эта полемика — интересный пример научной дискуссии в общем научном поле. В то же время, однако, в 2022 г. группа исследователей обнаружила в отложениях нижнего кембрия в штате Невада (США) отпечатки колоний обызвествленных организмов, напоминающих мшанок (Pruss S.B. et al. 2022. The oldest mineralized bryozoan? A possible palaeostomate in the lower Cambrian of Nevada, USA. *Sci. Adv.* DOI:10.1126/sciadv.abm8465). Поэтому вопрос о появлении мшанок нельзя считать окончательно решенным.

В составе типа Bryozoa выделяют три класса — Phylactolaemata, Stenolaemata и Gymnolaemata (Рис. 12). Современная филогения группы строится на комплексном подходе с использованием морфологических и молекулярных данных. Согласно классическим и современным исследованиям, класс Phylactolaemata рассматривается как сестринский по отношению ко всем остальным мшанкам и занимает на древе Bryozoa базальное положение. Это позволяет рассматривать Phylactolaemata как группу, сохранившую анцестральные для мшанок черты организации. Это мнение подтверждается современными исследованиями митохондриального генома покрыторотых мшанок. Все остальные мшанки — Stenolaemata и Gymnolaemata — группируются в кладу, которая получила название Myolaemata. Это название отражает ключевую особенность представителей этой группы, а именно наличие мускулистой глотки, стенки которой образованы эпителиально-мышечными клетками.

Класс Phylactolaemata насчитывает всего около ста описанных видов. Это пресноводные организмы хотя есть единичные находки филактолемных мшанок

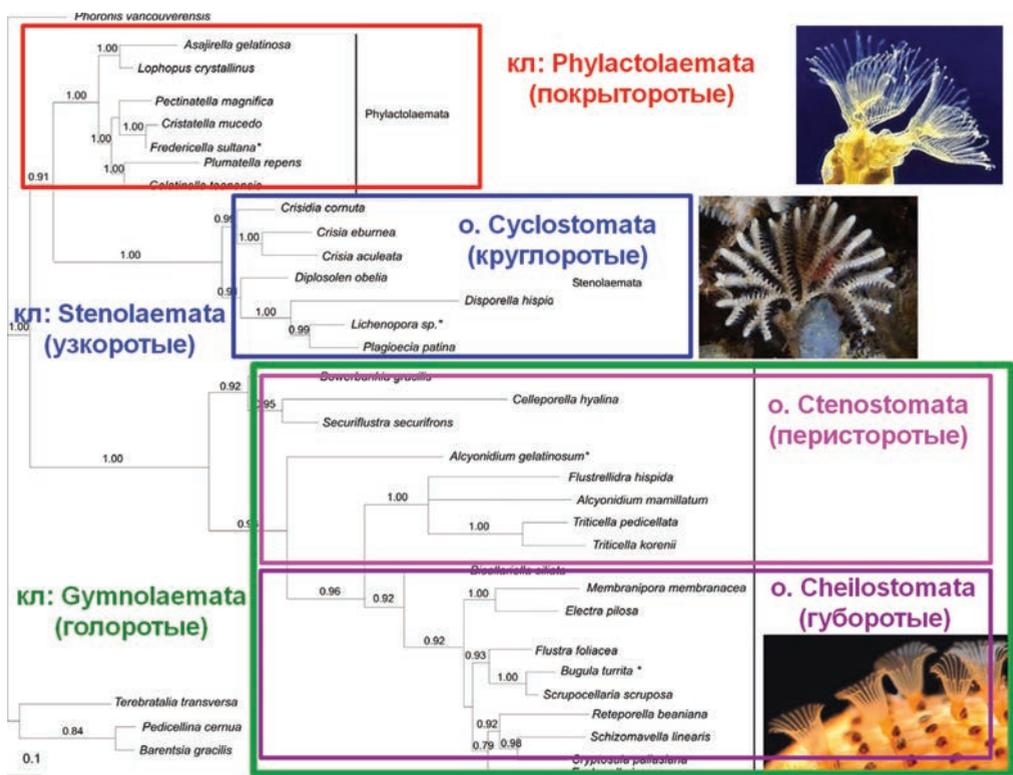


Рис. 12. Основные группы современных мшанок (по Fuchs *et al.*, 2009 с изменениями).

из солончатых водоемов. Пресноводные мшанки распространены повсеместно кроме полярных областей, обитая как в стоячих, так и в проточных водоемах: прудах, озерах и реках. Их колонии прикрепляются к любым подводным предметам. Форма колоний разнообразна. Среди филактолемат есть гусеницеобразные ползающие колонии, однако большинство из них стелющиеся, образующие плотные или разветвленные «дерновинки» или муфты, являются прикрепленными. В одном случае колонии вторично отделяются от субстрата и становятся флотирующими. По сравнению с *Муолаемата* зоиды *Phylactolaemata* довольно крупные. Они имеют форму мешочка или трубочки и снабжены мускулистыми стенками. Колонии мономорфны, т.е. гетерозоиды в них отсутствуют.

Стенка тела необыкновенно известна. Особенностью филактолемат является наличие у большинства из них подковообразного лофофора, которого нет у других представителей типа. Высовывание полипида осуществляется за счет сокращения мускулатуры эластичных стенок цистиды. Особое строение имеет целом лофофора, в котором разные щупальца связаны с разными полостями тела (см. выше). Все отделы пищеварительного тракта снабжены хорошо развитой кольцевой мускулатурой.

Для филактолемат характерно формирование покоящихся стадий — статобластов, которые являются зимующими пропадагулами. Возникновение статобластов связывают с обитанием в сезонных условиях, в замерзающих или пересыхающих эфемерных водоемах. Снаружи статобласт покрыт толстой хитиновой оболочкой, которая окружает внутреннюю капсулу. В капсуле находятся клетки герминативного эпителия, которые окружают внутреннюю клеточную массу. Выделяют три основных типа статобластов: флотобласты, сессобласты и пиптобласты. Флотобласты характерны для большинства мшанок. По периметру флотобласта располагается полое кольцевое плавательное кольцо, благодаря которому флотобласты не тонут, переносясь потоками на большие расстояния. Флотобласты и сессобласты также имеют специальные выросты с крючками, при помощи которых они прикрепляются к подводным субстратам. Сессобласты не падают и после гибели колонии остаются на прежнем месте. Пиптобласты не имеют сколь-нибудь выраженных морфологических структур, поэтому их рассматривают как неспециализированную форму статобластов.

Филактолематы продуцируют от нескольких до многих мелких бедных желтком ооцитов, однако вынашивается лишь один эмбрион. Вынашивание сопровождается плацентарным питанием во внутренних выводковых сумках, которые как и яичники, и почки полипида формируются на оральной стороне зооида (а не на анальной, как это имеет место у голоротых мшанок). Развитие с непитающейся личинкой, которая, по сути, представляет собой плавающую анцеструлу или даже небольшую колонию.

Класс *Stenolaemata* — древнейшая группа мшанок, представленная большим разнообразием вымерших и современных форм. В палеонтологической летописи известно пять разных отрядов в составе класса, из которых до наших дней дошел лишь один **отряд *Cyclostomata***. В современной фауне насчитывается порядка 900 видов этой группы, все они — морские организмы. Колонии циклостомных мшанок могут быть корковыми, кустистыми, древовидными, решетчатыми, розетковидными и некоторыми другими. Зооиды всегда имеют форму трубочки. Цистид обызвествлен, его стенки несут многочисленные овальные обызвествленные участки (псевдопоры). Внутри цистид перегороден поперечными диафрагмами и полудиафрагмами, которые могут располагаться в базальной, средней и апикальной частях трубкообразного цистида. Это перегородки (полные или неполные), которые пересекают просвет цистида. Для некоторых циклостомат характерно наличие шипов, которые развиваются на латеральных стенках цистида и вдаются в его просвет. Вымершие стенолематные мшанки демонстрируют большее разнообразие структуры цистида по сравнению с таковой у современных представителей группы.

Лофофор колоколообразный, число щупалец варьирует: минимальное — 6, максимальное — 19. Наибольшее число щупалец описано у гетеропорид (*Heteroporidae*): 16–19. Особенностью организации щупалец циклостомат является отсутствие у них фронтальных ресничек. Частицы пищи увлекаются в щупальцевую воронку за счет токов воды, создаваемых биением латеральных ресничек. Длинные и неподвижные латеро-фронтальные реснички перекрывают по периметру всё пространство щупальцевой воронки, формируя своего рода фильтр.

Внутри цистида имеются две полости: экзосаккальная и эндосаккальная. Эндосаккальная полость ограничена мембранной сумкой, стенки которой образованы пе-

ритонеумом, «отслоившимся» от покровного эпителия стенки цистида (рис. 3А, Б). Стенка мембранной сумки содержит кольцевые мышцы, сокращение которых создает давление полостной жидкости внутри нее и приводит к высовыванию лофофора. Экзосаккальная полость — это пространство между стенкой мембранной сумкой и стенкой цистида, псевдоцель.

У некоторых циклостомат описан особый отдел передней кишки — гиззард (жевательный желудок), стенки которого несут пару кутикулярных «зубных» пластинок по-видимому использующихся для раскалывания створок диатомовых водорослей.

Для представителей группы характерен гетероморфизм зооидов. В колониях кроме питающихся аутозооидов могут развиваться кенозооиды (ризоиды и шипы), нанозоиды и гонозоиды, в которых осуществляется инкубация эмбрионов. Гонозоиды имеют грушевидную, лопастную или неправильную форму. Для большинства изученных представителей группы характерна полиэмбриония. По достижении определенного размера крупный первичный эмбрион фрагментируется с образованием вторичных эмбрионов, часть которых также подвергается фрагментации. В результате в одном гонозооиде может сформироваться свыше сотни генетически идентичных личинок. Выход личинок из гонозооида происходит через модифицированный дистальный участок — трубочку оэциостома.

Для циклостомных мшанок характерно развитие с формированием так называемой преанцеструлы или первичного диска. В ходе метаморфоза личинка прикрепляется к субстрату адгезивным диском (расправленным внутренним мешком), сильно уплощается, выделяют на своей поверхности плотную, начинающую обызвестляться эктоцисту и трансформируется в так называемый первичный диск. Именно из первичного диска развивается первый зооид. Первичный диск обычно полусферический, плотно приросший к субстрату, его стенки гладкие или могут нести нерезкие ребра. У большинства циклостомат преанцеструла имеет только внешнюю стенку (покровный эпителий), однако описаны преанцеструлы, имеющие внешнюю и внутреннюю стенку, либо только внутреннюю. Как правило, вся поверхность преанцеструлы покрыта многочисленными псевдодопорами, однако, описано и полное отсутствие псевдодопор у преанцеструл некоторых видов. Всего насчитывается порядка 8 паттернов локализации псевдодопор. Эти паттерны никак не связаны с выделением современных таксономических групп и, вероятно, независимо были приобретены представителями разных групп циклостомат. Тем не менее, строение преанцеструлы является перспективным таксономическим инструментом. Для некоторых современных циклостомат описано формирование так называемой мультизооидальной зоны, то есть области преанцеструлы, на которой формируется не один зооид, а множество зооидов одновременно. Эта область получила название «общей почки», которая представляет собой растущий край колонии, состоящий из общей терминальной мембраны и межзооидальных стенок, выставленных эпидермальными клетками.

Класс *Gymnolaemata* — голоротые мшанки — самая разнообразная в морфологической и экологическом отношении группа мшанок.

Отряд *Stenostomata* — довольно немногочисленный таксон, в составе которого насчитывается около 350 современных видов. Название *Stenostomata* происходит из-за наличия у них воротничка (коллара). Это кутикулярная структура

(рис. 3В, Г), развивающаяся на дне вестибулюма и окружающая основание интрверта у высунутого лофофора. Воротничку приписывается защитная функция. Форма воротничка разная: он может формировать простые короткие складки или многочисленные длинные выросты, похожие на щетинки. На самом деле, воротничок свойственен далеко не всем представителям *Stenostomata* и, более того, обнаруживается и у некоторых хейлостомат. Строго говоря, ктеностомат нельзя рассматривать как единую группу, т.к. современные молекулярно-генетические исследования показывают ее парафилию. В частности, воротничек описан также у некоторых хейлостомат, а некоторые ктеностоматы обладают оперкулюмом, который закрывает отверстие аутозоида и характерен преимущественно для хейлостомат (см. ниже). Традиционно в составе группы выделяют две кланды — “*Carnosa*” и “*Stolonifera*”. Это разделение отражает особенности формы зооидов: у «карноза» зооид имеет форму коробочки, а у «столонифера» зооид имеет форму мешочка, который связан со столоном стелющемся по субстрату или возвышающемся над субстратом. В настоящее время эти термины не используются как таксономические, но применяются для описания формы колоний.

Среди *Stenostomata* большинство видов — это морские представители, однако встречаются и пресноводные и солоноватоводные виды. Для всех ктеностомат характерно отсутствие минерального скелета. Сокращение парietальной мускулатуры в эндоцисте стенки цистиды и ее деформация обеспечивает увеличение давления полостной жидкости и высовывание колоколообразного лофофора. У некоторых ктеностомат имеется жевательный желудок.

Полиморфные зооиды представлены различными кенозооидами, в частности столонами, спинозооидами и ризоидами. Спинозооиды могут быть адвентивными — они формируют шипы, сидящие на стенке аутозоида. Однако, есть виды, у которых спинозооиды викарирующие, то есть в колонии они формируются на месте аутозоида и замещают его. Ризооиды прикрепляют колонию к субстрату. У сверлящих ктеностомат, которые поселяются в толще известковых субстратов, описаны так называемые «зооиды-мешки». Они имеются у многих современных и вымерших представителей сверлящих ктеностомат. Эти зооиды заполнены светопреломляющими шаровидными гранулами диаметром 4–7 мкм. Функция этих зооидов неизвестна.

Для ктеностомат характерно формирование «спящих почек» или гибернакул. Это сферические почки, имеющие толстую стенку и содержащие множество запасющих клеток. Как правило, такие почки имеют темную окраску и легко могут быть обнаружены на колонии. Впервые гибернакулы были описаны у пресноводных ктеностомат. Им приписывали функцию восстановления колонии после зимнего периода. Такие почки были обнаружены и у тропических пресноводных ктеностомат, которые, вероятно, тоже подвергаются сезонным колебаниям среды, выраженным в обмелении или пересыхании водоемов. У морских ктеностомат дремлющие почки появляются в ответ на ухудшение условий среды обитания. Размножение ктеностомат характеризуется наличием пелагических и вынашиваемых личинок.

Считается, что ктеностоматы — это самая древняя группа мшанок, следы которой не сохраняются в ископаемых остатках, т.к. зооиды лишены жесткого скелета. В ископаемом состоянии обнаружены только следы сверления сверлящих ктеностомат, появляющиеся в верхнем ордовике. Строение современных ктеностомат в

некоторых работах рассматривается в качестве анцестрального для всех мшанок. В пользу этой идеи говорят несколько фактов: наличие у ктеностомат мягких необызвествленных стенок цистиды, что считается исходным для мшанок состоянием по сравнению с минерализованным цистидом, наличие относительно крупного лофофора с большим числом щупалец, разнообразие форм зооидов.

Отряд Cheilostomata (губоротые) — именно эта группа демонстрирует наибольшее морфологическое разнообразие типа Bryozoa, в ее состав входит более 140 родов и более 6000 видов. Название группы происходит от наличия у представителей группы оперкулума — особой крышечки, которая закрывает вход в вестибулюм. Хейлостомные мшанки наиболее многочисленны и разнообразны в морях, но встречаются и солоноватоводные виды. Форма и размеры колоний варьируют в широких пределах. Зооиды имеют форму мешочков или коробочек. Наиболее обычная форма зооидов — коробочка. Высывание лофофора обеспечивается благодаря сокращению париетальных мышц, деформирующих гибкую фронтальную мембрану или растягивающих аскус (= компенсаторный мешок). Лофофор колоколообразный. У некоторых хейлостомат описан жевательный желудок.

Цистид частично обызвествлен. Для определения видов группы необходимо провести детальное изучение как самой колонии, так и отдельных зооидов, в том числе, изучить строение фронтальной стенки зооида. Обызвествление цистиды может в разной степени затрагивать фронтальную стенку зооида. В самом простом случае фронтальная стенка не обызвествлена или обызвествлена незначительно и состоит из тонкой кутикулы и покровного эпителия. Наличие необызвествленной фронтальной стенки делает зооид весьма уязвимым и легко доступным для хищников: морских пауков и брюхоногих моллюсков. В ходе эволюции у многих хелостомных мшанок появились различные скелетные структуры, защищающие фронтальную стенку. В первую очередь, такими защитными образованиями служат различные выросты стенки цистиды, включая шипы. У других хейлостомат под фронтальной мембраной развивается внутренняя скелетная стенка — криптоциста — это обызвествленное разрастание латеральных и проксимальной стенок цистиды. Мшанки с описанными вариантами строения фронтальной стенки называют *Anasca* в противоположность *Ascophora*, у которых формируется так называемый компенсаторный мешок (отсюда и название — несущий мешок), полость которого связана порой с окружающей средой. При сокращении париетальных мышц, прикрепленных к стенкам компенсаторного мешка, он растягивается, и в его полость нагнетается вода из-за чего объем мешка сильно увеличивается. Это приводит к уменьшению свободного объема полости зооида и повышению давления полостной жидкости, результатом чего является высывание лофофора. В частности, у некоторых аскофорных мшанок фронтальная стенка полностью обызвествляется и обозначается как гимноциста. Аскус расположен непосредственно под ней. В других случаях над фронтальной мембраной формируется защитная решетка из шипов или кост — так называемая спиноциста. Есть и некоторые другие варианты формирования защитных фронтальных щитов. Ранее названия “*Anasca*” и “*Ascophora*” использовались для обозначения таксономических группы хейлостомных мшанок, однако в настоящее время показано, что это невалидные группы.

Для большинства *Cheilostomata* характерно наличие в колонии полиморфных зооидов. Их наличие и строение являются важными таксономическими призна-

ками. Различают несколько основных типов гетерозооидов: авикулярии, вибракулярии и кенозооиды. У авикуляриев и вибракуляриев полипид сильно редуцирован и сохраняется только в виде рудиментарного бугорка с пучком чувствительных ресничек. Оперкулом сильно увеличивается в размерах и обозначается как мандибула (у авикуляриев) или сета (у вибракуляриев), а связанные с ним мышцы становятся значительно более многочисленными и мощными. Сокращение мышц приводит мандибулу (или сету) в движение: вертикальное — у мандибулы и вращательное/машущее — у сеты. Авикулярии и вибракулярии отпугивают хищников и личинок других эпибионтов — непрошенных поселенцев, использующих колонии мшанок как субстрат для оседания, а также очищают поверхность колонии от оседающих частиц. Авикулярии могут располагаться на стенке аутозоида (адвентивные или зависимые авикулярии) или занимать место аутозоида в колонии (викарирующие или замещающие авикулярии).

Кенозооиды лишены полипида и имеют разную морфологию. Они могут выглядеть как шипы (защитная функция), трубки-ризоиды (прикрепление к субстрату) или напоминать по форме аутозооиды, участвуя в строительстве колонии.

Для подавляющего большинства хейлостомат характерно вынашивание эмбрионов, причем выводковые структуры в этой группе возникали несколько раз, в том числе на основе модификации шипов и кенозооидов. Шире всего распространены овицеллы — защитные обызвествленные капсулы, формирующиеся у дистального края фертильного зооида вблизи от его отверстия. При этом стенка капсулы формируется как разрастание фронтальной стенки дистального зооида. Выводковая полость овицеллы сообщается с окружающей средой через отверстие. Через него зигота попадает в овицеллу и через него же из овицеллы выходит зрелая личинка. Во время вынашивания выводковая полость изолирована от внешней среды посредством тонкостенного эластичного выроста стенки фертильного зооида — ооэциального пузырька, сокращение которого приводит к открыванию отверстия овицеллы. Для некоторых представителей группы характерна матротрофия, т.е. питание эмбриона во время вынашивания. Развитие проходит с формированием плавающей личинки.

Программа практических занятий

Занятие 1.

Биология и морфологи форонид

Теоретическая часть: Кто такие форониды? Положение форонид на древе Bilateria: классические и современные представления. Кто такие Tentaculata и Lophophorata? Что такое лофофор и монофилия лофофорат: за и против. Особенности биологии форонид: сверлящие виды и виды, обитающие на мягких грунтах. Строение трубки у форонид. Лофофор форонид — строение и функции. Особенности морфологии мягкого тела: подразделение мягкого тела на участки, их функции и связанные с ними гистологические особенности строения. План строения форонид. Анатомия систем органов. Железистый эпителий переднего туловищного участка тела. Мускулатура: особенности организации мускулатуры в разных отделах тела. Нервная система: дорсальное нервное сплетение, щупальцевое нервное кольцо, гигантские нервные волокна. Целом: прото-, мезо- и метацель. Подразделение туловищного целома на камеры; латеральные, оральный, анальный и интестинальный мезентерии. Пищеварительная система: U-образная трубка, сильно дифференцированная на отделы. Сложная замкнутая кровеносная система: основные сосуды, направление токов крови, происхождение кровеносной системы в филогенезе форонид. Организация сосудистой стенки: цело-, мезо- и эндотелий. Форменные элементы крови. Выделительная система: половой диморфизм в строении нефридиев у форонид. Строение половой системы: вазоперитонеальная ткань и формирование гамет.

Рисунки и объекты:

Phoronis ijimai Ока, 1897

Phoronopsis harmeri Pixell, 1912

1. Поперечный срез через тело и трубку *Phoronis ijimai*: зарисовать схему поперечного среза мягкого тела и трубку, показав слои, из которых она состоит.
2. Внешний вид трубок у *Phoronopsis harmeri*: сравнить форму и состав трубок у особей, обитающих на крупнозернистом и заиленном песке. Показать внешний вид трубок и прорисовать участок каждой трубки крупно.
3. Внешний вид мягкого тела *Phoronopsis harmeri*: найти и подписать разные участки тела — лофофор со щупальцами, головной отдел тела, передний и задний туловищные отделы, ампула.
4. Сагиттальный срез через лофофор *Phoronopsis* sp.: три отдела целома, лофофоральные кровеносные сосуды, дорсальное нервное сплетение, щупальцевое нервное кольцо.
5. Поперечный срез через передний туловищный отдел тела *Phoronopsis harmeri*: найти и подписать мезентерии и камеры туловищного целома, ветви кишечника, главные кровеносные сосуды, гигантское нервное волокно.
6. На большом увеличении зарисовать строение стенки переднего туловищного участка тела *Phoronopsis harmeri*: железистый эпителий с развитым нервным плексусом в основании, толстая базальная пластинка, кольцевая мускулатура, перьевидная мускулатура.

ЗАНЯТИЕ 1.

Биология и морфология форонид

Рисунок 1. Поперечный срез через тело и трубку *Phoronis ijimai*

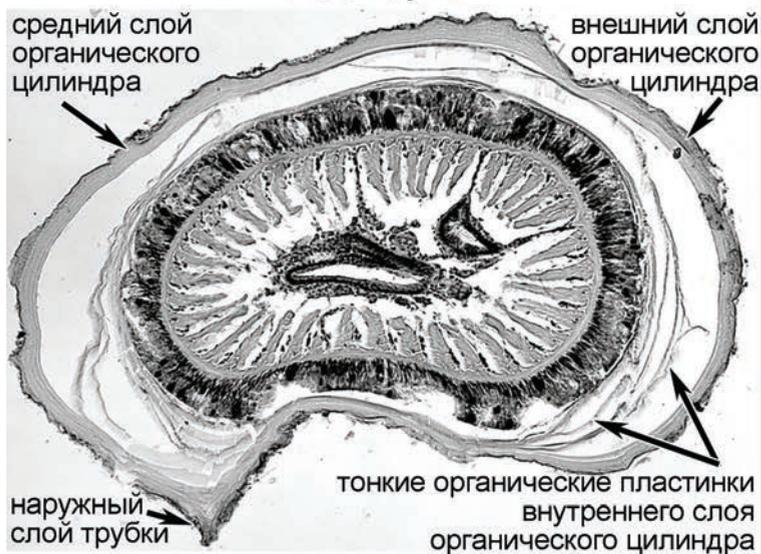


Рисунок 2. Внешний вид трубок у *Phoronopsis harmeri*.



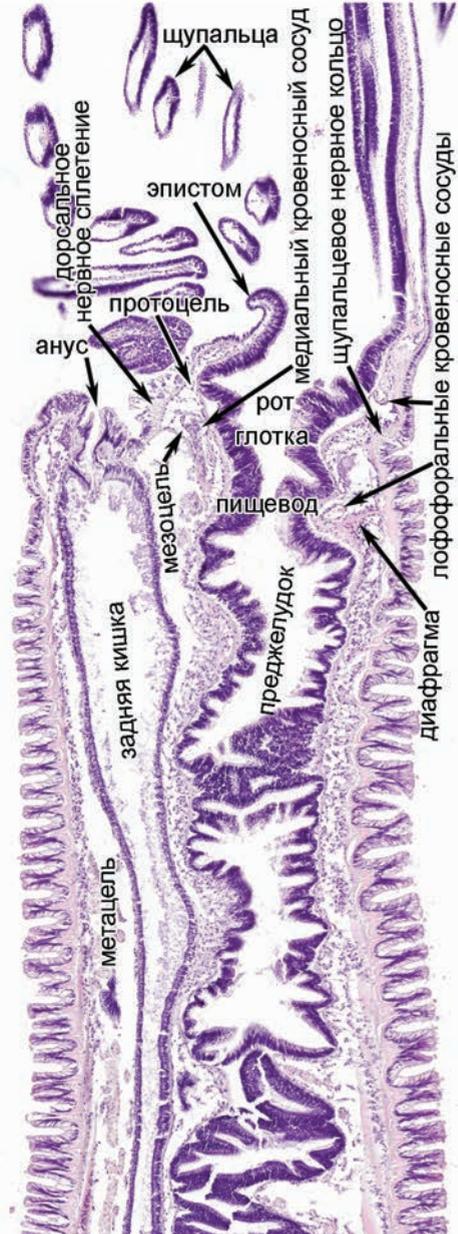
ЗАНЯТИЕ 1.

Биология и морфология форонид

Рисунок 3. Внешний вид
мягкого тела
Phoronopsis harmeri



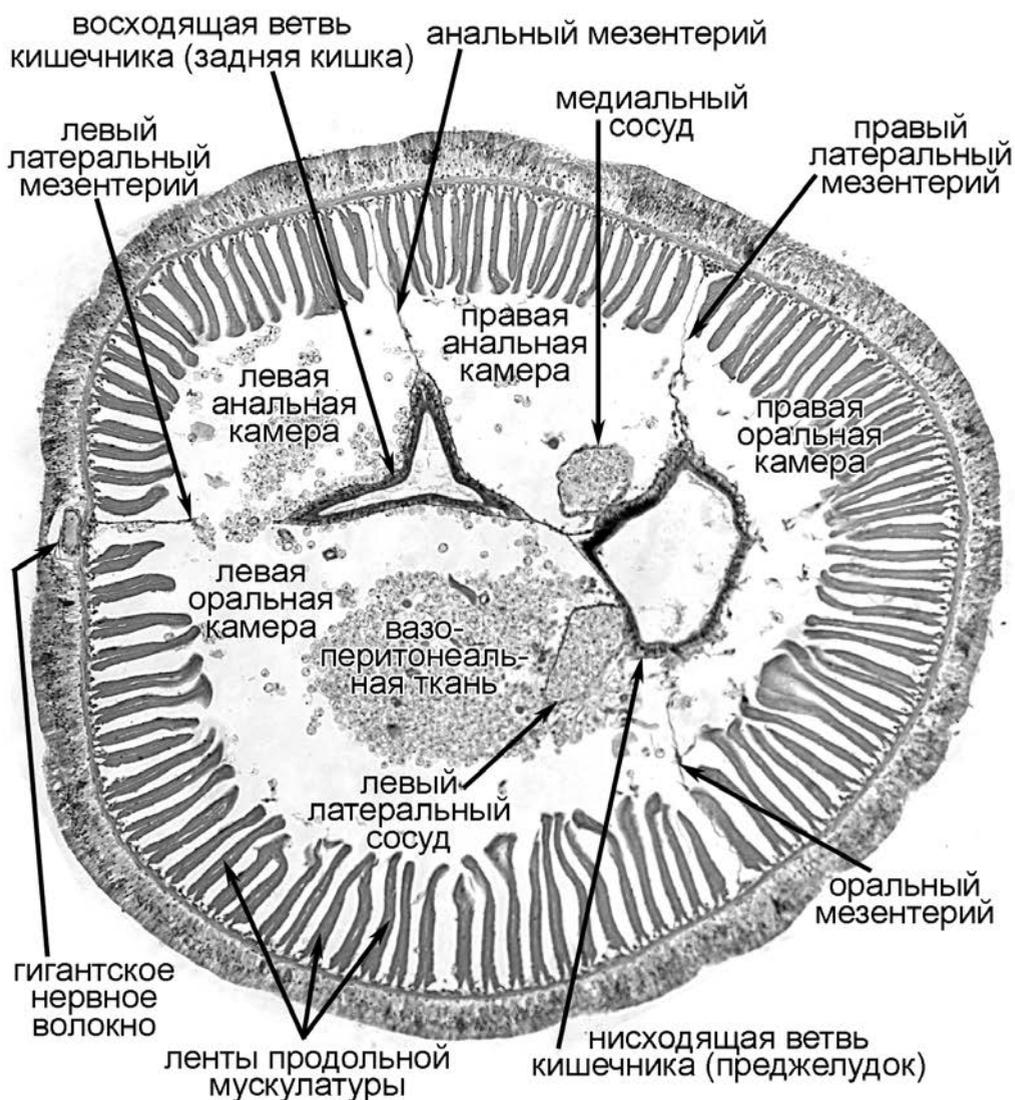
Рисунок 4. Сагиттальный срез
головного конца тела
глубоководного *Phoronopsis* sp.



ЗАНЯТИЕ 1.

Биология и морфология форонид

Рисунок 5. Поперечный срез через передний туловищный участок тела *Phoronopsis harmeri*



Размножение и раннее развитие форонид

Теоретическая часть: Форониды — раздельнополые виды и гермафродиты. Организация гонад и вазоперитонеальная ткань; как формируется вазоперитонеальная ткань и ее основные функции. Дополнительные половые железы — нидаментальные железы и лофофоральные органы: строение и функции. Гаметогенез, строение спермиев и яйцеклеток. Оплодотворение и нерест. Типы развития у форонид: основные репродуктивные стратегии и репродуктивные паттерны. Разные типы вынашивания и матротрофия у форонид. Особенности дробления яйца и раннего эмбриогенеза, связанные с типом развития. Эмбриогенез: судьба экто-, эндо- и мезобласта.

Рисунки и объекты:

Phoronopsis harmeri Pixell, 1912 — раздельнополый вид

Phoronis hippocrepi Wright, 1856 — вид-гермафродит

Phoronis australis Haswell, 1883 — вид-гермафродит

Phoronis embryolabi Temereva et Chichvarkhin, 2017 — живорождение личинок

1. Поперечный срез через лофофоральные органы *Phoronopsis harmeri*: показать различные участки, показать сообщение мешковидной базальной и капюшонообразной верхней частей.
2. Поперечный срез через эмбриональное скопление *Phoronis hippocrepi*: нидаментальные железы, эмбрионы на разных стадиях развития.
3. Схема поперечного среза через задний туловищный участок *Phoronis australis* — прорисовать левый латеральный кровеносный сосуд с развивающимися на нем половыми клетками: ооцитами и сперматоцитами.
4. Схема поперечного среза через задний туловищный участок самки *Phoronopsis harmeri*: показать вазоперитонеальную ткань и развивающиеся в ней ооциты.
- 4а. Отдельно прорисовать «розетку» клеток вазоперитонеальной ткани вокруг кровеносного капилляра.
5. Схема поперечного среза через задний туловищный участок тела *Phoronis embryolabi*.
6. Детальная прорисовка поздней гастролы *Phoronis embryolabi*.
7. Детальная прорисовка молодой актинотрохи *Phoronis embryolabi*: показать производные всех трех зародышевых листков.

ЗАНЯТИЕ 2.

Размножение и раннее развитие форонид

Рисунок 1. Поперечный срез через лофофоральные органы *Phoronopsis harmeri*

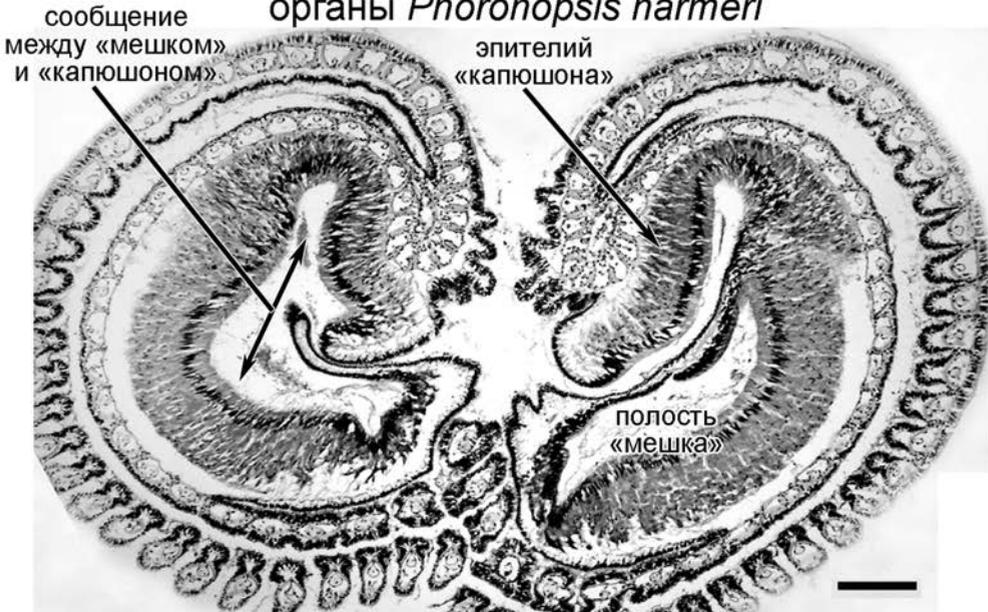


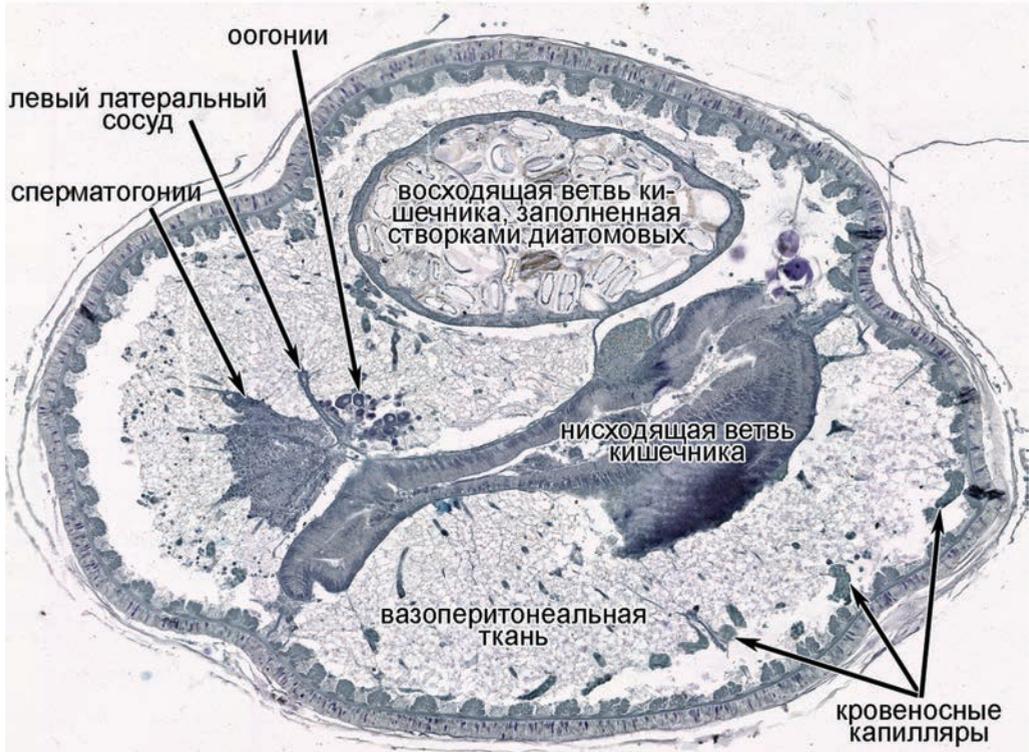
Рисунок 2. Поперечный срез через нидаментальные железы *Phoronis hippocrepia*



ЗАНЯТИЕ 2.

Размножение и раннее развитие форонид

Рисунок 3. Поперечный срез через задний туловищный участок тела *Phoronis australis*



ЗАНЯТИЕ 2.

Размножение и раннее развитие форонид

Рисунок 4. Поперечный срез через задний туловищный участок тела *Phoronopsis harmeri*

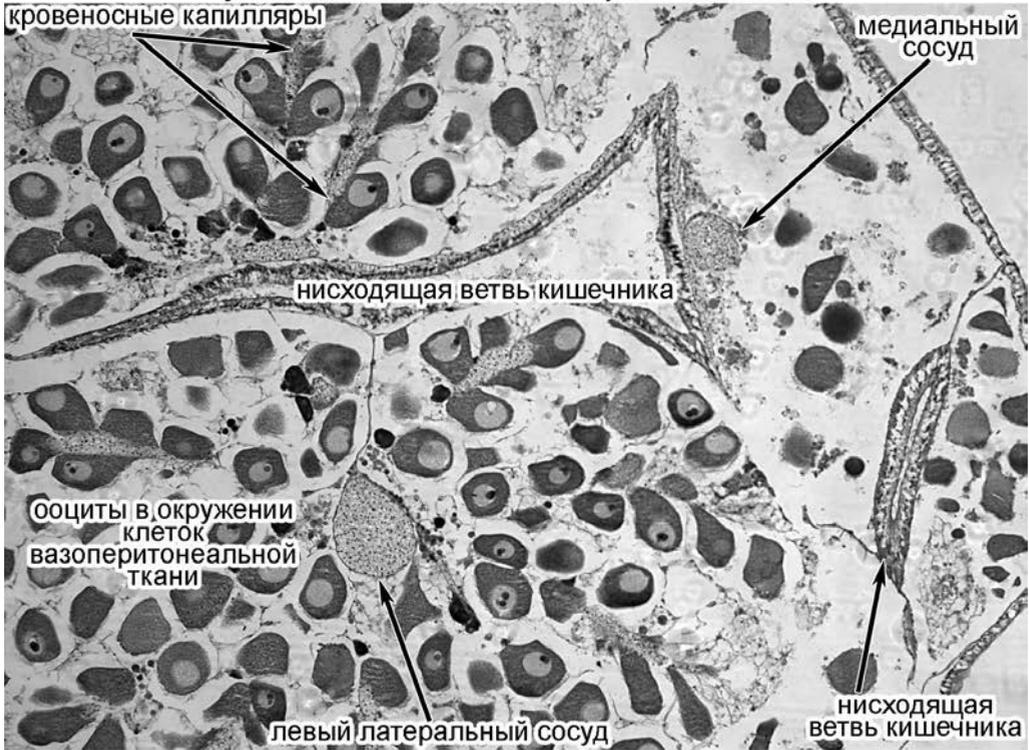
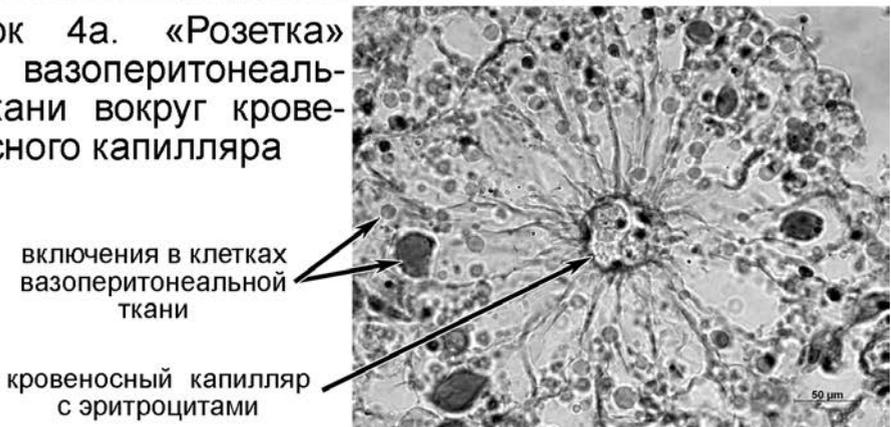


Рисунок 4а. «Розетка» клеток вазоперитонеальной ткани вокруг кровеносного капилляра



ЗАНЯТИЕ 2.

Размножение и раннее развитие форонид

Рисунок 5. Поперечный срез через задний туловищный участок тела

Phoronis embryolabi

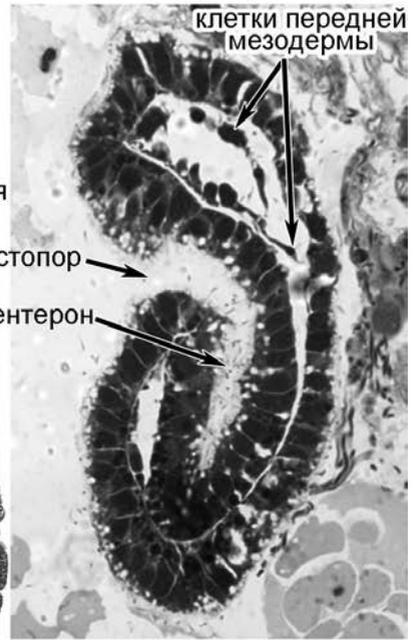
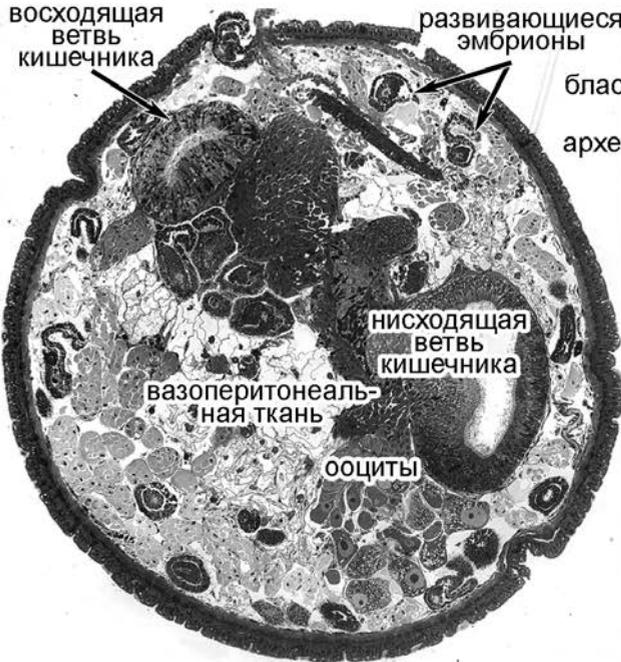


Рисунок 6. Поздняя гастрולה *Phoronis embryolabi*, сагиттальный срез (справа вверху)



Рисунок 7. Молодая актинотроха *Phoronis embryolabi*, сагиттальный срез (справа внизу)

Личиночное развитие и метаморфоз у форонид

Теоретическая часть: Типы личинок у форонид: особенности морфологии, биологии и поведения. Разнообразие планктотрофных личинок форонид. Личиночное развитие и строение компетентных личинок. Тело подразделено на преоральную лопасть, воротничок со щупальцами и туловище с конечным телотрохом. Покрыты у актинотрох: крупные эпителиально-мышечные клетки, железистый характер эпителия некоторых участков тела, специализированный эпителий ресничных шнуров. Нервная система личинок форонид: три типа организации. Сложное строение апикального органа, главные нервные тракты. Сравнительный анализ организации апикального органа у ресничных личинок беспозвоночных. Организация целома у личинок форонид: трипартитный и бипартитный целома. Особенности организации протонефридиев, пищеварительной и кровеносной системы у личинок форонид. Что такое метасомальный карман и его строение. Метаморфоз форонид. Преобразования внешней морфологии личинок в ходе метаморфоза: судьба преоральной лопасти, щупалец и телотроха — два основных модуля. Преобразования анатомии личинок в ходе метаморфоза: судьба мышечной, нервной, выделительной, кровеносной и пищеварительной систем органов. Жизненный цикл форонид и его эволюция; основные гипотезы эволюции бифазных жизненных циклов Bilateria.

Рисунки и объекты:

Phoronopsis harmeri Pixell, 1912 — вид с голопелагическим типом развития

Phoronis ijimai Oka, 1897 — вид с вынашиванием

Phoronis embryolabi Temereva et Chichvarkhin, 2017 — живорождение личинок

1. Внешний вид компетентных личинок *Phoronopsis harmeri* (личинки в эмбриодише, в глицерине). Найти и подписать головную лопасть, апикальную пластинку, щупальца, оральное поле, туловище, телотрох, отделы кишечника, скопления эритроцитов.
2. Внешний вид личинок *Phoronis embryolabi* (личинки в эмбриодише, в глицерине).
3. Продольный срез через тело компетентной личинки *Phoronopsis harmeri* (с вентральной стороны щупальце обломано — артефакт проводки).
4. Внешний вид начальной стадии метаморфоза *Phoronopsis harmeri*: остатки личиночной преоральной лопасти, клеточные тяжи постротового ресничного шнура, личиночный телотрох, вывернутый метасомальный карман с ампулой (животное в глицерине в эмбриодише).
5. Сагиттальный срез метаморфозного животного *Phoronopsis harmeri* на стадии поедания преоральной лопасти: формирование U-образного пищеварительного тракта, дегенерирующая преоральная лопасть и апикальный орган, протцель, телотрох.

ЗАНЯТИЕ 3.

Личиночное развитие и метаморфоз форонид

Рисунок 1. Компетентная личинка *Phoronopsis harmeri*

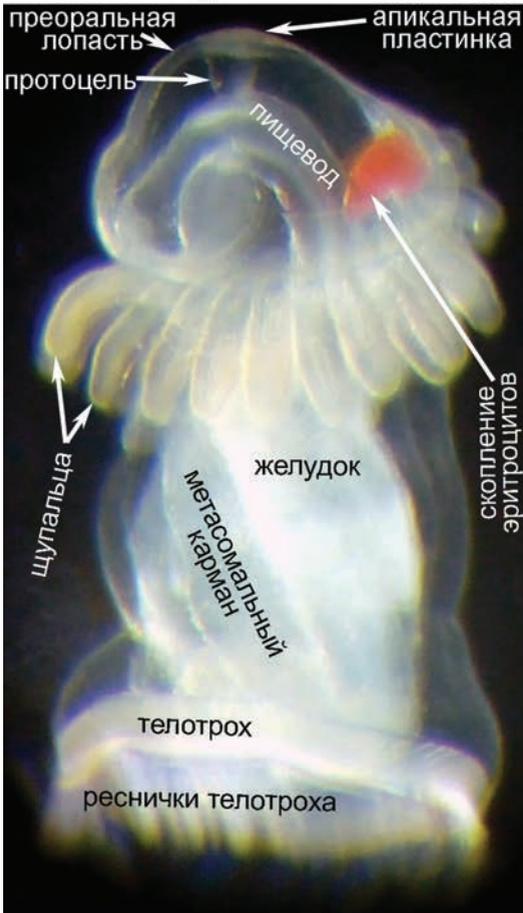
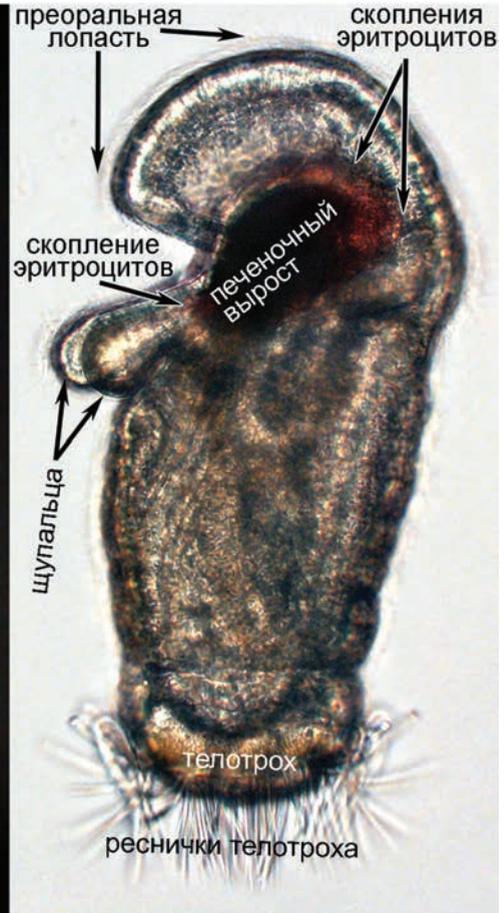


Рисунок 2. Компетентная личинка *Phoronis embryolabi*



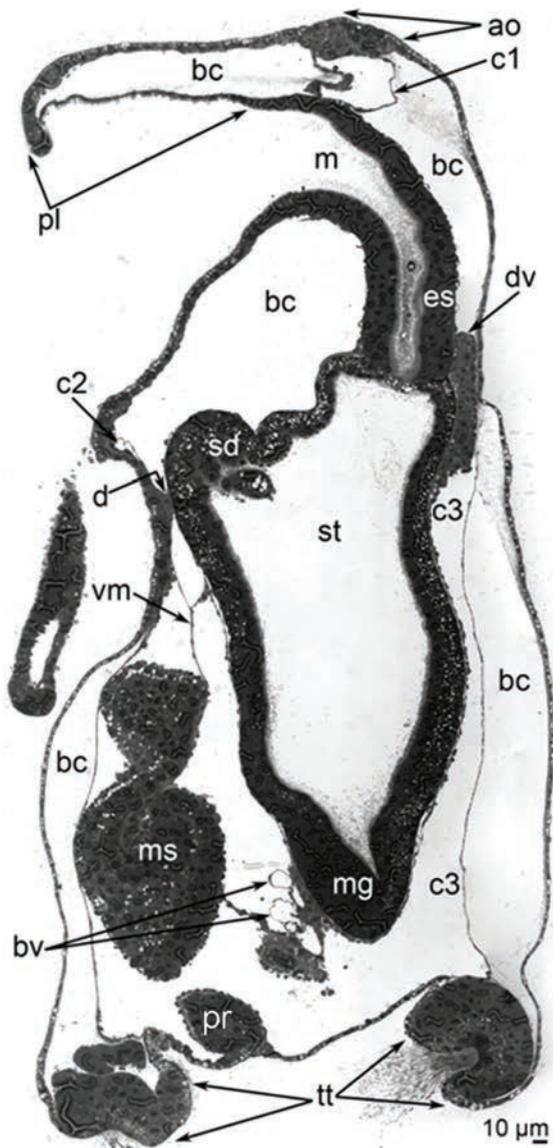
Личинки, которые предложенные для зарисовки на практикуме, зафиксированы и просветлены в глицерине, поэтому отличаются от тех, которые даны на фотографиях (это снимки живых актинотрох). Важно сравнить размеры личинок разных видов, а так же личинок *Phoronopsis harmeri* разных возрастов. У разных личинок необходимо найти отделы тела и различные органы, обратить внимание на строение щупальцевых аппаратов личинок разных видов.

ЗАНЯТИЕ 3.

Личиночное развитие и метаморфоз форонид

Рисунок 3. Компетентная личинка *Phoronopsis harmeri*.
Сагиттальный срез

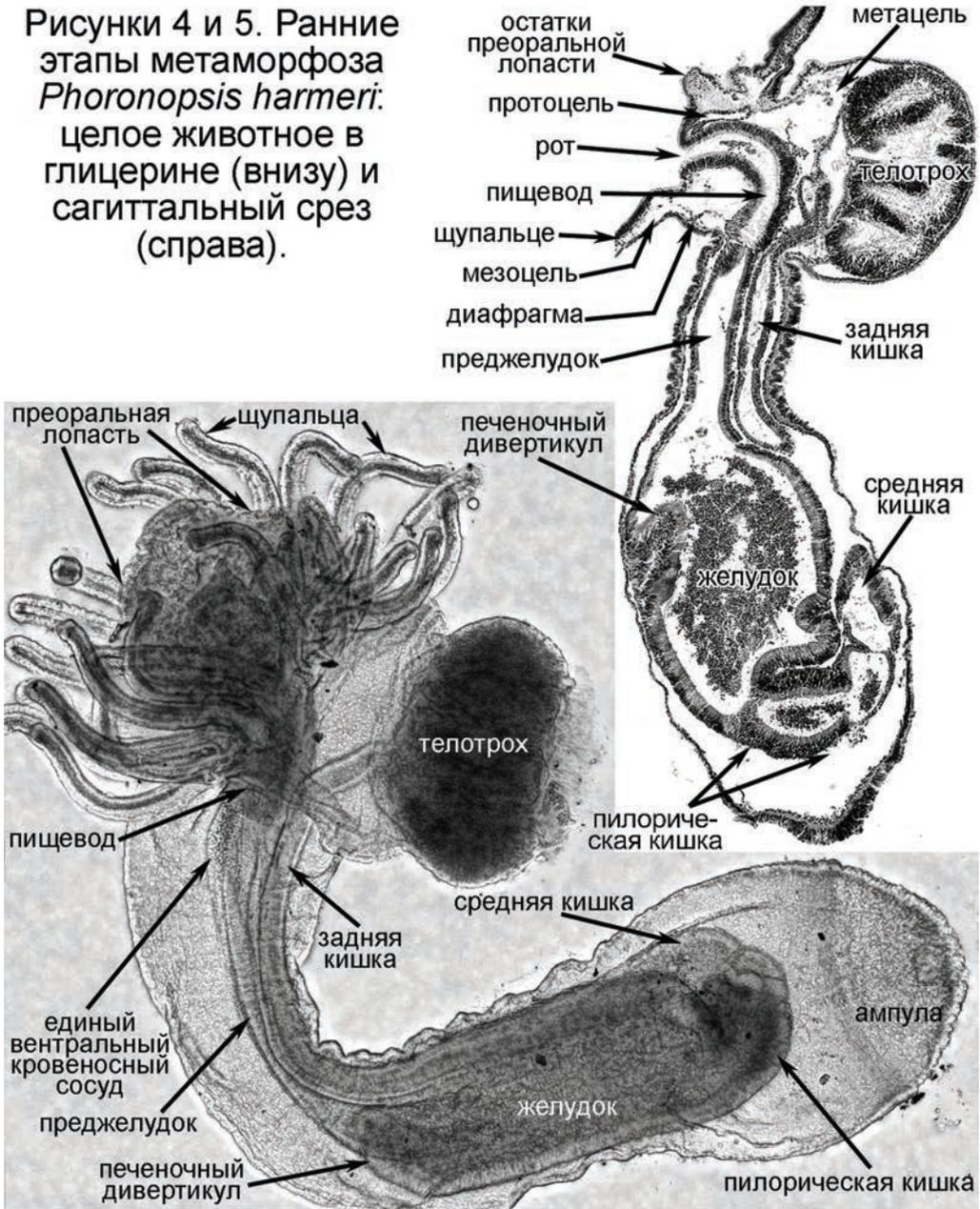
- ao – апикальный орган
- bc – бластоцель
- bv – кровеносные капилляры
- c1 – протоцель
- c2 – мезоцель
- c3 – метацель
- cs – кардиальный сфинктер
- d – диафрагма (диссепимент между мезоцелом и метацелом)
- dv – дорсальный кровеносный сосуд
- es – пищевод
- m – рот
- mg – средняя кишка
- ms – метасомальный карман
- pl – преоральная лопасть
- pr – проктодэум
- sd – печеночный вырост желудка
- st – желудок
- t – щупальце
- tt – телотрох
- vm – вентральный мезентерий



ЗАНЯТИЕ 3.

Личиночное развитие и метаморфоз форонид

Рисунки 4 и 5. Ранние этапы метаморфоза *Phoronopsis harmeri*: целое животное в глицерине (внизу) и сагиттальный срез (справа).



Мировая фауна и разнообразие форонид

Теоретическая часть: Современная таксономия форонид. Мировая фауна форонид: центры видового разнообразия, новые данные о личинках, находки новых видов. Особенности анатомии представителей родов *Phoronis* и *Phoronopsis*. Типы строения лофофора: овальный, подковообразный, спиральный, хеликоидальный. Особенности организации щупалец у форонид с разными типами лофофора. Основные определительные признаки взрослых форонид. Особенности организации продольной мускулатуры: перьевидная и кустистая мускулатура. Что такое мышечная формула и как ее рассчитать. Гигантские нервные волокна: строение и локализация. Особенности строения выделительных органов: типы нефридиев, организация канала и воронки нефридиев. Особенности строения гонад у раздельнополых и гермафродитных видов.

Рисунки и объекты:

Phoronis embryolabi Temereva et Chichvarkhin, 2017

Phoronis ovalis Wright, 1856

Phoronis hippocrepi Wright, 1856

Phoronis australis Haswell, 1883

Phoronis svetlanae Temereva et Malakhov, 1999

1. Объект на выбор — сверлящие форониды. Участок раковинки двустворки *Pecten* sp. с ходами, просверленными *Phoronis ovalis*, либо раковина гастроподы *Fusitriton* sp., пронизанная трубками *Phoronis ijimai*
2. Трубки *Phoronis svetlanae* на поверхности твердого субстрата — створке морского гребешка.
3. Внешний вид мягкого тела *Phoronis ovalis*: найти и обозначить участки тела.
4. Поперечный срез через лофофор *Phoronis ovalis* — овальный тип лофофора.
5. Внешний вид *Phoronis embryolabi*: обратить внимание на особое разделение тела на участки и наличие медиального сфинктера.
6. Целый экземпляр *Phoronis australis*: обратить внимание на пигментацию щупалец и отсутствие резкой границы между задним туловищным участком тела и ампулой.
7. Поперечный срез через лофофор *Phoronis australis* — спиральный лофофор с 3,5 оборотами.
8. Поперечный срез через передний туловищный участок тела *Phoronis hippocrepi* — найти и подписать мезентерии, камеры целома, написать мышечную формулу.

Творческое задание:

Используя определительные ключи, приведенные в пособии, определите до вида имеющиеся экземпляры форонид по их внешнему виду и особенностям гистологического строения.

Ключ для определения родов в типе Phoronida:

- 1(2). Воротничок отсутствует *Phoronis*
2(1). Воротничок имеется *Phoronopsis*

Ключ для определения видов рода *Phoronis*:

- 1(4). Тело резко подразделено на участки кольцевыми сфинктерами 2
2(3). Полость туловищного целома заполнена развивающимися эмбрионами и личинками, нефридий с особой дистальной камерой *P. embryolabi*
3(2). Развивающихся эмбрионов в туловищном целоме нет, дистальная камера нефридия отсутствует *P. pallida*
4(1). Выраженные кольцевые сфинктеры отсутствуют, границы между имеющимися участками тела сглажены 5
5(6). Имеется преоральная зона роста щупалец: медиальные преоральные щупальца значительно короче латеральных *P. muelleri*
6(5). Преоральная зона роста отсутствует, медиальные и латеральные щупальца имеют одинаковую длину 7
7(8). Латеральные мезентерии в туловищном целоме всегда отсутствуют
..... *P. ovalis*
8(7). Латеральные мезентерии в туловищном целоме всегда имеются 9
9(10). Животные обитают в толще трубок коралловых полипов из отряда Seriantharia *P. australis*
10(9). Местообитание иное 11
11(16). Животные обитают на мягких грунтах или на поверхности твердого субстрата, но не сверлят его 12
12(11). Животные обитают в мягких грунтах 13
13(14). Продольная мускулатура кустистого типа *P. hippocrepia**
14(13). Продольная мускулатура перьевидного типа *P. psammophila*
15(12). Животные обитают на поверхности твердых субстратов: раковин моллюсков, камней, но не сверлят субстрат *P. sveitanae*
16(11). Животные сверлят раковины моллюсков, домики ракообразных и камни, т.е. живут внутри твердого субстрата 17
17(20). В кроне щупалец имеются крупные лофофоральные органы, лофофор подковообразный 18
18(19). Канал метанефридия сильно изогнут так, что образует две горизонтальные расположенные одна над другой камеры *P. hippocrepia**
19(18). Канал метанефридия изогнут не сильно и не образует горизонтальных камер *P. ijimai*
20(17). Лофофоральные органы в кроне щупалец отсутствуют; лофофор спиральный *P. savinkini*

* Согласно литературным данным *Phoronis hippocrepia* имеет две морфы, обитающие как в мягких грунтах, так и сверлящие раковины моллюсков.

ЗАНЯТИЕ 4.

Таксономическое разнообразие форонид

Рисунок 1. Сверлящие форониды: особи *Phoronis ovalis* (вверху) и *Phoronis ijimai* (внизу) в толще раковин моллюсков



Рисунок 2. *Phoronis svetlanae*: трубки на поверхности раковины двустворчатого моллюска - морского гребешка



ЗАНЯТИЕ 4.

Таксономическое разнообразие форонид

Рисунок 3. *Phoronis ovalis*



Рисунок 4. *Phoronis ovalis*: поперечный срез овального лофофора

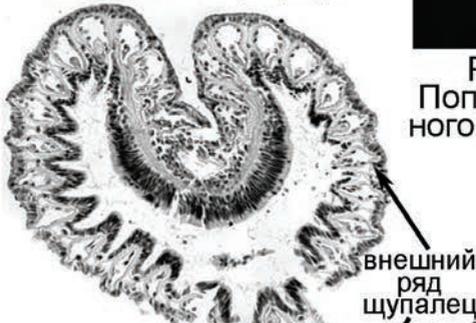


Рисунок 7. *Phoronis australis*: поперечный срез спирального лофофора

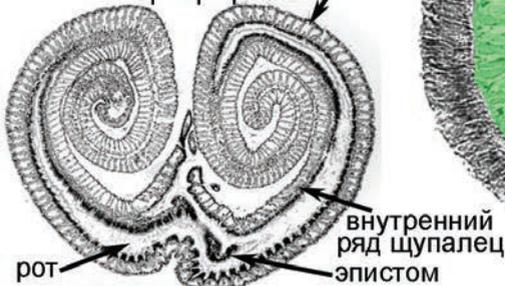


Рисунок 5. *Phoronis embryolabi*



Рисунок 6. *Phoronis australis*, ювениль

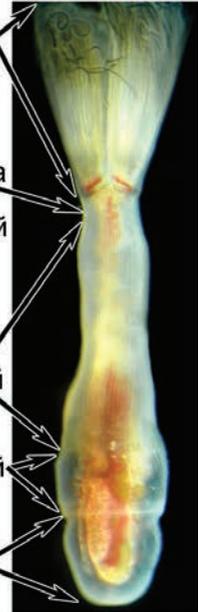
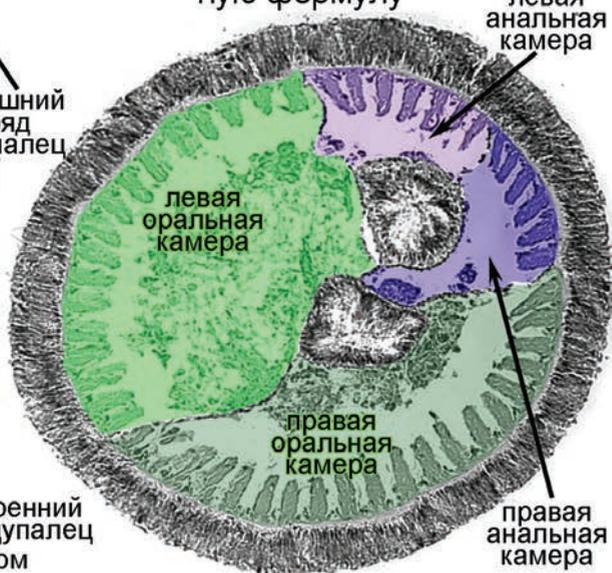


Рисунок 8. *Phoronis hippocrepia*. Поперечный срез переднего туловищного участка тела: рассчитайте мышечную формулу



Анатомическая организация и размножение мшанок

Теоретическая часть: Строение аутозооида. Типы строения лофофора и особенности организации щупалец. Зональность щупалец и механизм сортировки пищевых частиц у мшанок. Анатомические особенности организации фронтальной стенки цистид у мшанок Cheilostomata: “Anasca” и “Ascophora”. Покровы, мускулатура и полости тела. Нервная система: церебральный ганглий, нервные тракты лофофора и щупалец. Особенности организации пищеварительного тракта, в том числе наличие «жевательного желудка» [gizzard] некоторых мшанок. Строение половой системы. Наличие полового зооидального диморфизма в колониях мшанок. Гаметогенез: особенности формирования женских половых клеток (типы оогенеза), сперматогенез. Оплодотворение: функция терминальных пор, межщупальцевого органа и супраневральной целомпоры. Оплодотворение. Способы вынашивания яйца и эмбриона. Строение, функционирование и эволюция выводковых камер у хейлостомных мшанок. Матротрофия, строение и функция эмбриофора. Роль бактерий в жизни личинки. Распространение матротрофии среди Metazoa. Типы личинок у мшанок: экзотрофные=планктотрофные (цифонаут) и эндотрофные (лецитотрофные и плацентотрофные) (псевдоцифонаут и коронатная личинка).

Рисунки и объекты:

кл: Phylactolaemata

Lophophodella sp.

Cristatella mucedo

кл: Gymnolaemata

о: Stenostomata

п/о: Vesicularina

Amathia gracilis

п/о: Flustrellidrina

Flustrellidra hispida

о: Cheilostomata

п/о: Malacostegina

Electra pilosa

1. Участок колонии пресноводной мшанки *Lophophodella* sp., тотальный препарат. Показать зооиды, общее тело колонии, статобласты.
2. Аутозооид пресноводной мшанки *Lophophodella* sp., тотальный препарат. Показать сложный подковообразный лофофор, щупальца и «рога» лофофора, отделы пищеварительного тракта, цистид.
3. Участок лофофора пресноводной мшанки *Cristatella mucedo*, тотальный препарат. Показать щупальца лофофора, эпистом, рот, глотку, церебральный ганглий, крупную внутреннюю полость церебрального ганглия.
4. Участок колонии *Amathia gracilis*, тотальный препарат. Показать стolon, аутозооиды и детали строения зооидов.
5. Поперечный срез *Amathia gracilis* на уровне втянутого лофофора, полутонкий гистологический срез.

- 5а. Прорисовать крупно щупальце. Найти и обозначить на нем различные зоны эпителия, слой неклеточного вещества, мезоцель и его выстилку.
6. Терминальная (вестибулярная) часть зооида *Amathia gracilis*, тотальный препарат. Показать вестибулюм, атриум и связанные с ними мышечные ленты.
7. Ювенильный зооид *Amathia gracilis*, тотальный препарат. Показать отделы пищеварительного тракта, диафрагмальный сфинктер и связанные с ним мышцы. Обратит внимание на крупный жевательный желудок и «зубы» в нем.
8. Поперечный срез аутозооида *Amathia gracilis* на уровне жевательного желудка, полутонкий гистологический срез. Отметить кардиум, жевательный желудок с «зубами» и клетками, которые их продуцируют (хетобласты), мышечную обкладку желудка, пилорус, эластичную стенку цистида, стенку тела.
9. Продольный полутонкий срез аутозооида *Electra pilosa*. Показать цистид, полилипид, лофофор, щупальцевое влагалище, фронтальную мембрану, псевдопоры в гимноцисте, фуникулюс, яичник, мускулатуру.
10. Зарисовать внешний вид цифонаута — планктотрофной личинки *Electra pilosa*. Отметить створки, апикальный орган, ресничную корону, вводную и выводную камеры атриальной полости, грушевидный орган, ресничные гребни, вестибулюм, внутренний мешок, желудок.
11. Зарисовать внешний вид псевдоцифонаута — непитающейся личинки *Flustrellidra hispida*. Отметить корону ресничек, апикальный орган, створки, грушевидный орган, внутренний мешок.

ЗАНЯТИЕ 5.

Анатомическая организация и размножение мшанок

Рисунок 1. Участок колонии покрыторотой мшанки (Phylactolaemata) *Lophopodella* sp.

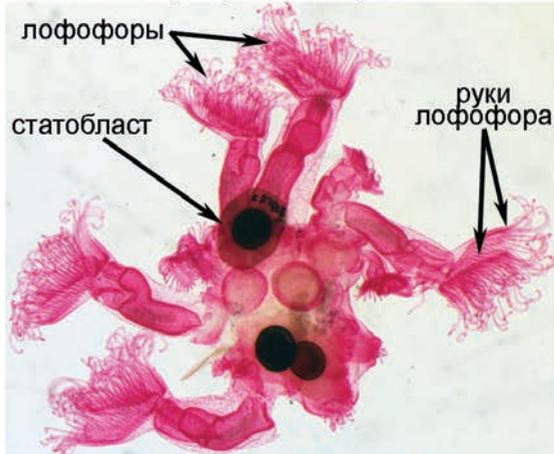


Рисунок 2. Отдельный зооид *Lophopodella* sp.

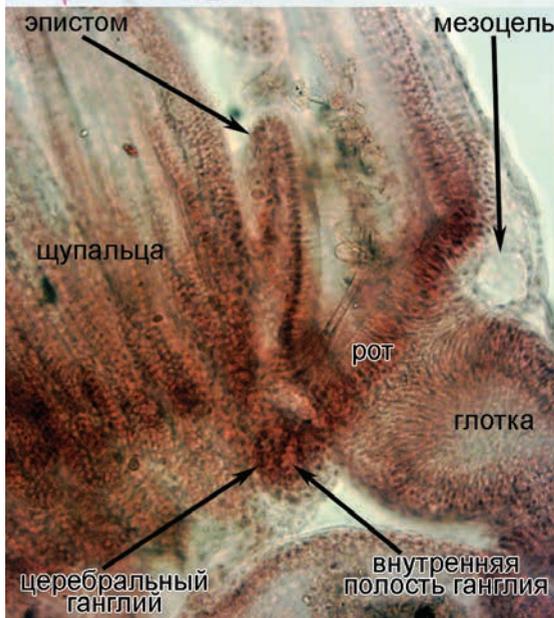
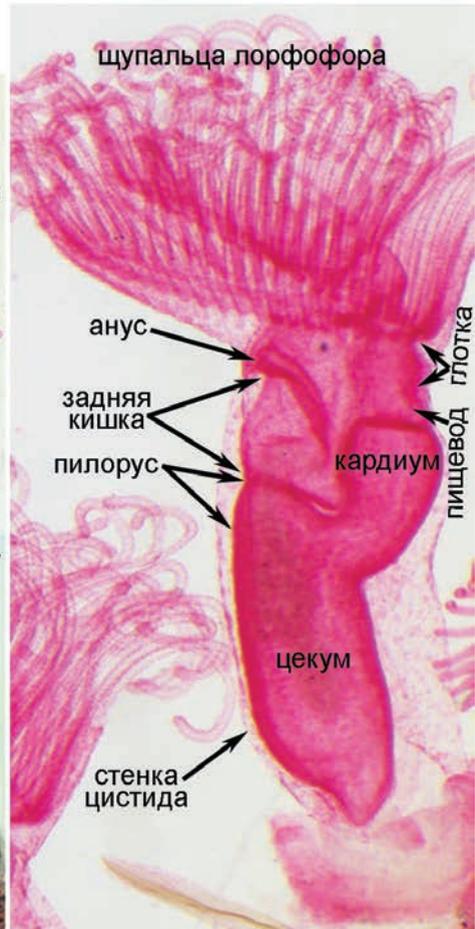


Рисунок 3. Участок лобофора *Cristatella mucedo* (Phylactolaemata)

ЗАНЯТИЕ 5.

Анатомическая организация и размножение

МШАНОК

Рисунок 4. Участок колонии *Amathia gracilis* (Gymnolaemata, Stenostomata)

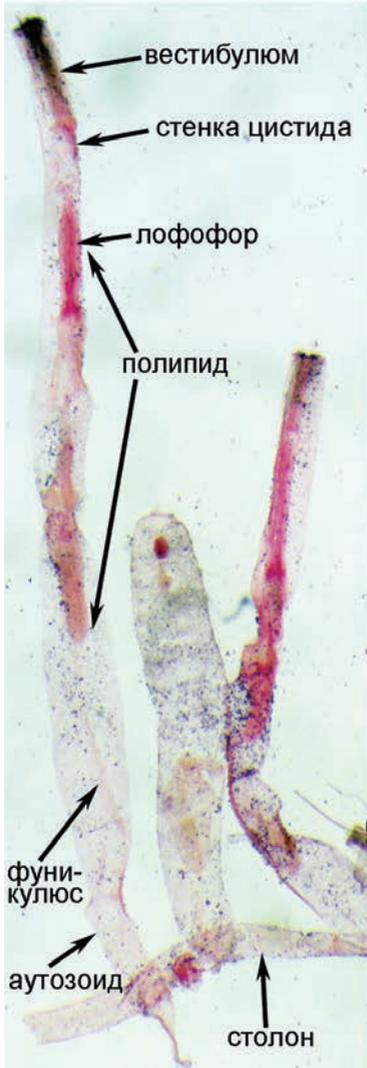
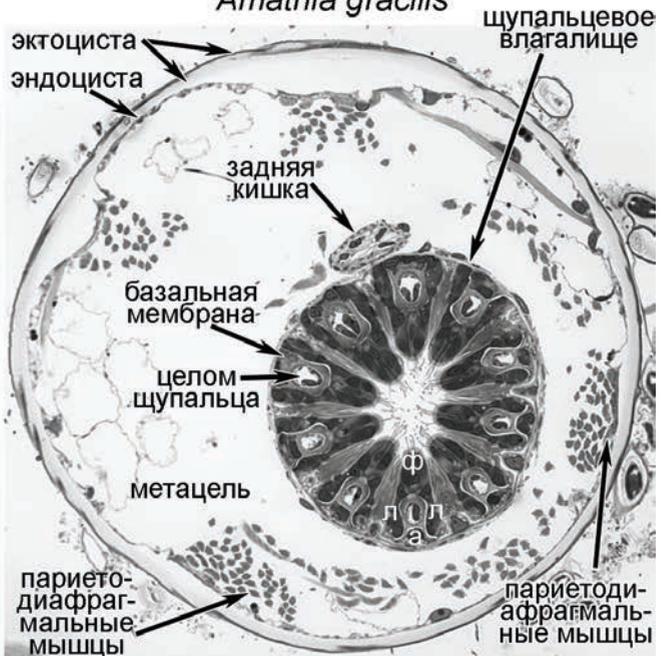


Рисунок 5. Поперечный срез лофофора *Amathia gracilis*



Зоны щупалец:
 а - абфронтальная;
 л - латеральная;
 ф - фронтальная

отверстие для выхода полипида

Рисунок 6. Терминальная (вестибулярная) часть зооида *Amathia gracilis*

париетодиaphragмальные мышцы



ЗАНЯТИЕ 5.

Анатомическая организация и размножение мшанок

Рисунок 7. Ювенильный зооид *Amathia gracilis* (Gymnolaemata, Ctenostomata)

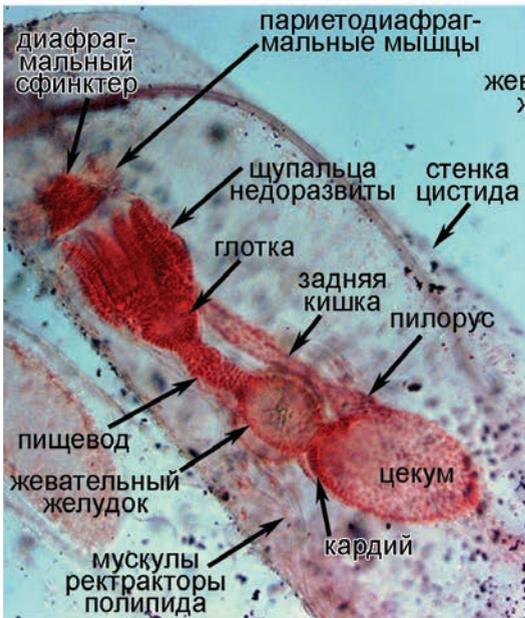


Рисунок 8. Поперечный срез жевательного желудка *Amathia gracilis*

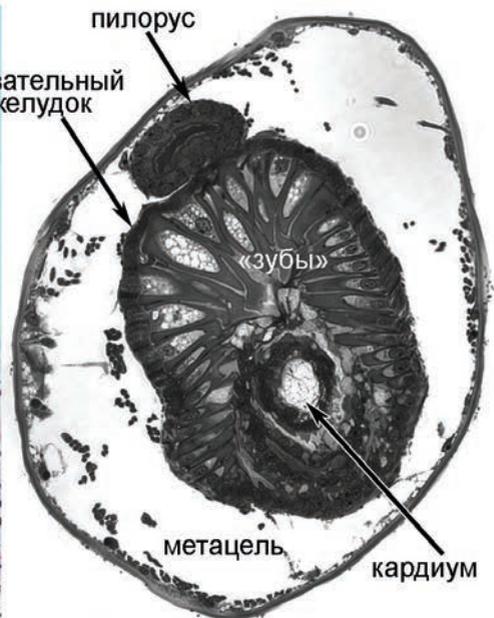
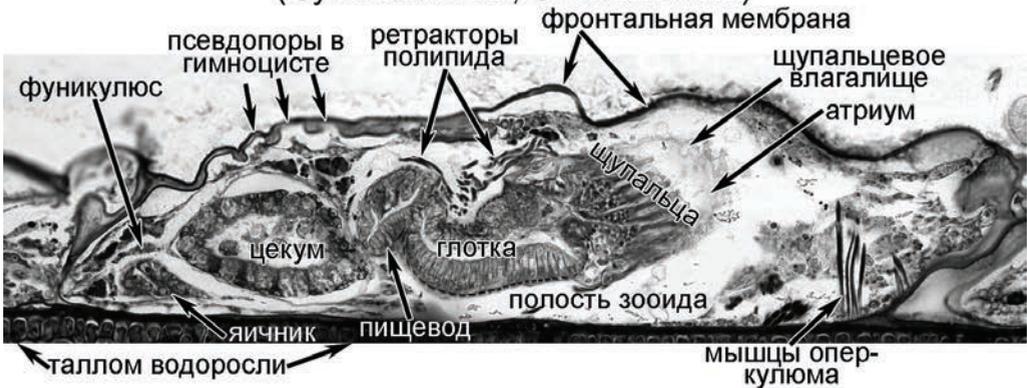


Рисунок 9. Продольный срез зооида *Electra pilosa* (Gymnolaemata, Cheilostomata)



ЗАНЯТИЕ 5.

Анатомическая организация и размножение мшанок

Рисунок 10. Цифонаут - планктотрофная личинка *Electra pilosa*

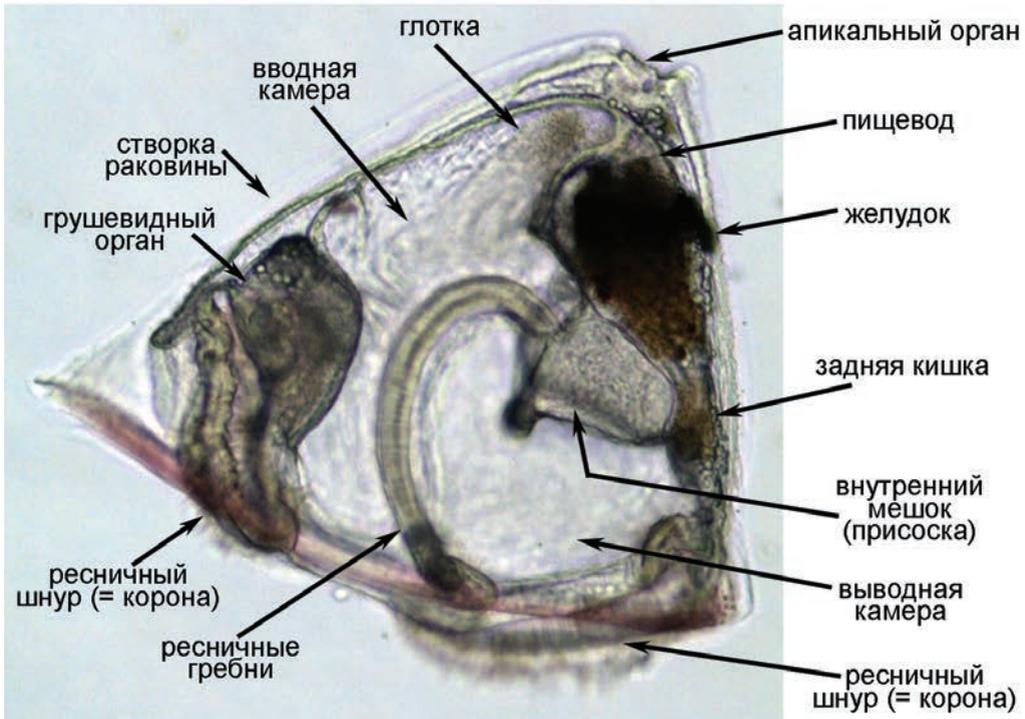


Рисунок 11. Псевдоцифонаут - личинка *Flustrellidra hispida*

Разнообразие мшанок

Теоретическая часть: Положение мшанок в системе Bilateria. Таксономия и филогения мшанок. Основные классы: Phylactolaemata, Gymnolaemata, Stenolaemata. Типы колоний. Особенности организации цистида у представителей Gymnolaemata: Stenostomata, Cheilostomata “Anasca”, Cheilostomata “Ascophora”. Гетероморфизм особей в колониях и детали их строения.

Рисунки и объекты:

кл: Phylactolaemata

Cristatella mucedo

Plumatella repens

кл: Stenolaemata

о: Cyclostomata

Crisia eburnea

кл: Gymnolaemata

о: Stenostomata

Flustrellidra hispida

о: Cheilostomata

Bugula sp.

Microporina articulata

Juxtacribrilina annulata (= *Cribrilina* sp.)

Electra pilosa

Celleporella hialina (= *Hippothoa hialina*)

1. *Cristatella mucedo*: участок колонии со статобластами.
2. Флотобласт *Plumatella repens*, тотальный препарат.
3. Общий вид колонии *Crisia eburnea*, отметить аутозоиды и гонозоиды.
4. *Crisia eburnea*, участок колонии: обратить внимание на форму аутозооидов, показать крупно аутозооид с псевдопорами в стенке цистида.
5. Общий вид колонии *Flustrellidra hispida*.
6. *Flustrellidra hispida*, крупно участок колонии с зооидами-коробочками. Обратить внимание, что стенка цистида не обызвествлена, отверстие для выхода полипида окружено мягкой апертуральной папиллой. Найти участок с высунутыми лофофорами, обратить внимание на форму лофофора и число щупалец. Отметить лофофор, воротничок, фронтальную стенку и шипы по периметру аутозоидов.
7. Внешний вид участка колонии *Bugula* sp., тотальный препарат. Обратить внимание, что ветви колонии состоят из трех (и более) рядов зооидов.
8. Крупно участок колонии *Bugula* sp., тотальный препарат. Найти и нарисовать различные типы зооидов в колонии: аутозоид, кенозооид, авикулярии, а также выводковые камеры (овицеллы).
- 8а. *Bugula* sp., тотальный препарат, авикулярий крупно. Показать авикулярийную камеру с мышцами-аддукторами, мандибулу, рострум и рудиментарный полипид.
9. Общий вид колонии *Microporina articulata*: показать хитинизированные сочленения и интернодии в колонии.

10. *Microporina articulata*, участок интернодия с разными зооидами крупно: показать мандибулу викарирующего авикулярия (викарирующий — независимый или замещающий, то есть тот, что занимает место зооида, в отличие от адвентивного или зависимого авикулярия, который развивается на аутозоиде), оперкулном аутозоида и поры в криптоцисте аутозоида.
11. Общий вид колонии *Electra pilosa*, обратить внимание на характерную звездчатую форму колонии.
12. *Electra pilosa*, участок колонии: показать аутозоиды с шипами (в том числе дистальный жгутообразный шип) и псевдопорами в гимноцисте.
13. Колония *Juxtacribrilina annulata* (= *Cribrilina* sp.): найти и отметить в колонии аутозоиды и выводковые камеры (овицеллы).
14. Участок колонии *Juxtacribrilina annulata* (= *Cribrilina* sp.): изучить и крупно прорисовать фронтальную стенку зооида (спиноцисту), которая образована сросшимися шипами. Между шипами остались поры, через которые к фронтальной мембране поступает вода. Число рядов отверстий имеет таксономическое значение. Посчитайте ряды отверстий и определите мшанку.
15. Аскофорная мшанка *Celleporella hialina* (= *Hippothoa hialina*), внешний вид колонии.
16. *Celleporella hialina* (= *Hippothoa hialina*), участок колонии: показать обызвествленную гимноцисту с поперечными линиями роста на ней, крупные овицеллы с псевдопорами.

Творческое задание:

Занятие предполагает самостоятельный поиск колоний мшанок в приготовленных преподавателем пробах и их определение по определителям Гостиловской (1978) и Ключе (1962).

ЗАНЯТИЕ 6.

Таксономическое разнообразие мшанок

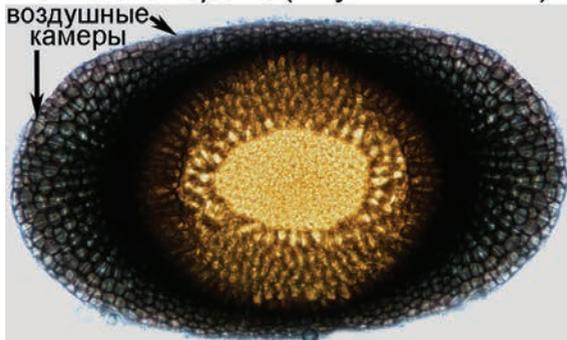
Рисунок 1. Участок колонии
Cristatella mucedo
(Phylactolaemata)



Рисунок 3, 4. Колония и участок колонии *Crisia eburnea*
(Stenolaetama, Cyclostomata)



Рисунок 2. Флотобласт
Plumatella repens (Phylactolaemata)



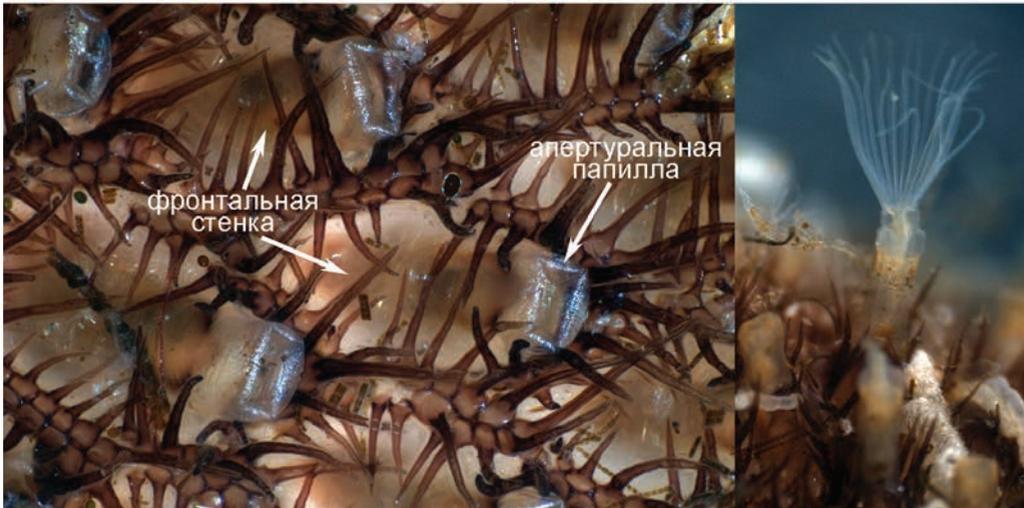
ЗАНЯТИЕ 6.

Таксономическое разнообразие мшанок

Рисунок 5. Колония *Flustrellidra hispida* (Gymnolaemata, Stenostomnata) на талломе водоросли *Fucus* sp.



Рисунок 6. Участок колонии *Flustrellidra hispida* с зооидами с втянутыми и вывернутым полипидом



ЗАНЯТИЕ 6.

Таксономическое разнообразие мшанок

Рисунок 7. Участок колонии *Bugula* sp. (Gymnolaemata, Cheilostomata)

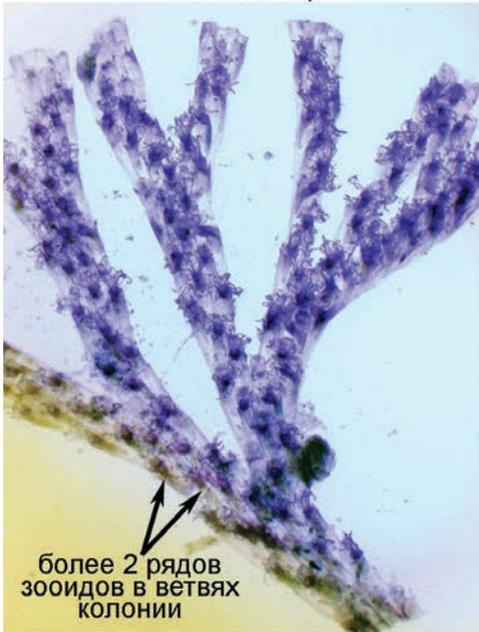


Рисунок 8. Любой участок колонии *Bugula* sp. с зооидами различных типов: аутозоид, овицелла, авикулярии разных размеров

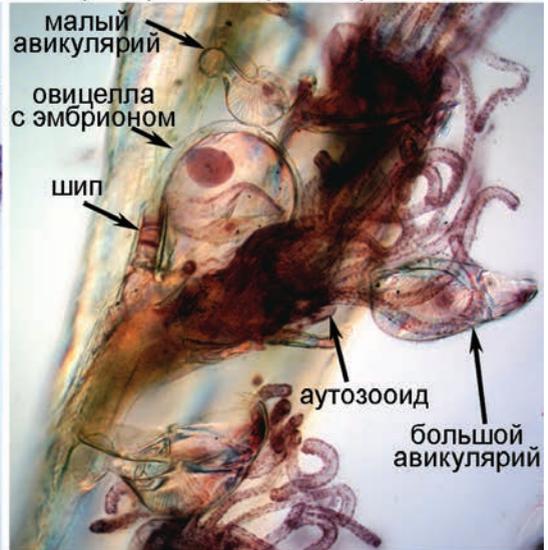
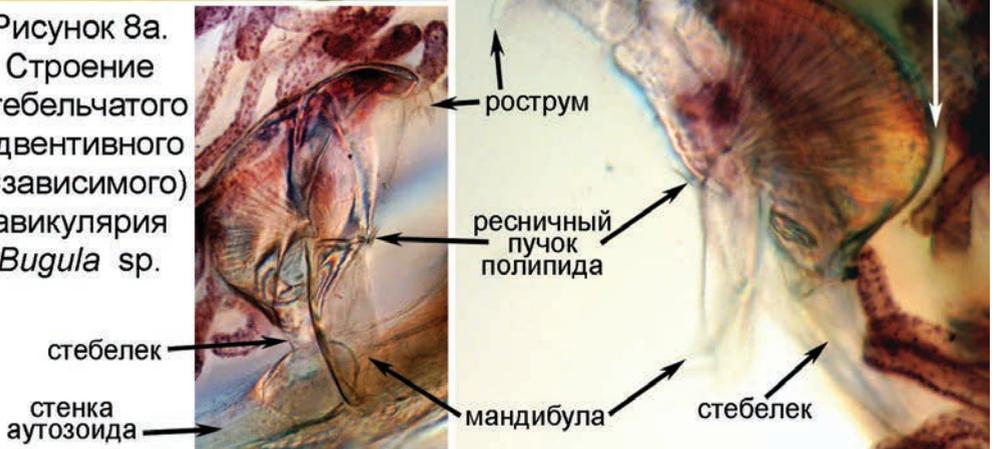


Рисунок 8а. Строение стебельчатого адвентивного (=зависимого) авикулярия *Bugula* sp.



ЗАНЯТИЕ 6.

Таксономическое разнообразие мшанок

Рисунок 9 и 10. Колония и

участок интернодия
Microporina articulata

(Gymnolaemata, Cheilostomata)

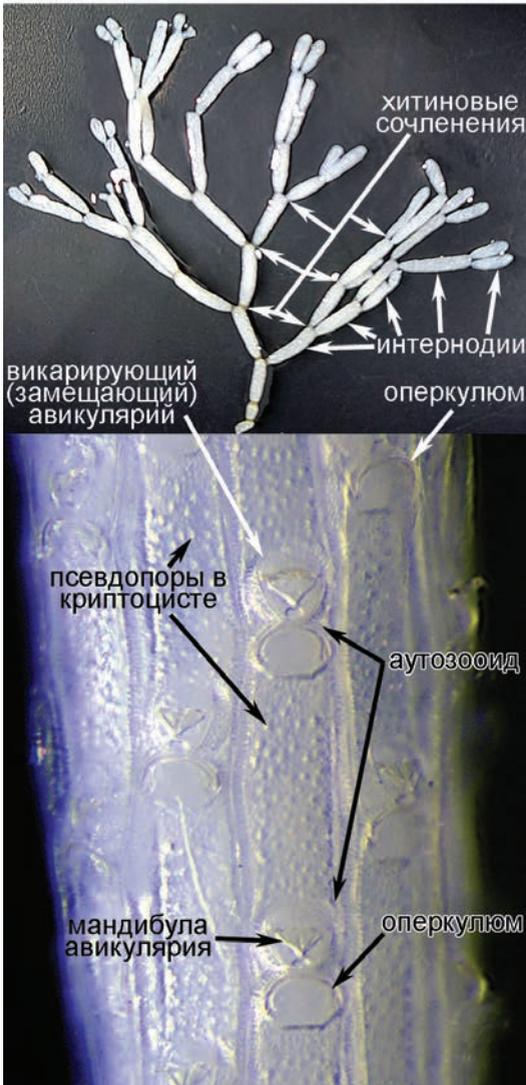


Рисунок 11 и 12. Колония и
участок колонии *Electra pilosa*
(Gymnolaemata, Cheilostomata)



ЗАНЯТИЕ 6.

Таксономическое разнообразие мшанок

Рисунок 13 и 14. Колония и
участок колонии
Juxtacribrilina sp. (*Cribrilina* sp.)
(Gymnolaemata, Cheilostomata)



Рисунок 15 и 16. Колония и
участок колонии
Celleporella hyalina
(*Hippothoa hialina*)
(Gymnolaemata, Cheilostomata)



Рекомендуемая литература

- Гостиловская М.Г. 1978. Определитель мшанок Белого моря. Ленинград: Наука. 126 с.
- Клюге Г.А. 1962. Мшанки северных морей СССР // Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим институтом АН СССР. Вып. 76. 584 с.
- Hyman L.H. 1959. The invertebrates. Vol. 5. Smaller Coelomate Groups. New York: McGraw-Hill.
- Mukai H., Teracado K., Reed C.G. 1997. Bryozoa // F.W. Harrison, R.M. Woollacott (eds.). Microscopic Anatomy of Invertebrates. Vol. 13: Lophophorates, Entoprocta, and Cyclophora. NY: Willey-Liss. P.45–206.
- Ostrovsky A.N. 2013. Evolution of Sexual Reproduction in Marine Invertebrates: Example of gymnolaemate bryozoans. Dordrecht, Heidelberg, New York, London: Springer.
- Schwaha T. 2021. Morphology of bryozoans // T. Schwaha (ed.). Phylum Bryozoa. Handbook of Zoology. Vol. 3. De Gruyter. <https://doi.org/10.1515/9783110586312-003>
- Schwaha T., Ostrovsky A.N., Wanninger A. 2020. Key novelties in the evolution of aquatic colonial invertebrates: evidence from soft body morphology of Bryozoa // Biological Reviews. Vol.95. P.696–729.

Вопросы по курсу «Избранные главы зоологии беспозвоночных: форониды и мшанки»

1. Современная система Bilateria: синапоморфии и состав основных групп.
2. Современная филогения форонид и мшанок. Кто такие щупальцевые и их положение в системе Bilateria: исторический экскурс и современные аспекты.
3. Основные взгляды на проблему морфологического облика общего предка билатерально-симметричных животных.
4. Место форонид в системе Bilateria. Кто такие Lophophorata: исторический аспект, современная филогения. Монофилия группы: за и против.
5. Щупальцевые в палеонтологической летописи: время появления и морфологический облик общего предка Tentaculata.
6. Строение трубок у форонид. Сравнительный анализ организации трубок у аннелид и форонид. Общая схема и различные модификации в строении покровов беспозвоночных.
7. Принцип работы лофофора у форонид; связь ресничных шнуров личинки и дефинитивного щупальцевого аппарата. Сравнительный анализ работы щупальцевых аппаратов у личинок и взрослых форонид, первичноротых и вторичноротых.
8. Морфология и гистология основных системы органов у форонид: покровы, мускулатура, целом, пищеварительный тракт, кровеносная, нервная и выделительная системы.
9. Основные гипотезы происхождения целома у Bilateria. Организация полости тела у форонид: закладка целомической мезодермы, компартментализация целома у личинок и взрослых форм, строение выстилки полости тела.
10. Особенности развития и строения нервной системы у форонид: особенности нейрогенеза в сравнении Trochozoa и Deuterostomia, судьба нервной системы в метаморфозе и ее организация у взрослых форм. Основные взгляды на вопрос плезиоморфного типа организации нервной системы у Bilateria.
11. Кровеносная система форонид: общая анатомия, организация стенки кровеносных сосудов. Дыхательные белки у форонид и других Bilateria. Сравнение плана строения кровеносной системы форонид и других Bilateria.
12. Строение и развитие выделительных органов у форонид. Гипотеза эволюции выделительных органов у форонид.
13. Особенности репродуктивной биологии форонид: вазоперитонеальная ткань, гаметогенез и основные типы развития.
14. Гаметогенез у форонид. Сравнительный анализ оогенеза у форонид и Bilateria. Особенности организации спермиев форонид по сравнению с другими Bilateria.
15. Типы развития у форонид. Связь типа развития с особенностями оогенеза, дроблением яйца и строением личинки.

16. Морфологические преобразования и судьба основных систем органов в метаморфозе форонид.
17. Метаморфоз у форонид и происхождение их плана строения. Основные гипотезы эволюции жизненных циклов Bilateria.
18. Экология, таксономическое разнообразие и географическое распространение форонид.
19. Морфология и анатомия мшанок. Полиморфизм особей в колонии.
20. Таксономическое разнообразие мшанок: основные группы и особенности строения представителей основных групп.
21. Половое размножение у мшанок, строение гамет и особенности эмбрионального развития. Матротрофия у мшанок и других Bilateria.
22. Личиночное развитие и метаморфоз мшанок.

Глоссарий

- Авикулярий — гетероморфная особь в колонии мшанок. Полипид сильно редуцирован, оперкулом сильно увеличен и образует хватательную мандибулу.
- Атриум — полость, в которой располагаются щупальца, когда полипид втянут. Стенками атриума является щупальцевое влагалище.
- Вестибулум — небольшая полость, расположенная между атриумом и окружающей средой, куда полипид втянут.
- Вибракулярый — гетероморфная особь в колонии мшанок. Оперкулом сильно увеличен и может совершать вращательные движения, очищая поверхность колонии.
- Гиззарт — жевательный желудок. Отдел в составе нисходящей ветви кишечника у некоторых мшанок (*Stenostomata* и *Cyclostomata*).
- Зоарий — название для колонии мшанок (устаревшее).
- Зооид — особь в колонии мшанок.
- Зоэций — цистид (устаревшее).
- Лофофор — вырост мезосомы (второго отдела тела), содержащий собственный целом и несущий ресничные щупальца, которые окружают рот, но никогда не окружают анус.
- Матротрофия — питание развивающегося зародыша материанским организмом.
- Овицелла — защитная камера для вынашивания эмбрионов. Комплексный орган, состоящий из ооэция (жесткой защитной капсулы) с входным отверстием, и ооэциального пузырька, сократимого тонкостенного выроста-клапана, который закрывает входное отверстие.
- Оперкулом — крышечка, закрывающая отверстие для выхода полипида. Имеется только у *Cheilostomata* и некоторых представителей *Stenostomata*.
- Ооэциальный пузырек — вырост стенки материнского (проксимального по отношению к овицелле) зооида, который образует яйца.
- Ооэций — двухслойный вырост фронтальной стенки дистального зооида. Это не гетерозооид, но эволюционно сформировался из модифицированных шипов, которые исходно могли быть настоящими гетерозооидами. Сейчас это просто вырост стенки цистиды.
- Полипид — мягкая часть зооида мшанок, включающая лофофор и пищеварительный тракт.
- Псевдоцифонаут — пелагическая лецитотрофная личинка мшанок.
- Статобласт — покоящаяся зимняя почка у пресноводных мшанок класса *Phylactolaemata*.
- Фуникулюс — перитонеальный тяж (мезентерий?), проходящий от пищеварительного тракта к стенке тела у мшанок из всех групп. Обычно содержит внутреннюю полость, которая выстлана мышечными клетками.
- Фуникулярная сеть — система мезотелиальных тяжей, проходящих между зооидами. Имеется только у *Cheilostomata*. Не связана с фуникулюсом (фуникулюсами), который имеется у мшанок из всех групп.
- Цистид — жесткая часть зооида.

Цифонаут — планктотрофная личинка мшанок.

Эктоциста — наружная неклеточная стенка цистида. Может быть мягкой (желатиновой или хитиновой) или обызвествленной.

Эмбриофор — участок ооциального пузырька, образованный клетками с высокой синтетической активностью, которые производят питательные вещества для развивающегося эмбриона.

Эндоциста — внутренняя стенка цистида. Исходно состоит из покровного эпителия и целомического эпителия, между которыми находится слой неклеточного вещества. Эпиболия — один из типов гастрюляции, при котором происходит обрастание макромеров микромерами. Описана у некоторых мшанок.

Эпистом — эпителиальная дорсальная складка, прикрывающая рот. Имеется у форонид и у филактолемных мшанок (*Phylactolaemata*).

Благодарности

Автор выражает искреннюю признательность всем, кто помогал в получении нового материала, использованного при подготовке данной работы: Игорю Косевичу, Василию Радашевскому, Алексею Чернышеву, Александру Басину, Светлане Маслаковой, Ивану Марину, Анастасии Майоровой, Валентине Куликовой, Александру Ржавскому, Игорю Жиркову, Наталье Будаевой, Елене Воронежской, Константину Дудке, Сергею Горину, Антону Чичвархину, Александре Савченко, Варваре Кроленко, Илье Гомжину. Я благодарю своего учителя Владимира Васильевича Малахова за его отеческую заботу обо мне и за возможность учиться у него. Благодарю моего друга и коллегу Владимира Владимировича Юшина за обучение трудоемкому методу трансмиссионной электронной микроскопии и постоянную дружескую поддержку. Благодарю замечательный коллектив лаборатории эмбриологии ННЦМБ ДВО РАН и особенно Ольгу Юрченко за всестороннюю помощь в организации полевой работы на биостанции «Восток». Большое спасибо Алексею Валерьевичу Чесунову, Александру Вадимовичу Ересковскому за ценные комментарии к рукописи. Я очень благодарна своему другу и коллеге Андрею Островскому за постоянную помощь в понимании морфологии и биологии мшанок и за существенную переработку этого пособия. Спасибо большое Ольге Котенко за ценные комментарии, касающиеся строения личинок мшанок и их метаморфоза. Низжайше благодарю своего мужа и издателя Кирилла Глебовича Михайлова за всё.

Спасибо Российскому Научному Фонду (РНФ № 23-14-00020) за финансирование моих научных проектов — это важно для организации экспедиций и поддержки нашего научного коллектива.

Учебное пособие

ТЕМЕРЕВА Елена Николаевна

**Руководство для большого практикума по зоологии
беспозвоночных: форониды и мшанки. Часть 2.**

Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2023. 84 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 70x100/16. Объём 5,25 печ.л. 6,825 усл.печ.л. Бум. мелованная.

Подписано в печать 12.06.2023. Тираж 150 экз.

Отпечатано в ООО «Фотоэксперт». 109316 Москва, Волгоградский проспект, д.42,
корп.5, эт.1, пом. I, комн. 6.3-23Н