



*Е.Н. Темерева*



Руководство для большого практикума  
по зоологии беспозвоночных:  
форониды и мшанки



Часть 1

Московский государственный университет  
имени М.В. Ломоносова  
БИОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ

**Е.Н. Темерева**

**Руководство для большого практикума  
по зоологии беспозвоночных:  
форониды и мшанки  
Часть 1**

Учебно-методическое пособие

Товарищество научных изданий КМК  
Москва ❖ 2022

УДК [594.6/.7:591.1](075.8)  
ББК 28.691.6я73-2+28.691.7я73-2  
Т32

Темерева Е.Н. Руководство для большого практикума по зоологии беспозвоночных: форониды и мшанки. Часть 1. Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2022. 93 с.

Пособие представляет собой изложение курса лекций по учебной дисциплине 39875 «Избранные главы зоологии беспозвоночных: форониды и мшанки» для студентов, обучающихся по направлению 06.04.01 Биология. Дисциплина входит в состав вариативной части стандарта подготовки в магистратуре МГУ имени М.В.Ломоносова. Настоящий курс обеспечивает подготовку в области научной визуализации и нацелен на закрепление и наращивание полученных в бакалавриате знаний и достигнутых компетенций. Объем дисциплины составляет 72 зачетных единицы, в том числе 36 академических часов, отведенных на контактную работу обучающихся с преподавателем, 36 академических часов — на самостоятельную работу обучающихся. Курс лекций «Избранные главы зоологии беспозвоночных: форониды и мшанки» читается на кафедре зоологии беспозвоночных биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова для студентов-магистров первого года обучения. Этот курс сопровождается практическими занятиями в рамках дисциплины 24086 «Щупальцевые и вторичноротые».

Настоящее пособие разделено на две части. Первая часть посвящена форонидам, а именно изложению теоретического материала по группе — их строению, размножению, развитию и таксономии. Вторая часть будет содержать теоретический материал по мшанкам, а также описание практических занятий для раздела «Форониды и мшанки» большого практикума по зоологии беспозвоночных, иллюстрированное оригинальным и фотографиями. Часть 2 также будет содержать список вопросов для зачета и экзамена.

*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

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

ISBN 978-5-907533-33-2  
ISBN 978-5-907533-41-7 (часть 1)

© Е.Н. Темерева, текст, иллюстрации, 2022  
© Товарищество научных изданий КМК, издание, 2022

# Оглавление

|   |    |
|---|----|
| <i>Введение</i> .....   | 4  |
| Программа лекционного курса .....                               | 5  |
| Кто такие Lophophorata и их положение в системе Bilateria ..... | 8  |
| Форониды (Phoronida). Общая характеристика типа .....           | 10 |
| Биология и морфология форонид.....                              | 11 |
| Строение и функционирование лофофора и щупалец .....            | 16 |
| Стенка тела и мускулатура .....                                 | 19 |
| Нервная система .....   | 25 |
| Целом и целомическая выстилка .....                             | 29 |
| Пищеварительная система .....                                   | 33 |
| Кровеносная система .....                                       | 36 |
| Выделительная система .....                                     | 39 |
| Половая система .....   | 41 |
| Размножение и развитие форонид.....                             | 50 |
| Строение компетентных личинок форонид.....                      | 68 |
| Метаморфоз форонид .....  | 80 |
| Таксономическое разнообразие и мировая фауна форонид.....       | 87 |
| <i>Благодарности</i> .....                                      | 92 |
| <i>Рекомендуемая литература</i> .....                           | 93 |

# Введение

Курс лекций позволяет не только познакомиться с необычными группами беспозвоночных животных — форонидами и мшанками, но и понять их строение, развитие и биологию в сравнительном аспекте с другими билатерально-симметричными животными. В курсе дается информация о классических и современных представлениях о филогении Bilateria и месте форонид и мшанок среди билатерально-симметричных животных. Анатомическое строение форонид и мшанок рассмотрено в аспекте сравнительного анализа организации и эволюции систем органов у родственных групп Bilateria (первичноротых и вторичноротых). Рассмотрение раннего эмбрионального развития форонид и мшанок проводится в рамках парадигмы сравнительной эмбриологии беспозвоночных об основных типах дробления яйца, замыкании бластопора и способах закладки целомической мезодермы у целомических Bilateria. В курсе уделено внимание типам развития у форонид и мшанок, а так же дается сравнительный анализ организации ресничных личинок Bilateria. Этот анализ касается как общей организации личинок, так и деталей строения — расположения и ультраструктуры ресничных шнуров, строения апикального органа, главных нервных стволов и т.д. Анализ жизненных циклов форонид и мшанок раскрыт с позиций основных концепций эволюции бифазных жизненных циклов Bilateria. Некоторые особенности биологии форонид и мшанок, например, механизм сбора и сортировки пищевых частиц, рассмотрены в рамках концепции о «даун-» и «ап-стрим» фильтраторах. Впервые в курсе приводятся новые морфологические данные в поддержку монофилии Lophophorata, а так же высказывается оригинальная гипотеза о происхождении Lophophorata от олигомерного подвижного предка.

# Программа лекционного курса

## **Тема 1. Lophophorata в системе Bilateria**

Классическая и современная системы Bilateria. Современная макрофилогения билатерий с обзором крупных групп внутри трех основных стволов Bilateria. Основные гипотезы происхождения Bilateria. Метамерная гипотеза происхождения билатерий как основа преподавания зоологии беспозвоночных в МГУ. Планулдоидно-турбеллярная гипотеза происхождения Bilateria: историко-морфологический аспект и современные свидетельства в пользу этой гипотезы. Кто такие Xenocoelomorpha? Морфологические и эмбриологические свидетельства родства лофофорат и вторичноротых животных. Морфологические, эмбриологические и молекулярно-генетические свидетельства родства лофофорат и первичноротых животных.

## **Тема 2. Монофилия Lophophorata и палеолетопись группы**

Классические представления о группе Lophophorata как таксона надтипового ранга, включающего три типа беспозвоночных животных: Phoronida, Bryozoa, Brachiopoda. Строение лофофора в разных группах лофофорат. Основные функции лофофора. Механизм сортировки пищевых частиц у лофофорат. Морфологические, эмбриологические и молекулярно-генетические свидетельства против монофилии лофофорат. Современные молекулярно-генетические и морфологические свидетельства в пользу монофилии лофофорат. Палеонтологическая история: ископаемые лофофораты, в том числе наиболее древние находки из эдиакарского периода. Кто такие хиолиты? План строения современных лофофорат и гипотезы его происхождения.

## **Тема 3. Мировая фауна, экология и морфология форонид**

История изучения форонид. Мировая фауна форонид: традиционный и современный взгляды. Распространение и численность форонид в мировом океане. Современная таксономия форонид: основные экологические группы форонид. Форониды — комменсалы. Организация трубок форонид, сравнительный анализ строения трубок форонид и аннелид. Морфология мягкого тела: подразделение тела на участки — морфофункциональный анализ. Покровы и сравнительный анализ строения покровного эпителия форонид, первичноротых и вторичноротых. Внеклеточный матрикс. Мускулатура: сложная мышечная решетка, образованная кольцевой, продольной и диагональной мускулатурой. Особенности организации мускулатуры в разных участках тела форонид — морфофункциональный анализ. Особая перьевидная и кустистая мускулатура форонид, сравнительный анализ организации мускулатуры в разных группах Bilateria.

## **Тема 4. Анатомия взрослых форонид**

Организация целомической системы: бипартитный и трипартитный целома. Особенности организации туловищного целома: пять мезентериев и их расположение в различных участках тела. Плезиоморфия трипартитного целома у форо-

нид. Тонкое строение целомической выстилки в разных отделах тела. Целомическая жидкость и целомоциты. Сравнительный анализ организации целомителя среди целомических *Bilateria*; целомоциты и их функция. Пищеварительная система: сложная дифференцировка пищеварительной трубки — морфофункциональный анализ. Особенности тонкого строения пищеварительной трубки форонид. Сравнительный анализ организации пищеварительной системы у форонид и близких групп. Кровеносная система: общая анатомия, направление токов крови, тонкая организация сосудистой стенки в разных участках кровеносной системы, форменные элементы крови. Типизация тонкого строения сосудистой стенки у форонид и близких групп. Гипотезы формирования необычной 6-слойной сосудистой стенки медиального кровеносного сосуда в филогенезе форонид. Нервная система: основные элементы нервной системы и их цитоархитектура. Сравнение плексусной нервной системы форонид и близких групп. Гигантские нервные волокна в разных группах беспозвоночных. Иннервация лофофора и щупалец. Распределение нейромедиаторов в нервной системе взрослых форонид. Выделительная система: особенности организации метанефридиев, половой диморфизм в строении нефридиев. Половая система: вазоперитонеальная ткань у раздельнополых и гермафродитных видов. Гаметогенез. Сравнительный анализ гаметогенеза у форонид и близких групп. Добавочные половые железы — лофофоральные органы и нидаментальные железы: строение и функции. Строение сперматофоров и оплодотворение. Бесполое размножение и регенерация.

### **Тема 5. Эмбриональное и личиночное развитие форонид**

Типы развития: развитие в толще воды, развитие с вынашиванием, лецитотрофное. Дробление яйца и его особенности у видов с разными типами развития. Сравнительный анализ дробления яйца у форонид, типичных *Spiralia* и вторичноротых. Замыкание бластопора: сравнение форонид, первичноротых и вторичноротых. Закладка целомической мезодермы: два источника. Сравнительный анализ способов формирования целомической мезодермы у форонид, типичных *Spiralia* и вторичноротых. Два источника целомической мезодермы у *Bilateria*. Эмбриогенез: судьба экто-, эндо- и мезобласта. Дифференцировка эктобласта: покровы, специализированный эпителий ресничных шнуров, протонефридии, нервная система. Сравнительный анализ особенностей работы ресничных шнуров у личинок форонид, личинок первичноротых и вторичноротых. Особенности нейрогенеза форонид: сравнительный анализ нейрогенеза у *Spiralia* и *Deuterostomia*. Дифференцировка эндобласта: пищеварительная трубка и ее специализация у ранних личинок, туловищный целом. Дифференцировка мезобласта: мышечная система и миогенез, кровеносная система, целом. Организация ранней актинотрохи: сравнение актинотрохи с трохофорой и диплеврулой. Личиночное развитие и организация компетентных личинок. Особенности строения целомической системы: два типа организации. Особенности строения нервной системы: сравнение организации апикального органа у актинотрох, личинок *Spiralia* и вторичноротых.

### **Тема 6. Метаморфоз и эволюция жизненного цикла форонид**

Изменения внешней морфологии в ходе метаморфоза: судьба преоральной лопасти, щупалец и телотроха — два типа метаморфоза у форонид. Преобразование

мышечной системы. Формирование дефинитивной организации пищеварительной трубки. Преобразование нервной системы: судьба апикального органа и формирование дефинитивного дорсального нервного сплетения как комиссурального мозга. Преобразования выделительной системы: формирование нефромиксиев и анализ эволюции выделительных органов Bilateria. Гипотеза эволюции жизненного цикла форонид. Основные гипотезы эволюции жизненного цикла Bilateria. Происхождение билатеральных ресничных личинок.



# Кто такие Lophophorata и их положение в системе Bilateria

Фороиды (Phoronida), мшанки (Bryozoa = Ectoprocta) и брахиоподы (Brachiopoda) — три типа беспозвоночных животных, которые традиционно объединяют в группу надтипового ранга Lophophorata. Название группы происходит от названия особого щупальцевого органа — лофофора, который имеется у представителей всех трех групп лофофорных животных. Лофофор — это часть мезосомы (второй отдел тела), содержащая мезоцель и несущая щупальца, которые окружают рот, но никогда не окружают анус. Согласно этому определению к лофофоратам нельзя отнести еще одну группу щупальцевых животных — Kamptozoa (=Entoprocta) или колокольчиковые, которых некоторые исследователи традиционно сближают с лофофоратами. У камптозоев анус расположен внутри венчика щупалец и определение лофофора для щупальцевого органа этой группы не подходит.

Единство лофофорат традиционно основывалось и на некоторых других общих чертах анатомии и развития. Так, для лофофорат характерно подразделение целома на три отдела: протоцель (предротовой целом), мезоцель (посторальный или щупальцевый целом) и метацель (туловищный целом). Кроме того, у большинства лофофорат радиальный тип дробления яйца (есть, однако, вариации) и энтероцельный (или многоклеточный) способ закладки целомической мезодермы. Именно эти особенности анатомии и развития рассматривались в контексте филогении лофофорат как основание для их сближения с вторичноротыми животными — Deuterostomia, для которых так же характерен трехраздельный целом, радиальный тип дробления яйца и энтероцельный способ закладки целомической мезодермы.

Родство лофофорат и вторичноротых, а так же и само единство лофофорат было поставлено под сомнение результатами молекулярно-генетических исследований. Еще в 1995 году в работе Кеннета Халанича с соавторами было показано, что фороиды, мшанки и брахиоподы формируют единую ветвь (Lophotrochozoa) с типичными трохофорными животными — моллюсками и кольчатыми червями. В этой же работе впервые показана парафилия лофофорат, которая затем была подтверждена многими молекулярно-генетическими исследованиями. Согласно результатам этих исследований фороиды и брахиоподы формировали единую кладу Brachiozoa, тогда как мшанки оказывались в стороне от бывших родственников и обычно кластеризовались с Kamptozoa и Cycliophora. Родство фороид и брахиопод было подтверждено многочисленными исследованиями. Более того, в некоторых работах фороиды рассматривались как группа внутри типа брахиопод, родственная «беззамковым» брахиоподам. Надо отметить, что такое близкое родство выглядит несколько странным с позиций сравнительной анатомии. Дело в том, что фороиды и брахиоподы имеют принципиально разный план строения: у фороид тело взрослого животного представляет собой разрастание брюшной стороны тела, тогда как у брахиопод — спинной.

В настоящее время родство лофофорных животных и типичных трохофорных не подлежит сомнению, а в научной литературе появляются все новые и новые

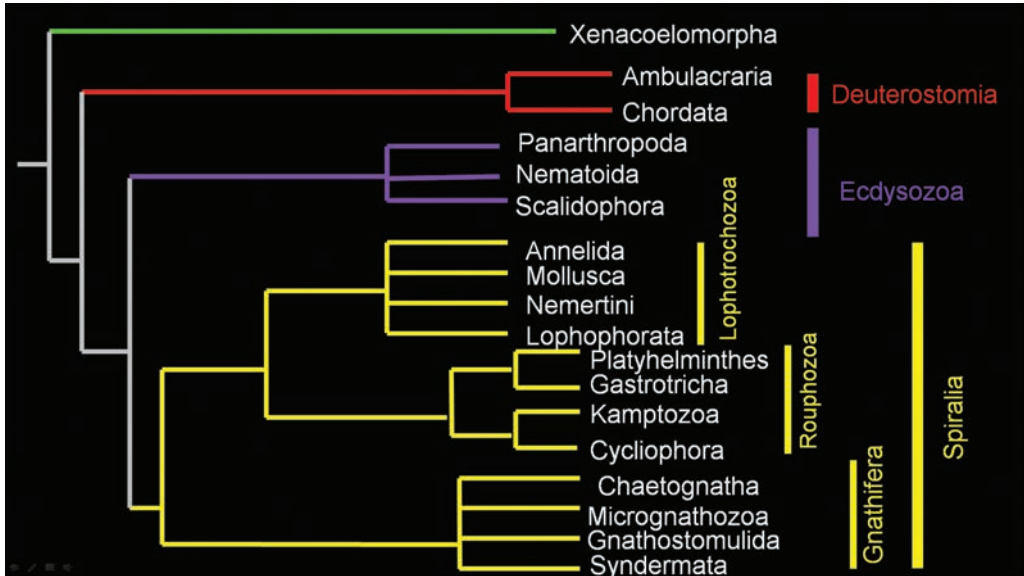


Рис. 1. Современная макрофилогения Bilateria и место лофофорат на древе Bilateria. Схема составлена на основании литературных данных (Marletaz et al., 2018).

морфологические и эмбриологические доказательства этого родства (рис. 1). В то же время единство лофофорат продолжает оставаться предметом острых дискуссий. Молекулярно-генетические исследования дают принципиально разные результаты: то поддерживают единство группы, то отвергают его. Нестабильность монофилии лофофорат, в первую очередь, связана с нестабильным положением мшанок на древе Bilateria. Интересно, что сравнительно-анатомический анализ, основанный на результатах детальных исследований анатомии нервной системы и мускулатуры лофофора у форонид, брахиопод и мшанок, однозначно свидетельствует в пользу монофилии лофофорат. Результаты последних двух лет, полученные с применением новых математических алгоритмов, приложенных к данным молекулярной филогенетики, так же показывают, что лофофораты являются монофилетичной группой, включающей три типа беспозвоночных животных: Phoronida, Bryozoa и Brachiopoda.

# Форониды (Phoronida)

## Общая характеристика типа

Форониды — небольшая группа червеобразных морских животных, обитающих в кожистых или инкрустированных частицами грунта трубках. Взрослые форониды — бентосные животные; они поселяются в мягком грунте или сверлят твердые субстраты (раковины моллюсков, известковые породы). На апикальном конце тела у них имеется щупальцевый аппарат (лофофор) с помощью которого форониды собирают пищу из толщи воды. Продольная мускулатура образует крупные ленты, вдающиеся в полость целома. Обширный целом подразделен на три отдела: прото-, мезо- и метацель. Кишечник U-образный, рот и анус сближены и открываются на апикальном конце тела. Кровеносная система замкнутая сложно устроенная; эритроциты содержат гемоглобин. Выделительные органы — метанефридии, в период размножения функционируют как гонодукты. Нервная система представлена интраэпидермальным нервным плексусом, который образует сгущения — дорсальное и щупальцевое нервные сплетения. Имеется одно или два гигантских нервных волокна. Раздельнополые или гермафродиты. Личинки — актиотрохи, как правило, долго плавают в толще воды и претерпевают метаморфоз, в результате которого происходит коренная перестройка плана строения.

# Биология и морфология форонид

Форониды — исключительно морские беспозвоночных, которые, однако, способны переносить существенное распреснение. Они поселяются в морях с пониженной соленостью (Чёрное, Балтийское), а так же в устьях крупных рек, где они способны подниматься высоко по течению. Обитают форониды от литорали до глубины около 700 м. Однако, в ходе экспедиции в Охотском море форониды было собраны на глубине более 1500 м. На литорали форониды способны выдерживать длительное осушение, прячась в толще мягкого грунта или в толще раковин моллюсков. В бухте Нагаева (Магаданская обл.) форониды поселяются в толще раковин литорин (*Littorina* sp.), которые служат домиками ракам отшельникам. Во время отлива раки перемещаются на литорали, нося на себе раковинку и форонид, которые в это время довольствуются для газообмена тем объемом воды, который сохраняется внутри их хода, просверленного в толще раковинки. Среди форонид можно выделить две экологические группы: сверлящие форониды, которые способны делать ходы в толще известкового субстрата (осадочные породы, раковинки моллюсков, домики ракообразных), и роющие форониды, которые поселяются в толще мягкого субстрата — песка или заиленного песка с разным процентным содержанием ила (рис. 2А, Г). Есть виды (*Phoronis hippocrepi*), в составе которых описаны и роющие, и сверлящие формы. Один вид (*Phoronis svetlae*) обитает не в толще, а на поверхности твердого субстрата — раковин двустворок и камней (рис. 2Б). *Phoronis australis* обитает в толще волокнистых трубок коралловых полипов — цериантарий. До недавнего времени считалось, что этот вид способен жить только в симбиозе с цериантариями, однако данные последних лет показывают, что *P. australis* (или его криптический двойник) способен поселяться и на мягком грунте.

**Трубка.** Все форониды обитают внутри трубок, которые строят самостоятельно, используя для этого секрет эпидермальных одноклеточных желез (рис. 2Д). Длина трубки, как правило, немного (у сверлящих) или довольно существенно (у роющих) превосходит длину мягкого тела червя. У роющих форм трубки прямые, они либо вертикально и довольно глубоко (на 10–20 см) погружены в толщу грунта, либо располагаются параллельно поверхности грунта, погружаясь в субстрат на небольшую глубину. У сверлящих форм трубка часто очень извитая и повторяет форму просверленного хода. Диаметр трубки лишь немного превышает диаметр мягкого тела (рис. 2В). При этом трубка незначительно сужена на переднем конце и расширена на заднем. Задний конец трубки замкнут. У некоторых экземпляров на заднем конце трубки формируются различные структуры в форме киля или выступа.

Строение трубок различается у сверлящих и роющих форм. Различия касаются наличия у роющих форм агглютинированных частиц на поверхности трубки и их отсутствие у сверлящих форонид (рис. 3). Характер агглютинированных частиц зависит от характера грунта, в котором обитает роющая форонида и не за-

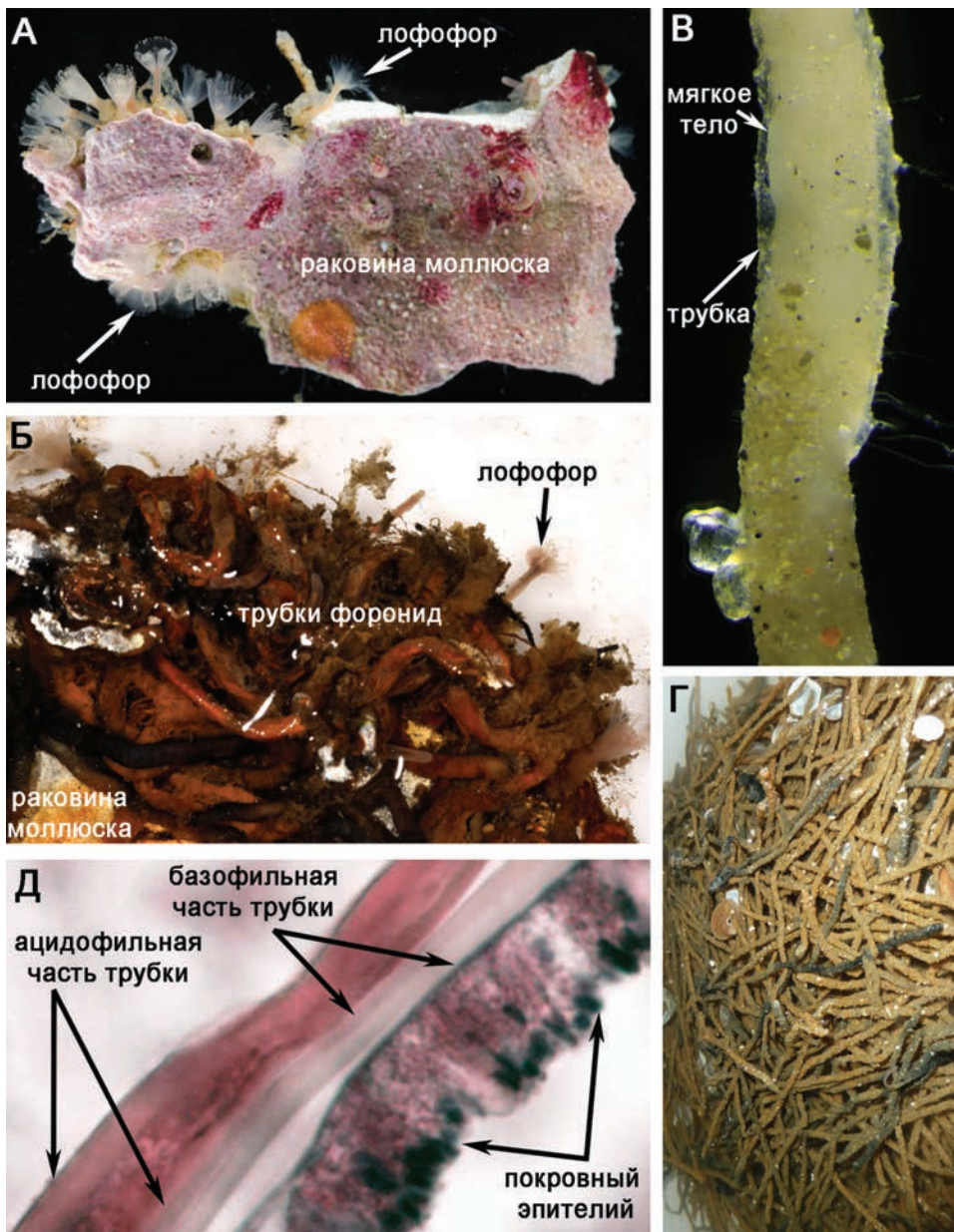


Рис. 2. Сверлящие и роющие форониды и их трубки. А — *Phoronis ijimai* в кусочке раковинки моллюска (фотография любезно предоставлена Сергеем Гориным); Б — *Phoronis svetlanae* на створке раковинки морского гребешка; В — участок трубки неизвестного вида форонид из Персидского залива; Г — трубки *Phoronopsis harmeri* из зал. Восток Японского моря; Д — гистологическое строение трубки *Phoronis svelanae* на поперечном срезе (окраска гематоксилин-эозин): видны ацидофильная и базофильные части трубки, а так же поврежденный покровный эпителий (фотография любезно предоставлена Варварой Кроленко).

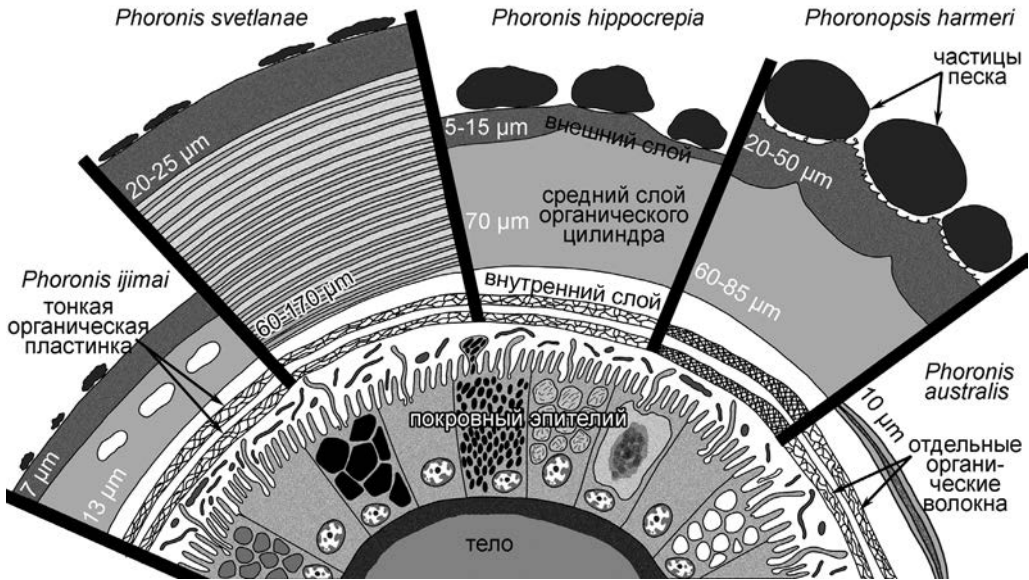


Рис. 3. Схема строения трубок у разных видов форонид.

висит от видовой принадлежности (рис. 2В). Агглютированные частицы приклеиваются к внутреннему органическому цилиндру (см. ниже), но, как правило, не скреплены между собой. У *P. svetlanae* трубки снаружи покрыты относительно тонким слоем органического вещества, который легко слущивается при механическом воздействии. Особое строение трубок *P. svetlanae* связано со своеобразной биологией этого вида.

Основу трубок форонид составляет внутренний органический цилиндр. Он состоит из трех слоёв и может достигать толщины 200 мкм (у *P. svetlanae*). Толщина внутреннего цилиндра больше у роющих (130 мкм), чем у сверлящих (20 мкм) форм (рис. 3). Каждый слой органического цилиндра образован из спрессованных и уплотненных тонких органических пластинок, которые формируются из волокон секрета, выделяемого железами покровного эпителия (рис. 2Д). Толщина этих волокон может быть различной у разных видов и колеблется от 40 до 220 нм. У большинства форонид волокна располагаются хаотически, не упорядоченно, под разными углами к продольной оси тела. Однако, у некоторых видов волокна располагаются в кольцевом и в продольном направлениях, формируя структуру типа «циновки».

Химический состав трубок точно не установлен. По некоторым неподтвержденным данным в состав органического цилиндра входит хитин. Гистохимические исследования показали, что химический состав трубки определяется секретом кожных желез трех типов и в состав трубки входят протеины, ацидофильные мукополисахариды и базофильные сульфомукополисахариды.

Строение трубок форонид существенно отличается от такового у аннелид, трубки которых, как правило, видоспецифичны. В отличие от форонид агглютиро-

ванные частицы трубок аннелид склеены друг с другом органическим веществом; у аннелид органический цилиндр очень тонок, а расположение формирующих его тонких волокон всегда упорядочено.

**Мягкое тело.** Тело форонид вытянутое, червеобразное (рис. 4А). В прижизненном состоянии цвет обычно желтоватый, красноватый или коричневатый. Размеры тела варьируют от 10 мм (*Phoronis embryolabi*, *P. ovalis*) до 450 мм (*Phoronopsis californica*). Как правило, длина тела у сверлящих форонид меньше, чем у роющих. Диаметр тела составляет от 0,1 до 3–4 мм. Морфология мягкого тела бедна признаками. У форонид различают анальную и оральную стороны. С оральной стороны щупальца у подавляющего большинства форонид формируют сплошной непрерывный ряд, тогда как с анальной стороны видны завитки лофофора — два пучка щупалец, разделенные нешироким пространством. Передний конец тела, который высовывается из трубки в спокойном состоянии, несет лофофор (см. ниже). Короткий расширенный участок тела под лофофором — головной конец. Здесь расположено ротовое отверстие и анус, а так же метанефридии и лофофоральный кольцевые сосуды. С анальной стороны может быть заметен анальный бугорок, на вершине которого открывается анус, и бугры нефридиев. У представителей рода *Phoronopsis* головной конец тела несет воротничок — эпидермальную складку, которая немного прикрывает основание лофофора. Воротничок может быть явно выражен только с анальной стороны и не переходить на оральную сторону, либо охватывать головной конец по всему периметру. У видов рода *Phoronis* воротничок отсутствует.

Вниз от головного конца тянется передний туловищный участок тела (рис. 4Б). Он характеризуется плотными непрозрачными покровами, которые собираются в выраженные кольцевые складки, и мощным развитием продольной мускулатуры — этот участок тела способен сильно вытягиваться в длину в спокойном состоянии и сильно укорачиваться при опасности. Передний туловищный участок переходит в задний туловищный участок, который характеризуется наибольшим диаметром и тонкими прозрачными покровами, через которые просвечивают развивающиеся здесь половые продукты и кровеносные капилляры (рис. 4В). Заканчивается тело ампулой. Это наиболее подвижный участок тела: он способен сильно изменяться в диаметре, то раздуваясь в виде шара, то формируя длинный подвижный пальцеобразный вырост (рис. 4Г–Д). Ампула, вероятно, используется форонидами для закапывания в мягкий грунт или в толщу твердого субстрата. Ампула характеризуется относительно плотными покровами, эпителий тут формирует не кольцевые складки, а выраженные бугорки. Самый терминальный кончик ампулы несет глубокую ямку, которая выстлана тонким эпителием и через которое, возможно, происходит газообмен и удаление излишков целомической жидкости (рис. 4Д).

Особое деление мягкого тела на отделы имеют *P. pallida* и *P. embryolabi*. Для двух этих видов характерно деление тела на 4 участка, которые отграничены друг от друга мощными сфинктерами. При этом область самого сфинктера у *P. pallida* описывают как отдельную зону туловища, т.к. она имеет особое гистологическое строение. У *P. embryolabi* имеется особая часть тела — срединный сфинктер, отграничивающий головной регион туловища и заднюю его часть.

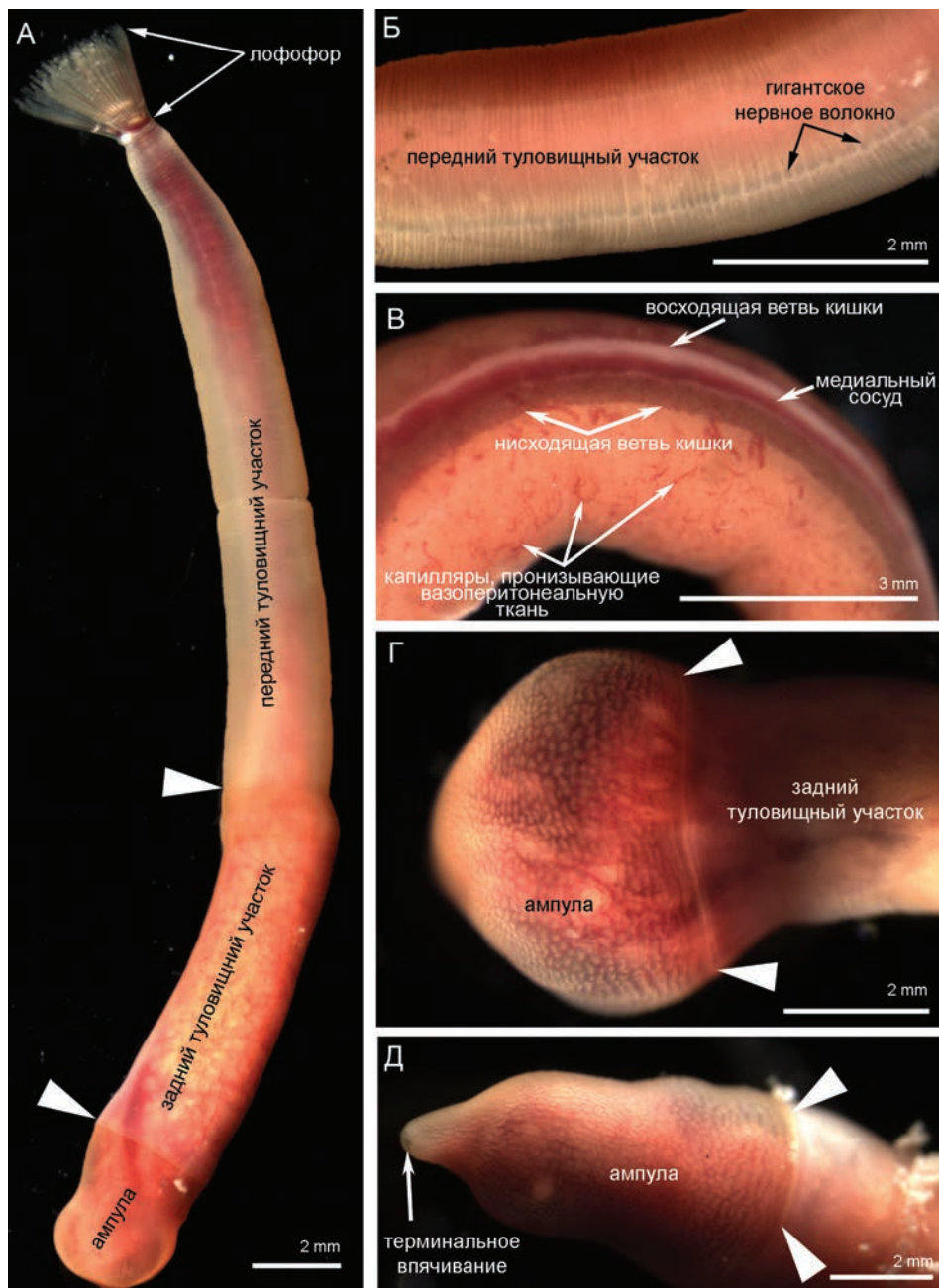


Рис. 4. Строение мягкого тела форонид на примере *Phoronopsis harmeri* (фотографии живых животных, вынутых из трубки). Границы между участками туловища показаны наколечниками. А — общий вид тела; Б — передний туловищный участок; В — задний туловищный участок; Г — ампула в расширенном состоянии; Д — ампула в сокращенном состоянии: видно терминальное углубление.



## Строение и функционирование лофофора и щупалец

В спокойном состоянии лофофор способен довольно далеко выдаваться за пределы трубки и подниматься над субстратом благодаря удлинению переднего туловищного участка тела (рис. 2А). Лофофор несет щупальца, которые окружают рот и формируют билатерально симметричную структуру. У форонид щупальца формируют один ряд, который проходит вдоль оральной стороны тела и переходит на анальную (рис. 5). На медиальной линии анальной стороны непрерывный ряд щупалец разомкнут — здесь происходит формирование молодых щупалец и находятся самые короткие щупальца. У *Phoronis muelleri* кроме анальной имеется оральная зона закладки

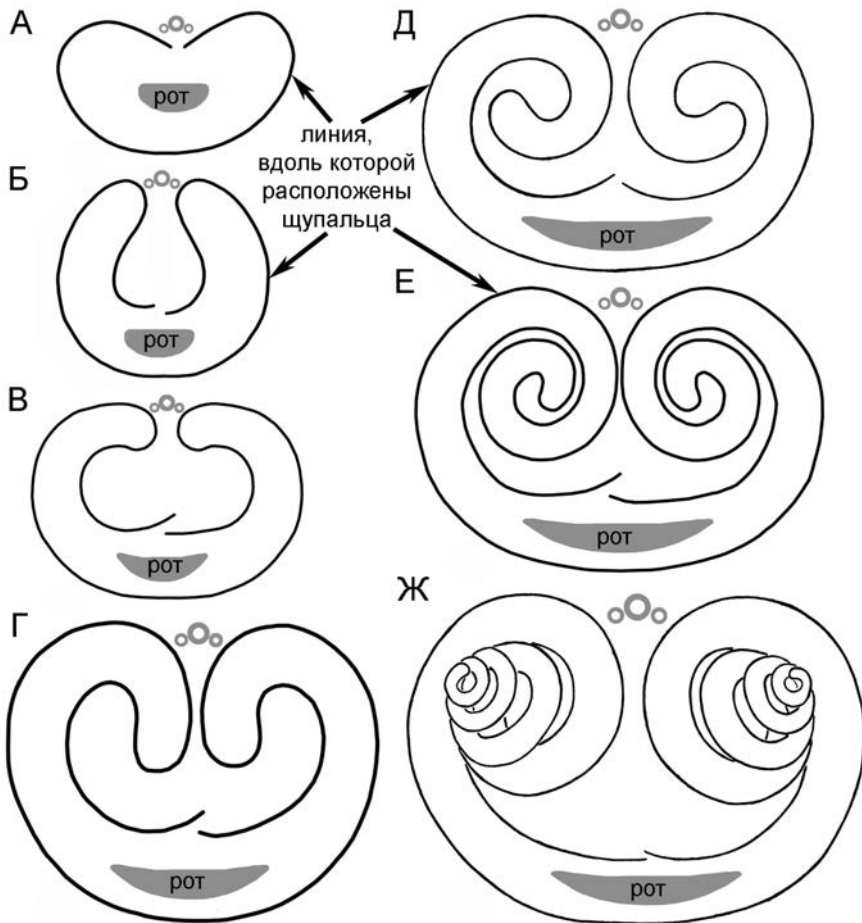


Рис. 5. Схема организации лофофора у форонид. Анус и нефридиопоры показаны серыми кружками вверху каждой схемы. А — овалный; Б — переходный к подковообразному; В — подковообразный; Г — переходный к спиральному; Д — спиральный; Е — спиральный с несколькими оборотами; Ж — хеликоидальный.

щупалец. В месте перехода ряда щупалец с оральной на анальную сторону (то есть с латеральных сторон тела) могут формироваться завитки лофофора. На основании формы билатеральной структуры, которую образуют щупальца, выделяют несколько основных и дополнительных типов лофофора форонид: овальный, подковообразный, спиральный, переходный между подковообразным и спиральным, хеликоидальный (рис. 5). Щупальца окружают рот, который с анальной стороны прикрыт эпидермальной складкой — эпистомом. Эпистом — подвижный вырост тела, который достигает наибольшей высоты непосредственно над ртом и переходит на боковые стороны лофофора, сопровождая щупальца анальной стороны (рис. 6).

Число щупалец лофофора варьирует в очень широких пределах: их может быть 24 (у *Phoronis ovalis*) или достигать 1500 (у *Phoronopsis californica*). Чем сложнее форма лофофора, тем большее число щупалец он несет. У сверлящих форонид число щупалец в среднем составляет 100–150, у роющих — 200–400. Длина щупалец зависит от размеров тела и варьирует от 0,3 до 5 мм. У многих живых форонид эпителий щупалец несет яркие светлые пятна. Основания щупалец срастаются, формируя протяженную щупальцевую ламеллу. У форонид (как и у других лофофорат) щупальца обладают ярко выраженной зональностью, которая выражается в наличии ресничных зон и связанных с ними мышечных пучков и нервных трактов. На поперечном срезе щупальца можно выделить 8 (или 10) зон, различающихся по строению покровного эпителия. Фронтальная зона обращена ко рту, образована высокими веретеновидными клетками и несет многочисленные жгутики, которые бьют от терминального конца щупальца к его основанию. Две латеро-фронтальные зоны образованы чувствительными клетками, которые несут длинный неподвижный жгутик, окруженный длинными толстыми микроворсинками. Две латеральные зоны характеризуются максимально густым жгутиковым покровом и обращены к соседним щупальцам. Абфронтальная сторона обращена ото рта и практически лишена жгутиков — здесь эпидермис образован кубическими клетками. Латеро-фронтальные зоны относительно узкие и характеризуются наличием многочисленных железистых (преимущественно слизистых) клеток. У видов с большим числом щупалец имеются переходные зоны, расположенные между латеральными и латеро-абфронтальными зонами; они образованы кубическими клетками.

Интересно, что форма поперечного сечения щупалец сильно зависит от формы лофофора и числа щупалец. Так, овальные щупальца характерны для форонид с овальным лофофором. Эллипсоидальные щупальца характерны для видов с подковообразным лофофором. У видов со спиральным и хеликоидальным лофофором щупальца прямоугольные на поперечном срезе. Прямоугольная форма позволяет наиболее компактным образом расположить щупальца в лофофоре, что важно, учитывая их большое число.

Форониды — фильтраторы, которые используют щупальца как фильтрационный аппарат и улавливают частицы пищи из толщи воды. Форониды — это «up-stream» фильтраторы: вода входит в крону щупалец сверху и выходит между щупальцами (рис. 6А). Направление движения воды определяет работа жгутиков латеральных зон. Проходя между щупальцами, частицы, которые принесла вода, попадают на «сито» образованное неподвижными жгутиками клеток латеро-фронтальных зон (рис. 6Б). Расстояние между этими клетками составляет 1 мкм, а поскольку все клетки эпидермиса у форонид моноцилиарные, то и расстояние

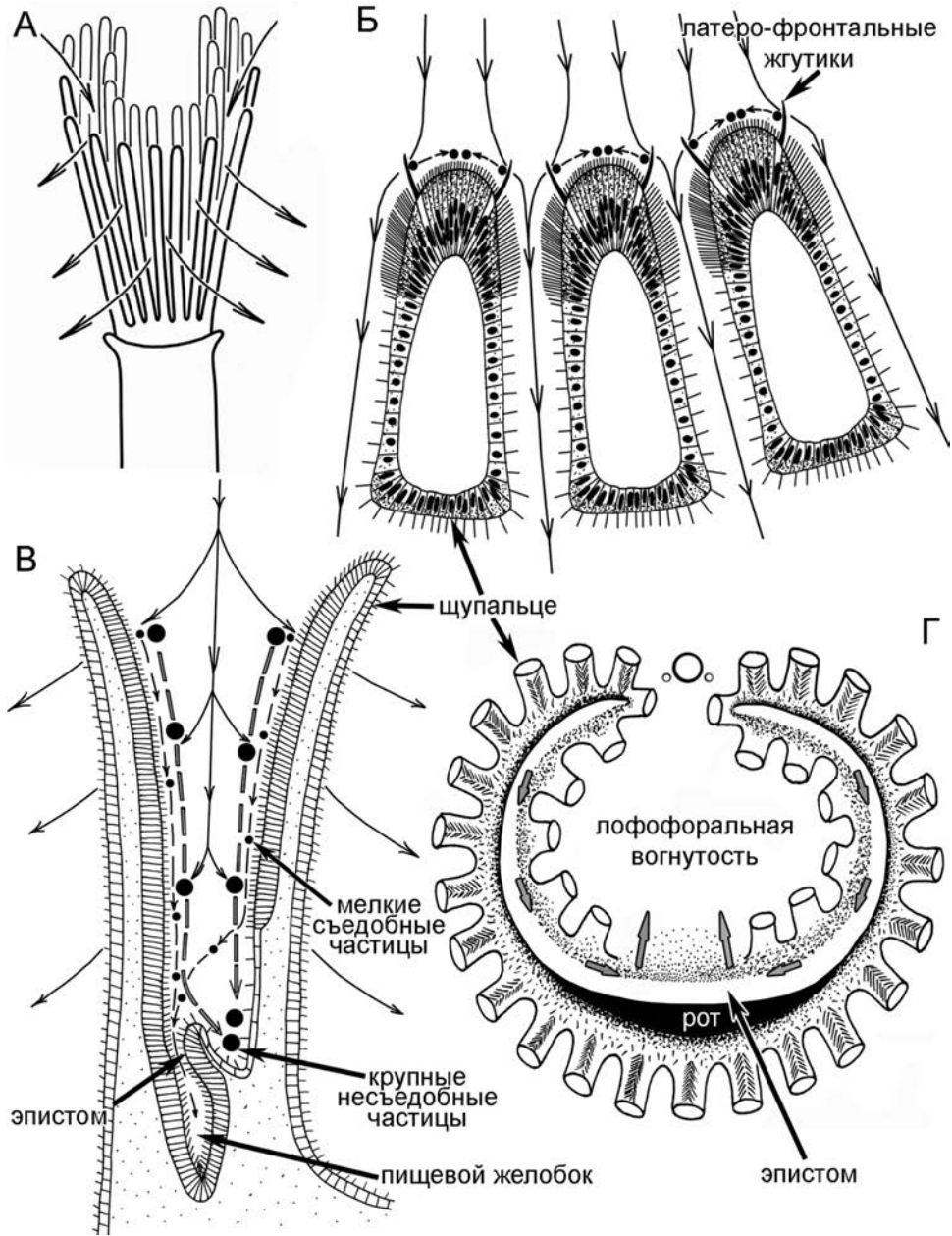


Рис. 6. Схемы работы лофофора как фильтрационной системы. Сплошными стрелками показан ток воды, создаваемый работой жгутиков щупалец; толстыми серыми стрелками показан путь несъедобных частиц; тонкими черными стрелками показан путь съедобных частиц. А — общий вид лофофора с оральной стороны; Б — поперечный срез через ряд щупалец; В — продольный срез через латеральную сторону лофофора; показаны щупальца внешнего (слева) и внутреннего (справа) рядов; Г — вид на лофофор сверху.

между латеро-фронтальными жгутиками составляет 1 мкм. Это нижний размер частиц, которые форониды способны уловить из планктона. Захваченные частицы отбрасываются на фронтальную поверхность щупальца и транспортируются к его основанию (рис. 6В). Здесь при помощи эпистома отсеиваются наиболее крупные несъедобные частицы и в пищевой желобок и дальше в рот попадают частицы, диаметр которых лежит в диапазоне от 1 до 12 мкм. Это диатомовые водоросли и другие представители фитопланктона. Крупные частицы пищи оказываются на анальной стороне эпистома и выводятся из лофофора на анальной стороне, где ряд щупалец разомкнут (рис. 6Г).

Следует отметить, что подвижность эпистома обеспечивает форонидам возможность заглатывать и довольно крупную добычу. Так, личинки беспозвоночных (например, трохофоры) размером около 100 мкм, попавшие в крону щупалец, могут быть проглочены. Особую роль в улавливании частиц пищи отводится индивидуальной подвижности щупалец, которые способны сворачиваться на фронтальную сторону и буквально «запихивать» пищу в рот. Щупальца способны изгибаться и на абфронтальную сторону, отбрасывая крупные частицы из кроны щупалец. Подвижность щупалец обеспечивают две продольные ленты мускулатуры — фронтальная и абфронтальная. Стоит отметить, что у форонид не выявлено никаких вкусовых рецептов и, вероятнее всего, сортировка пищевых частиц происходит только по их размеру, как это, например, имеет место у большинства двустворчатых моллюсков, у которых фильтрация пищевых частиц происходит на жабрах и на ротовых лопастях.

Основная функция лофофора — сбор и сортировка пищевых частиц. Однако, лофофор выполняет и некоторые другие функции. Это главный сенсорный орган форонид: латеро-фронтальные клетки, вероятно, являются механорецепторами, способными воспринимать движения в окружающей среде. У всех форонид через тонкие покровы щупалец происходит газообмен. Некоторые виды форонид вынашивают эмбрионы в кроне щупалец.

## Стенка тела и мускулатура

**Покровный эпителий и внеклеточный матрикс.** Тело форонид покрыто однослойным моноцилиарным микровиллярным эпителием. Апикальная поверхность клеток несет длинные разветвленные микроворсинки; их терминальные концы уплотнены и формируют контакты с коллагеном протокутикулы. У некоторых изученных видов форонид в толще протокутикулы переднего туловищного участка тела и ампулы обитают бактерии различных морфологических типов. Покровный эпителий форонид может быть охарактеризован как железистый — в его состав входят одноклеточные железы семи различных типов, различающихся характером продуцируемого секрета и другими особенностями цитологической организации. Для различных участков туловища характерен свой набор железистых клеток в эпидермисе. Это различие в распределении железистых клеток может быть связано с синтезом трубки и ее возможным частичным растворением в ходе роста тела червя. Наибольшей толщины (до 60 мкм у *Phoronopsis harmeri*) покровный эпителий достигает в переднем туловищном участке тела. Здесь большинство

клеток эпидермиса содержат в цитоплазме базальных частей пучки электронно-плотных тонофиламентов, которые крепятся к базальной пластинке при помощи полудесмосом. Наименее тонок покровный эпителий в заднем туловищном участке тела — у *Phoronopsis harmeri* она составляет 18–20 мкм. Клетки несут неветвящиеся, короткие микроворсинки, слой протокутикулы практически не развит, бактерий нет, жгутик и тонофиламенты отсутствуют. В ампуле покровный эпителий образует слой толщиной до 30 мкм. От уплотненных апикальных поверхностей микроворсинок тянутся волокна вещества протокутикулы. Протокутикула заселена бактериями, жгутик имеется, тонофиламенты отсутствуют.

Форониды характеризуются сохранением одного из наиболее архаичных вариантов организации эпидермиса среди трехслойных животных — это однослойный, моноцилиарный, микровиллярный эпидермис. Помимо форонид такой тип организации покровов встречается у брахиопод, полухордовых, иглокожих. Моноцилиарные (жгутиковые) эпидермисы наряду с полицилиарными (ресничными) характеризуются развитием в базальных частях эпидермиса нервного плексуса, а так же большим разнообразием и диффузным распределением железистых клеток. Тем не менее, сохранение архаичных особенностей в организации эпидермиса не означает отсутствие всякой дифференцировки, которая у форонид выражается в существовании региональных отличий. Даже на протяжении туловищного отдела в эпидермисе форонид может быть выделено три зоны, отличающихся наличием или отсутствием жгутиков, заселенностью бактериями и распределением железистых клеток.

Слой соединительной ткани, подстилающий покровный эпителий, имеет разную толщину в различных участках тела. Он наиболее мощно развит в основании лофофора, где, вероятно, выполняет опорную (скелетную) функцию. Здесь в толще соединительной ткани обнаруживаются многочисленные клетки, придающие соединительной ткани форонид сходство с хрящевой тканью хордовых животных. В заднем туловищном участке слой неклеточного вещества наиболее тонок, а в ампуле образует своего рода неглубокие карманы, в которые погружены мышечные клетки. Слой неклеточного вещества состоит из двух базальных пластинок, прилежащих к клеткам покровного эпителия и мышечным клеткам. Между базальными пластинками располагается слой основного вещества, который образован толстыми исчерченными коллагеновыми волокнами в переднем туловищном участке в ампуле и слоем аморфного вещества — в заднем туловищном участке. Две базальные пластинки и слой неклеточного вещества между ними составляют базальную мембрану. Базальная мембрана — это гистологический термин, используемый для описания слоя неклеточного вещества, подстилающего эпителий, на гистологических срезах.

Различия в толщине базальной мембраны в различных участках тела у форонид объясняются различной механической нагрузкой на эту структуру, которая, несомненно, выполняет опорную функцию. Наибольшей толщины базальная мембрана достигает в головном отделе, в основании щупалец, где выполняет функцию поддержки лофофора. В заднем туловищном участке базальная мембрана наиболее тонкая. В ампуле толщина базальной мембраны вновь возрастает, что объясняется тем, что на этот отдел приходится повышенная механическая нагрузка, связанная с закориванием тела форониды в трубке.

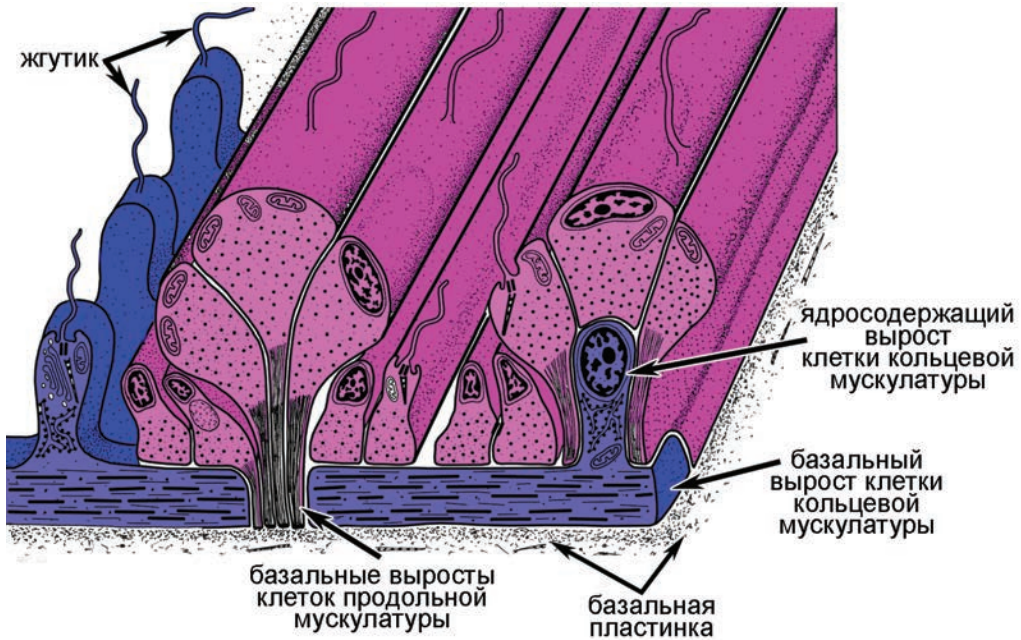


Рис. 7. Схема организации мышечной решетки у форонид. Розовым показаны клетки продольной мускулатуры, синим цветом — клетки кольцевой мускулатуры. Поскольку клетки обоих типов крепятся к базальной пластинке, то мускулатуру форонид следует рассматривать как единый слой.

**Мускулатура туловища.** Для форонид характерно наличие двух слоев мускулатуры: внешнего кольцевого и внутреннего — продольного. У некоторых форонид в головном участке тела обнаруживаются отдельные волокна диагональной мускулатуры, проходящие между слоем кольцевой и продольной мускулатуры. Сокращение диагональной мускулатуры, вероятно, позволяет наклонять лопфор и менять его положение по отношению к локальным течениям. Детальные исследования показывают, что цитологически вся мускулатура форонид образует один слой, т.к. клетки всех слоев мускулатуры крепятся базальными отростками к слою неклеточного вещества (рис. 7). Апикальные части мышечных клеток направлены в просвет туловищного целома, либо (в случае с некоторыми клетками кольцевой мускулатуры) в основание лент продольной мускулатуры.

Клетки, в которых миофиламенты ориентированы в кольцевом направлении, прилегают к слою неклеточного материала и формируют слой, толщина которого не превышает 2 мкм на всем протяжении тела. Ко внутри от кольцевой мускулатуры располагаются клетки продольной мускулатуры. Этот порядок меняется в ампуле, где имеет место инверсия слоев мускулатуры и продольная мускулатура прилегает к слою неклеточного вещества, тогда как кольцевая мускулатура формирует внутренний слой.

Толщина слоя продольной мускулатуры сильно варьирует вдоль всего тела животного. Она наименьшая в головном и заднем туловищном участках и максималь-

ная — в переднем туловищном участке. Здесь продольная мускулатура формирует крупные ленты, которые занимают практически весь объем целома (рис. 8). На поперечном срезе ленты продольной мускулатуры имеют разное строение, на основании чего у форонид выделяют перьевидную, кустистую и «паллидную» типы продольной мускулатуры (рис. 9). Перьевидная мускулатура представляет собой складку мышечного слоя, в котором мышечные клетки располагаются только по бокам складки (рис. 9А). Кустистая мускулатура — это не складка, а скорее «куст», то есть клетки располагаются и по бокам складки, и в ее центре (рис. 9Б). «Паллидная» мускулатура — это особый тип мускулатуры, который был описан у *Phoronis pallida* (рис. 9В). Название этого типа мускулатуры происходит от видового названия форониды. Такая мускулатура не образует явных складок, а состоит из групп крупных клеток, которые как традиционно считалось, формируют мышечный синцитий. При этом в некоторых отделах тела данные группы клеток расположены по периметру так часто, что формируют сплошной слой. В настоящее время синцитиальная природа продольной мускулатуры у *P. pallida* представляется сомнительной.

Архитектоника мышечного мешка форонид типична для червеобразных Bilateria, передвигающихся перистальтическим способом с опорой на жидкость полости тела. К таким организмам относятся сипункулиды, эхиуриды, седентарные полихеты, олигохеты и другие. Для всех этих организмов характерно наличие мощного мышечного мешка, включающего кольцевую и продольную мускулатуру. В ряде случаев возможны весьма впечатляющие сходства на гистологическом уровне. Так, перьевидная мускулатура помимо форонид обнаружена у многощетинковых червей из сем. Serpulidae и вестиментифер. Все упомянутые группы представляют тубикольные организмы, обладающие выставленным из трубки сложным щупальцевым аппаратом. Задача продольной мускулатуры у таких организмов — обеспечить мгновенное втягивание передней части тела в трубку в момент опасности. Перьевидную мускулатуру можно трактовать как складки сплошного мышечного слоя, которые возникают для увеличения его площади и, следовательно, для увеличения силы сокращения. По-видимому, такое строение продольной мускулатуры может возникать параллельно и независимо даже в близких группах животных, как это имеет место, например, у аннелид.

**Мускулатура лофофора.** У форонид мускулатура лофофора организована довольно сложно и включает как основные группы мышц, которые можно обнаружить у всех изученных видов, так и множество более мелких групп мышц, специфичных для конкретного вида и связанных с особенностью морфологии лофофора. В основании лофофора проходит крупная «кольцевая» мышца, которая не является кольцевой, а повторяет форму лофофора. С кольцевой мышцей связаны радиальные мышцы щупальцевой ламеллы, которые проходят от кольцевой мышцы к основанию каждого щупальца. В основании каждого щупальца, по обе стороны от радиальных мышц щупальцевой ламеллы проходят парные группы дистальных мышц щупальцевой ламеллы. Их организация различна у разных видов: это могут быть короткие многоклеточные пучки или длинные малоклеточные пучки, или же короткие мышечные волокна. От радиальных мышц щупальцевой ламеллы берут свое начало мышцы щупалец: абфронтальная и фронтальная.

Интересно, что такая же четырехкомпонентная структура мускулатуры лофофора характерна и для представителей основных групп мшанок, что делает воз-

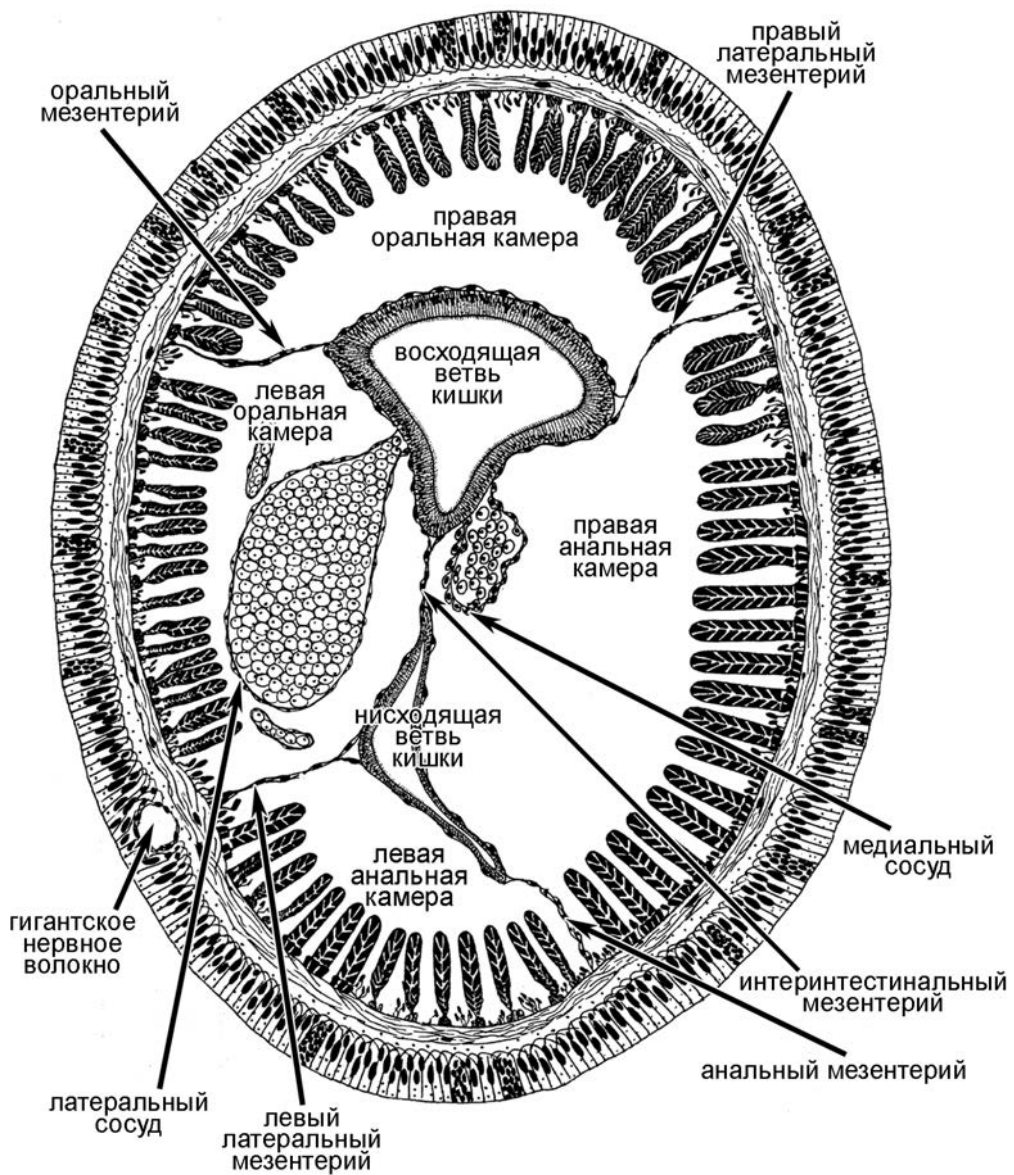


Рис. 8. Схема поперечного среза переднего туловищного участка тела форониды на примере *Phoronipsis harmeri*. Левая сторона тела слева, правая — справа, оральная — сверху, анальная — снизу. Видны две ветви кишечника (восходящая и нисходящая), а так же типичное для форонид разделение туловищного целома на камеры.



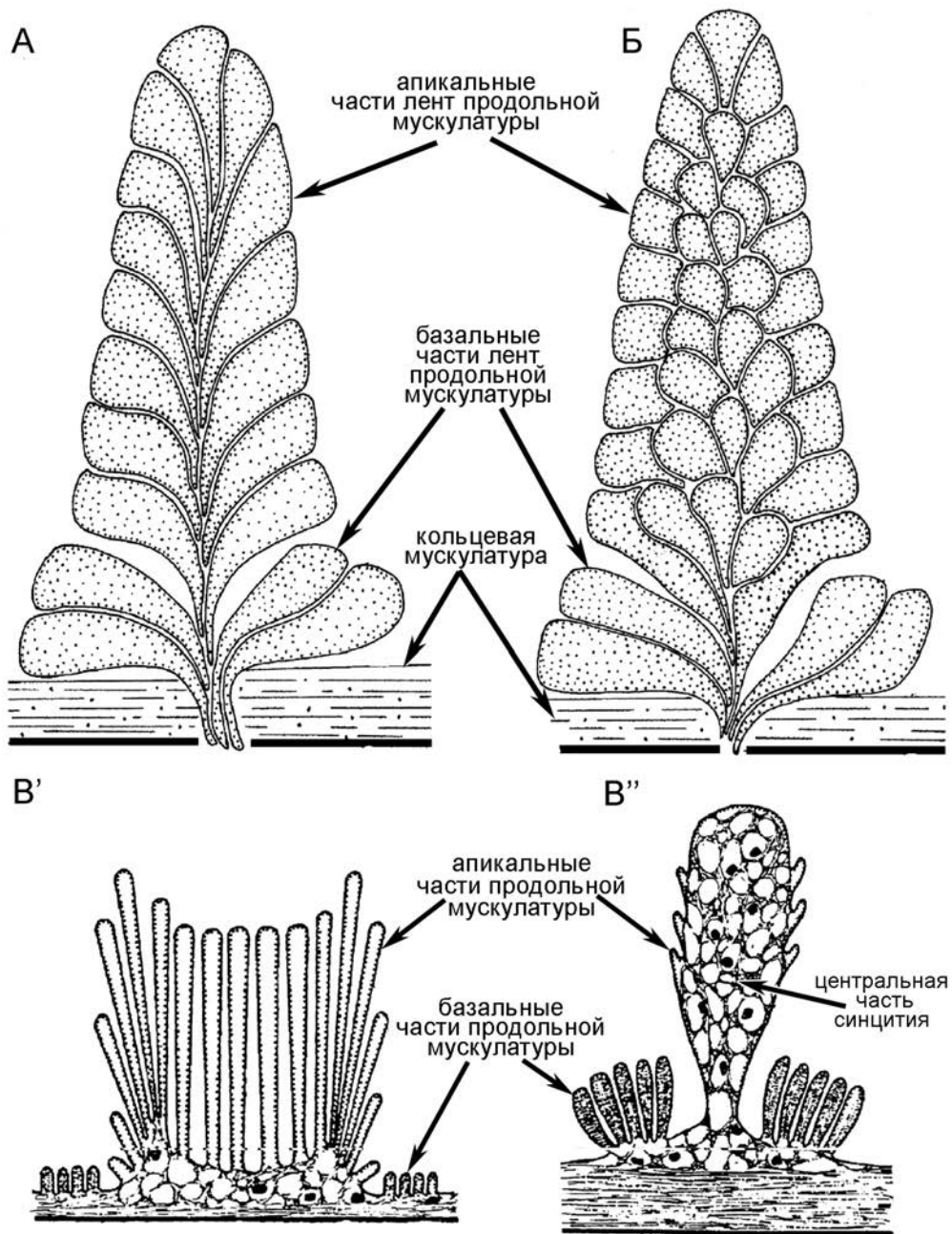


Рис. 9. Типы строения лент продольной мускулатуры у форонид. А — перьевидная мускулатура; Б — кустистая мускулатура; В', В'' — мускулатура «паллидного» типа (получила название от видового имени *Phoronis pallida*) в различных участках тела (В') и в кольцевых сфинктерах (В'').

можным гомологию лофофора и подтверждает монофилию Lophophorata. Анализ организации миоанатомии лофофора форонид позволяет предполагать две гипотезы эволюции лофофора у этой группы: путем постепенного усложнения — от простого овального лофофора к подковообразному и спиральному, либо двумя путями — от подковообразного к овальному и от подковообразного к спиральному. Анцестральным для форонид в случае первой гипотезы является овальный лофофор, а в случае второй гипотезы — подковообразный.

## Нервная система

**Общая анатомия.** У взрослых форонид все элементы нервной системы залегают интраэпидермально: над слоем внеклеточного матрикса между базальными отростками клеток покровного эпителия. По сути, нервная система форонид представляет собой нервный плексус (сеть), который формирует сгущения в некоторых участках тела, образуя главные нервные элементы (рис. 10А). У большинства форонид таких главных нервных элемента два: дорсальное нервное сплетение и щупальцевое нервное кольцо. Дорсальное нервное сплетение в литературе часто называют ганглием, однако, по сути, ганглием оно не является (см. ниже). Сплетение располагается на морфологически дорсальной стороне тела — между ртом и анусом, на дорсальной стороне эпистома (рис. 10Б). От дорсального нервного сплетения вправо и влево расходятся кольцевые нервные волокна, формирующие щупальцевое нервное кольцо. Оно проходит вдоль наружной стороны лофофора, в основании щупалец и у видов рода *Phoronopsis* прикрыто воротничком. Ко рту от дорсального нервного сплетения отходит узкий нервный тракт — внутреннее нервное кольцо, которое проходит в основании щупалец с их фронтальной стороны. От дорсального нервного сплетения вправо и влево отходят два (правое и левое), либо только одно (левое) гигантские нервные волокна. Важной составляющей нервной системы является нервный плексус туловища и нервы, проходящие в щупальцах (рис. 10).

У *Phoronis ovalis* имеется крупное скопление тел нервных клеток, которое располагается в эпидермисе оральной стороны эпистома и образует внутренний нервный центр, от которого отходит внутреннее нервное кольцо. Внутреннее нервное кольцо у этого вида ассоциировано с относительно крупными серотонинэргическими перикариями нейронов, что делает его похожим на циркуморальное нервное кольцо мшанок.

Щупальца иннервируются от щупальцевого нервного кольца и внутреннего нервного кольца (рис. 11А). От щупальцевого нервного кольца отходят многочисленные абфронтальные нервы, из которых выделяются латеро-абфронтальные, демонстрирующие иммунореактивность к серотонину. Фронтальный нервный пучок отходит от внутреннего нервного кольца. У всех форонид имеются латеро-фронтальные нервные тракты. У *Phoronis ovalis* они начинаются непосредственно от внутреннего нервного кольца двумя крупными нервами, которые проходят между щупальцами, в основании щупалец объединяются и дают начало двум латеро-фронтальным нервам, заходящим в соседние щупальца (рис. 10Б). У *Phoronopsis harmeri* и *Phoronis australis* щупальцевые латеро-фронтальные нервы начинаются

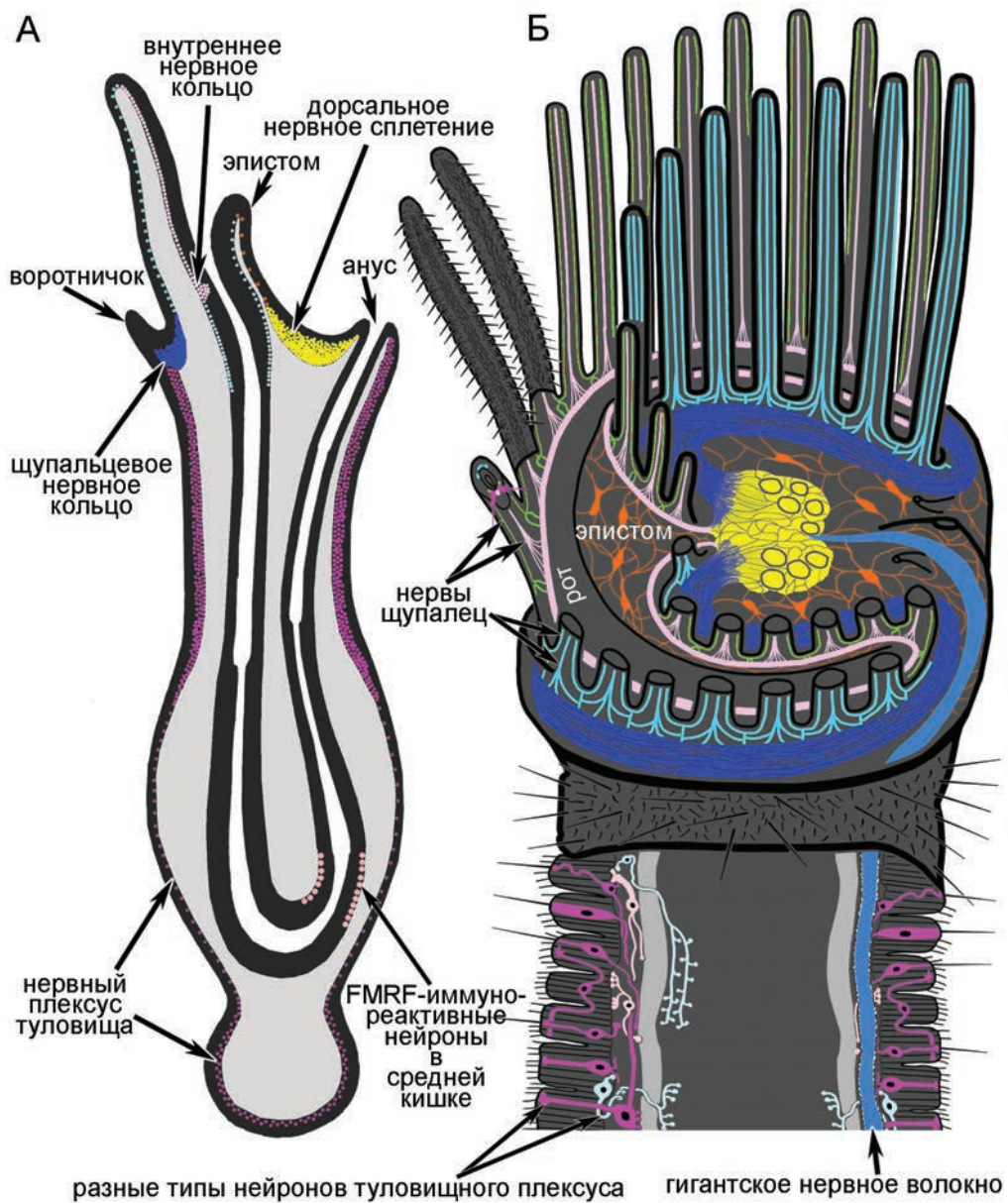


Рис. 10. Схемы строения нервной системы взрослых форонид. А — распределение нервных элементов вдоль тела животного: густота расположения точек отражает плотность нервной сети (относительное число нервных клеток на единицу площади покровного эпителия); Б — реконструкция анатомии и колокализации основных элементов нервной системы. Показан вариант отхождения латеро-фронтальных нервов щупалец от внутреннего нервного кольца (как у *Phoronis ovalis*).

от крупных групп межщупальцевых перикариев, которые никак не связаны с другими нервными элементами лофофора (рис. 11А). Группы межщупальцевых перикариев дают начало нервным трактам заходящим в соседние щупальца. Таким образом, латеро-фронтальные зоны соседних щупалец иннервируются из единого центра и работают согласованно. Появление групп межщупальцевых перикариев, возможно, связано с усложнением морфологии лофофора и появлением большего количества щупалец (у *P. australis* это число может достигать 1200). Группы межщупальцевых перикариев работают как автономные нервные центры, координирующие работы соседних щупалец. По периметру каждого щупальца проходит несколько перитонеальных нейритов (рис. 11Б). Это продольные отростки нервных клеток, имеющие светлую цитоплазму и содержащие крупные пучки продольно ориентированных микротрубочек. Интересно, что перитонеальные нейриты были обнаружены только в щупальцах лофофоральных животных. У брахиопод они происходят от специализированных клеток, расположенных в основании каждого щупальца. Их происхождение у форонид и у мшанок пока не установлено. Наличие перитонеальных нервов делает щупальца всех лофофорат исключительно похожими в пределах группы.

**Цитологическая организация и ультраструктура.** Все элементы нервной системы форонид залегают в толще покровного эпителия — интраэпидермально, организованы по общему плану и состоят как бы из нескольких ярусов (рис. 11В). Верхний ярус составляют тела эпителиальных клеток, образующих покровный эпителий. Согласно современным представлениям эти эпителиальные клетки, вероятно, являются клетками так называемой радиальной глии, поскольку в их длинных базальных отростках проходят пучки электронно-плотных промежуточных филаментов. Под телами эпидермальных клеток располагаются тела нервных клеток — перикарии нейронов. Типы перикариев различаются по особенностям ультраструктуры, размерам, ядерно-цитоплазматическому соотношению и т.д. В дорсальном эпителии многочисленны крупные перикарии с электронно-светлой цитоплазмой и округлым крупным ядром (мотонейроны), тогда как основу щупальцевого кольцевого сплетения составляют относительно небольшие перикарии с электронно-плотной цитоплазмой и неправильной формы ядром (чувствительные и вставочные нейроны). Под перикариями нейронов располагаются клетки, которые, возможно, выполняют питающую функцию для нервной ткани. Эти клетки формируют отростки, которые охватывают перикарии и пучки нервных волокон. Отростки этих питающих клеток содержат характерные крупные электронно-плотные включения овальной формы. Самый нижний слой составляют нервные отростки и отростки питающих клеток, которые формируют нейропил непосредственно над базальной пластинкой.

Нервная система взрослых форонид представляет собой один из наиболее ярких примеров плексусного типа организации нервного аппарата. У форонид нет ни ганглиев, ни настоящих нервных стволов. Вероятно, сохранение нервного плексуса у форонид отражает общую примитивность тканевой организации этих животных. Сходное строение демонстрирует нервная система ближайших родственников форонид — брахиопод, у которых так называемые ганглии образованы нейроэпителием или стратифицированным нейроэпителием. Возможно, плексусная интраэпидермальная организация нервной системы взрослых форонид яв-

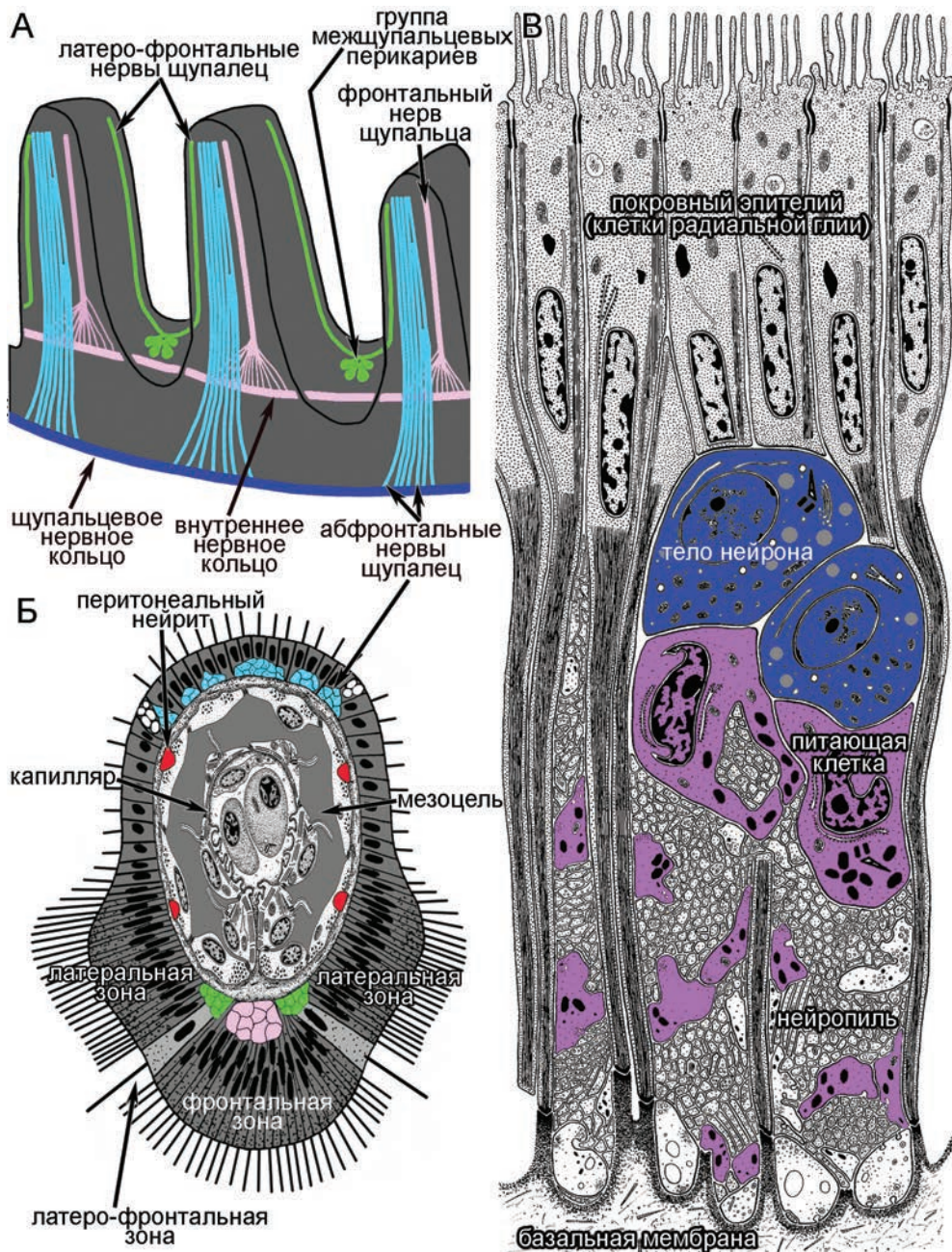


Рис. 11. Схемы иннервации щупалец и цитологической организации центральных элементов нервной системы. А — происхождение различных щупальцевых нервов от внутреннего и щупальцевого нервных колец и от групп межщупальцевых перикариев на примере *Phoronopsis harmeri*; Б — расположение нервов щупалец на поперечном срезе щупальца; В — цитологическая организация щупальцевого нервного кольца на примере *Phoronopsis harmeri*.

ляется отражением анцестрального для всех Bilateria паттерна организации нервной системы. С другой стороны, такая нервная система у форонид могла возникнуть вследствие малоподвижного сидячего образа жизни.

## Целом и целомическая выстилка

**Анатомия целомической системы.** У форонид выявлено два типа организации целомической системы: бипартитный и трипартитный. В случае трипартитного целома, а он достоверно выявлен у *Phoronis australis* и *Phoronopsis harmeri*, имеется протоцель, занимающий центральную часть эпистома, мезоцель, расположенный в основании лофофора и в щупальцах, и метацель — занимающий все червеобразное тело животного (рис. 12А). В случае бипартитного целома, который достоверно описан у *P. ovalis* и *P. muelleri*, имеется только мезо- и метацель, тогда как протоцель отсутствует. Поскольку протоцель (как и любая целомическая полость) выполняет в первую очередь опорную функцию, то его наличие важно для крупных структур, которые требуют гидроскелета. Именно такой структурой является эпистом у крупных форонид — *P. australis* и *Phoronopsis harmeri*. В случае с мелкими размерами эпистом не нуждается в существенной гидростатической поддержке, что приводит к редукции протоцеля. Действительно, у относительно мелких форонид *Phoronis ovalis* и *P. muelleri* эпистом лишен полости и полностью или частично зарастает мышечными клетками. Тот факт, что протоцель имеется у представителей двух родов *Phoronis* и *Phoronopsis*, вероятно, свидетельствует о том, что наличие протоцеля — это исходный для всех форонид признак, тогда как редукцию протоцеля следует рассматривать как вторичное явление, связанное с уменьшениями размеров тела животного и размеров его эпистома. При этом анцестральным для форонид следует рассматривать трехраздельный целом.

Мезоцель — щупальцевый или лофофоральный целом. Занимает все пространство основания лофофора и дает выросты в каждое щупальце. В анатомических описаниях конца XIX – начала XX века утверждается, что мезоцель парный и состоит из двух симметричных половинок, разделенных на оральной стороне лофофора мезентерием. В работах последних лет такой мезентерий не описан и у личинок мезоцель непарный.

Особое строение имеет у форонид туловищный целом — метацель (рис. 8). Это связано с наличием у форонид пять мезентериев, которые подразделяют полость туловищного целома на четыре камеры. Оральный мезентерий соединяет стенку тела и нисходящую ветвь кишечника. Анальный мезентерий проходит между восходящей ветвью кишечника и стенкой тела. Между собой ветви кишечника соединены интеринтестинальным мезентерием. Все вместе (оральный, анальный и интеринтестинальный) эти три мезентерия гомологичны дорсо-вентральному мезентерию типичных целомических Bilateria и подразделяют туловищный целом на правую и левую половинки. Кроме того, у форонид имеется правый и левый латеральные мезентерии, которые проходят между нисходящей ветвью кишечника и стенкой тела (правый латеральный мезентерий) и восходящей ветвью кишечника и стенкой тела (левый латеральный мезентерий). Латеральные мезентерии

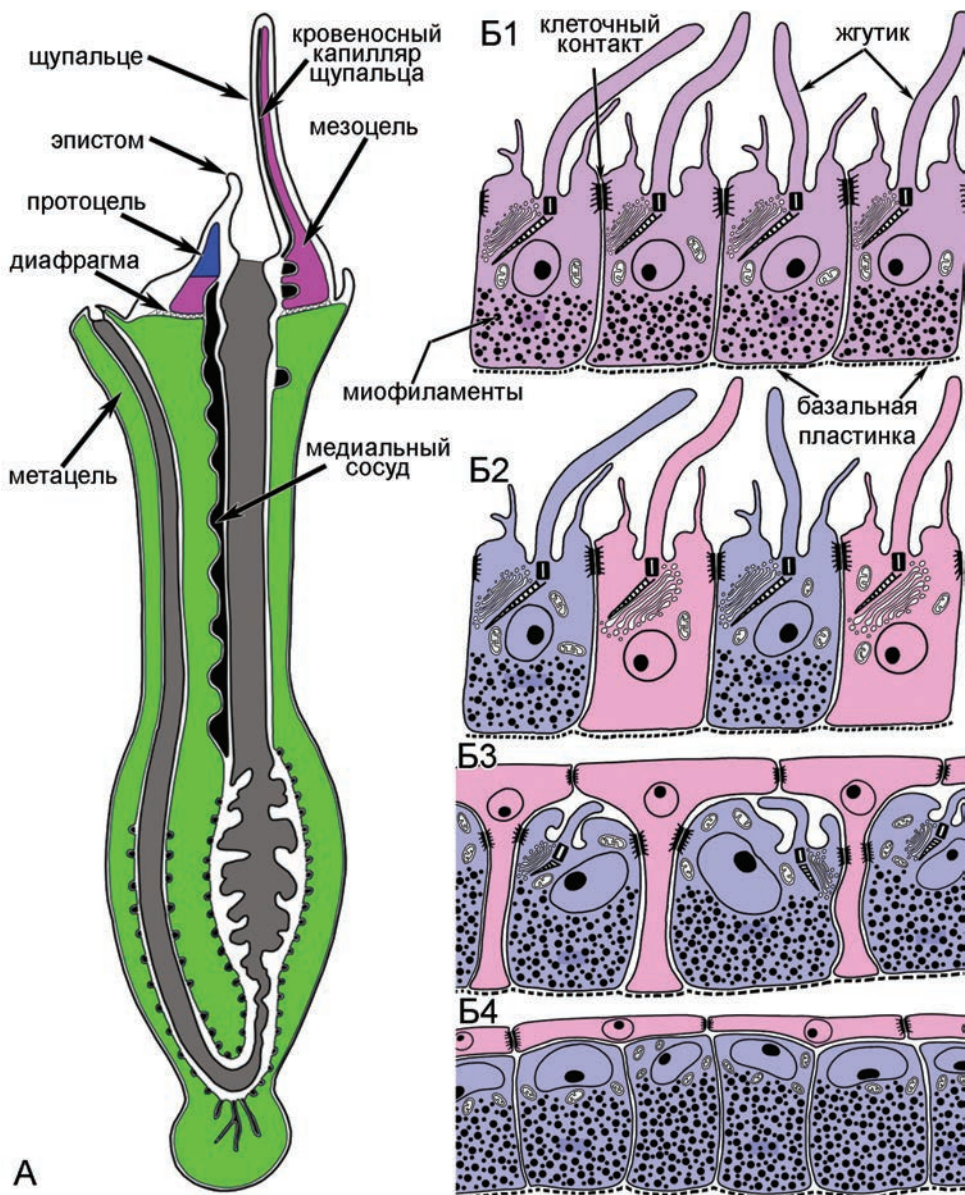


Рис. 12. Схемы организации целомической системы у форонид. А — общая схема расположения отделов целома на продольном срезе. Показан исходный для форонид трипартитный тип организации: видны протоцель, мезоцель и метацель. Черным цветом показаны кровеносные сосуды. Б — строение целомической выстилки: Б1 — сплошной мезоэпителий; Б2 — выстилка, состоящая из мезоэпителиальных (синие) и эпителиальных (розовые) клеток; Б3 — модификация эпителиальных и эпителиально-мышечных клеток; Б4 — выстилка, состоящая из специализированного целотелия, расположенного на поверхности специализированных мышечных клеток.

подразделяют туловищный целом на оральную и анальную половинки (рис. 8). Таким образом, туловищный целом подразделен на правую и левую оральные камеры и правую и левую анальные камеры. Интересно, что такую картину можно наблюдать на поперечном срезе переднего туловищного участка тела, тогда как в головном участке, заднем туловищном участке и в ампуле латеральные мезентерии отсутствуют.

Наличие пяти главных мезентериев: орального, анального, двух латеральных и интеринтестинального, — характерно для большинства известных видов форонид. Однако в отношении числа и расположения мезентериев форониды демонстрируют некоторое разнообразие. Так, у *Phoronis muelleri* почти на всем протяжении тела отсутствует левый латеральный мезентерий. У мелкого по размерам *P. ovalis* латеральные мезентерии отсутствуют вовсе и туловищный целом оказывается подразделенным только на левую и правую камеры. Для *P. vancouverensis* (синоним *P. ijimai*) описано отсутствие левого латерального мезентерия в заднем туловищном участке; метацель здесь оказывается подразделенным на три камеры: две передние и одну заднюю (то есть, правые оральную и анальную и левую).

Форониды обладают уникальным планом строения и организации целомической системы, что, вероятно, является результатом специфического онтогенеза и сидячего тубикольного образа жизни. Особенностью организации туловищного целома у форонид является его подразделение на четыре камеры и наличие кроме дорсо-вентрального мезентерия дополнительных латеральных мезентериев. Совокупность пяти мезентериев образует сложную систему, где количество составляющих ее элементов варьирует в разных участках тела. Так, у исследованных нами видов на всем протяжении тела присутствует только анальный мезентерий, который проходит в плоскости билатеральной симметрии животного. В ампуле имеется только один мезентерий — дорсо-вентральный (или анально-оральный), который в выше расположенных участках тела подразделяется ветвями пищеварительной трубки на оральный и анальный. Латеральные мезентерии появляются только в середине заднего туловищного участка тела. Полный набор из пяти мезентериев характерен лишь для переднего туловищного участка. Таким образом, число мезентериев увеличивается снизу вверх. Скорее всего, это связано с гидравлическим механизмом движений форонид. Именно ампула является резервуаром, принимающим целомическую жидкость из вышележащих участков туловища. Поскольку ампула характеризуется большим диапазоном изменения диаметра, в ней присутствуют не только вертикальные (то есть параллельные мезентериям), но и горизонтальные токи жидкости, перпендикулярные мезентериям. Вот почему число мезентериев в ампуле минимально. В то же время само существование латеральных мезентериев находит функциональное объяснение в необходимости дополнительной механической поддержки петлеобразного кишечника в условиях резких сокращений тела и соответствующих сильных токов целомической жидкости. Это функциональное объяснение, тем не менее, не снимает задачу выяснения природы латеральных мезентериев в сравнительно-эволюционном плане (см. ниже).

Наличие латеральных мезентериев — необычная черта строения, делающая форонид уникальными целомическими животными. Латеральные мезентерии обнаружены так же и у ближайших родственников форонид — у брахиопод. Более того, у брахиопод имеется не одна, а две пары латеральных мезентериев. Интересно, что в



обеих группах с латеральными мезентериями связаны воронки выделительных органов, как это имеет место, например, у типичных метамерных животных — аннелид. Согласно одной из трактовок формирования плана строения форонид латеральные мезентерии рассматриваются как остаток единого диссепимента, который имелся у гипотетического олигомерного предка форонид (см. ниже).

**Целомическая выстилка.** Форониды демонстрируют широкое разнообразие типов организации целомической выстилки (рис. 12Б). Наиболее простой тип организации — это выстилка, образованная эпителиально-мышечными жгутиковыми клетками. Такая целомическая выстилка характерна для кровеносных капилляров щупалец. Ее модификацией можно считать выстилку туловищного целома, которая у большинства форонид образована эпителиально-мышечными жгутиковыми клетками продольной мускулатуры. Эти клетки, имеют сильно расширенную апикальную часть, которая содержит ядро, миофиламенты и большинство органелл, и базальную часть, преобразованную в длинный вырост. Цитоплазма базального выроста укреплена тонофиламентами, а сам вырост тянется вдоль всей ленты продольной мускулатуры, проходит между клетками кольцевой мускулатуры и крепится к базальной пластинке неклеточного вещества при помощи протяженных полудесмосом. Еще одной модификацией простого типа организации целомической выстилки следует считать выстилку, образованную подоцитами. Подоциты — это эпителиально-мышечные жгутиковые клетки, базальная поверхность которых формирует крупные длинные отростки, распластанные по поверхности слоя неклеточного вещества. Такая выстилка характерна для некоторых кровеносных сосудов форонид. Более сложный тип целомической выстилки демонстрирует мезоцель, занимающий основание лофофора. Здесь выстилка образована эпителиальными и эпителиально-мышечными жгутиковыми клетками, которые соединены друг с другом десмосомами и чередуются, формируя единый слой. При этом эпителиальные клетки крепятся к базальной пластинке тонкими длинными базальными выростами, тогда как эпителиально-мышечные клетки — широким основанием, несущим полудесмосомы. У некоторых форонид (*Phoronis australis*) обнаружен настоящий целотелий, развитый в туловищном целома на поверхности клеток продольной мускулатуры. Целотелий образован тонкими отростчатыми клетками, цитоплазма которых несет множество везикул различного диаметра. Клетки соединены друг с другом десмосомами, расположенными на тонких отростках. Клетки целотелия контактируют с эпителиально-мышечными клетками продольной мускулатуры, однако не связаны с ними клеточными контактами.

Основой целомической выстилки форонид служат эпителиально-мышечные жгутиковые клетки, специализированными в разной степени: от уплощенных клеток на поверхности мезентерия и кишечника, до клеток, входящих в состав перьевидных мышц. Строение целомической выстилки форонид совпадает с тем вариантом, который считается наиболее примитивным для беспозвоночных — это жгутиковый миоэпителий. Именно такой тип организации должна иметь целомическая выстилка, примитивных Bilateria, непосредственно выводимая из эпителиально-мышечных клеток гастральной полости кишечнополостных согласно энтероцельной теории происхождения целома. Согласно энтероцельной теории, целом представляет собой обособившиеся периферические карманы гастральной полости кишечнополостных предков Bilateria. Элементы энтероцельной теории вошли краеугольным камнем в построения сравнительных анатомов, придерживающихся

различных взглядов в отношении других аспектов эволюции животного царства. Эпителиально-мышечные клетки в составе выстилки целома непосредственно граничащие с полостью тела известны для других лофофорат (например, брахиопод), некоторых аннелид (в том числе у мелких форм, а так же у погонофор, веститментифер), иглокожих, полухордовых, бесчерепных. При этом целомическая выстилка форонид представлена не просто мышечным миоэпителием, а жгутиковым миоэпителием, подобным миоэпителию, выстилающему гастральную полость кишечнополостных. Таким образом, в отношении организации стенки целома форониды ближе всего к общим предкам целомических животных.

## Пищеварительная система

**Анатомия пищеварительной системы.** У всех форонид пищеварительная система представлена U-образно изогнутым пищеварительным трактом, с которым не связаны никакие дополнительные структуры: слюнные железы или печеночные выросты (рис. 13А). Такая анатомическая простота компенсируется гистологической сложностью: у форонид можно выделить девять отделов пищеварительной трубки, гистологическое строение которых различается и свидетельствует о разнообразии выполняемых ими функций. Как и у всех Bilateria со сквозным кишечником пищеварительный тракт форонид может быть подразделен на эктодермальные переднюю и заднюю кишки и энтодермальную — среднюю. Каждый из этих отделов подразделен на зоны, выполняющие разные функции.

Ротовое отверстие ведет в относительно короткую глотку, в которой формируется пищевой комок. Глотка переходит в пищевод. На сагиттальном срезе глотка имеет трапециевидную форму; трапециевидная форма глотки позволяет предполагать, что в ее основании, там, где просвет глотки расширен, формируется пищевой комок. К вентральной стенке клапана прирастает диафрагма и прикрепляются множество тонких мышечных тяжей, связывающих клапан с оральной стенкой тела. Сокращения диафрагмы и тонких мышечных тяжей расширяет просвет клапана, в результате чего пищевой комок, направляемый биением жгутиков гастродермиса, переходит в пищевод. По сути, пищевод представляет собой мощный кольцевой сфинктер, отграничивающий глотку и преджелудок — следующую часть пищеварительного тракта. Преджелудок тянется до заднего туловищного участка тела и представляет собой относительно тонкостенную трубку, форма которой в поперечном сечении сильно изменчива. Вдоль анальной стороны преджелудка проходит ресничная борозда, образованная узкими веретенообразными клетками. В заднем туловищном участке преджелудок переходит в мешковидную часть пищеварительного тракта — желудок — самый большой по диаметру отдел пищеварительного тракта. Желудок выстлан высоким гастродермальным жгутиковым эпителием. В средней части желудка эпителий образует септы, вдающиеся в его просвет и образованные сильно вакуолизированными клетками. Часто в эпителии желудка можно видеть обширные вакуолизированные пространства, которые, как полагают некоторые исследователи, представляют собой временный пищеварительный синцитий. В заднем участке желудка пищевые массы окружаются подобием перитрофической мембраны.

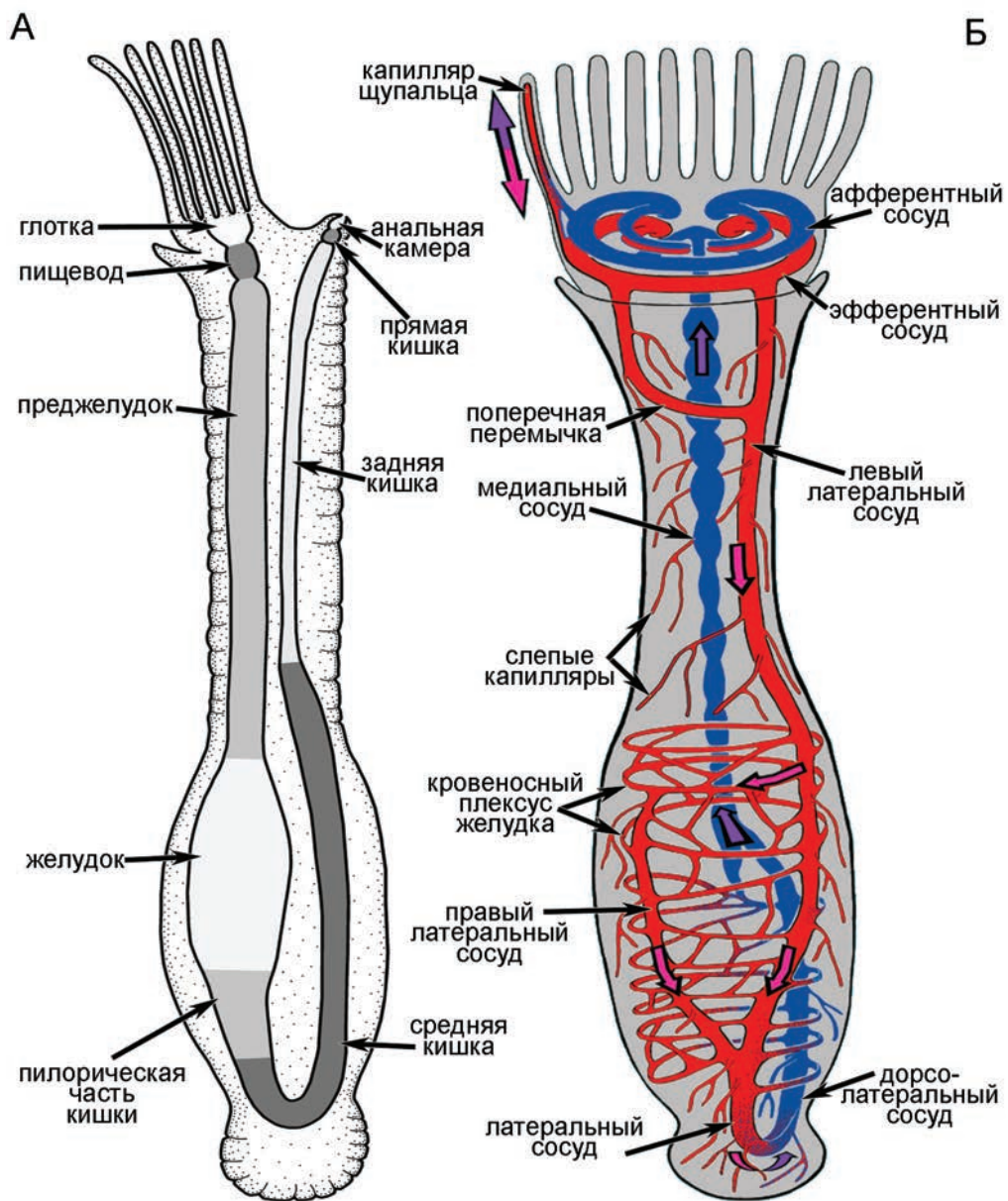


Рис. 13. Схемы строения пищеварительной (А) и кровеносной (Б) систем у флорид.

В задней трети заднего туловищного участка желудок переходит в следующий отдел пищеварительного тракта — пилорическую часть кишечника. Это конусовидный участок пищеварительной трубки, расширенный на границе с желудком и относительно узкий в месте перехода в среднюю кишку. Пилорическая часть характеризуется относительно небольшим диаметром, большой толщиной гастродермиса, практически полным отсутствием железистых клеток. Клетки расположены очень плотно и их ядра на гистологических срезах образуют темноокрашенный базальный слой эпителия части. В то же время апикальные части клеток, лишенные ядер, формируют слой, который на гистологических срезах выглядит светлым. Эпителий не образует складок, и просвет пилорической части выглядит на поперечных срезах ровным. Клетки пилорической части — бициллиарные, и их многочисленные жгутики образуют сплошной ресничный слой на поверхности эпителия.

Пилорическая часть кишечника переходит в среднюю кишку. Это относительно протяженная часть пищеварительной трубки, которая формирует неравноплечий U-образный изгиб, заходящий в вершину ампулы. Эта часть пищеварительного тракта поднимается вверх до переднего туловищного участка тела. Эпителий образован высокими столбчатыми клетками, ядра в которых имеют округлую форму, располагаются на разных уровнях и не образуют на гистологических срезах единого темноокрашенного слоя, как это характерно для эпителия пилорической части.

Средняя кишка переходит в заднюю, которая тянется вдоль всего переднего туловищного участка. Практически у всех форонид в поперечном сечении задняя кишка имеет трехгранную или трехлопастную форму. Вершины треугольника растягиваются тремя мезентериями: анальным, левым латеральным и интеринтестинальным. По этой специфической форме заднюю кишку просто опознать на гистологических срезах. В переднем участке тела форма поперечного сечения задней кишки меняется и становится вытянутой в орально-анальном направлении. Задняя кишка в переднем туловищном участке тела характеризуется небольшой толщиной выстилающего его эпителия — эпителий образован кубическими клетками с округлыми ядрами.

Прямая кишка представляет собой самый короткий участок пищеварительной трубки. Эпителий прямой кишки образован преимущественно железистыми клетками со слизистым содержимым. Задняя кишка отделена от прямой кишки отчетливым ректально-интестинальным клапаном, в области которого просвет кишечника резко сужается за счет скачкообразного увеличения толщины кишечного эпителия.

Последний участок пищеварительной трубки — анальная камера, которая представляет собой широко открытую во внешнюю среду полость внутри анального бугра. Размеры анальной камеры близки к размерам прямой кишки. Анальная камера отделена от прямой кишки мышечным сфинктером. Эпителий анальной камеры образован поддерживающими и железистыми клетками.

На ультраструктурном уровне в составе эпителия желудка обнаруживаются эпителиально-мышечные клетки. Они образуют базальные выросты, в которых проходят немногочисленные миофиламенты, ориентированные в кольцевом направлении. Наличие эпителиально-мышечных клеток в кишечнике форонид имеет большое филогенетическое значение. В классических сравнительно-

анатомических исследованиях форониды рассматриваются как центральная группа архицеломатных животных, непосредственно выводимая из гипотетического кишечнополостного предка. Эта трактовка основывается на особенностях общей анатомии и чертах развития в большей степени, чем на анализе гистологической и цитологической организации форонид. Наличие миофиламентов, обнаруженных нами в клетках кишечного эпителия форонид, позволяет сравнивать их энтодерму с эпителиально-мышечным эпителием гастральной полости кишечнополостных. Можно сказать, что по особенностям цитологической организации энтодермы форониды стоят ближе всех к кишечнополостным предкам Bilateria. Интересно, что в последнее время миофиламенты в клетках кишечника были обнаружены у полухордовых Правда, в клетках передней кишки *Saccoglossus mereschkowskii* миофиламенты образует мощную субапикальную сеть, тогда как у форонид сократимые филаменты в клетках кишечника залегают базально, как у кишечнополостных.

## Кровеносная система

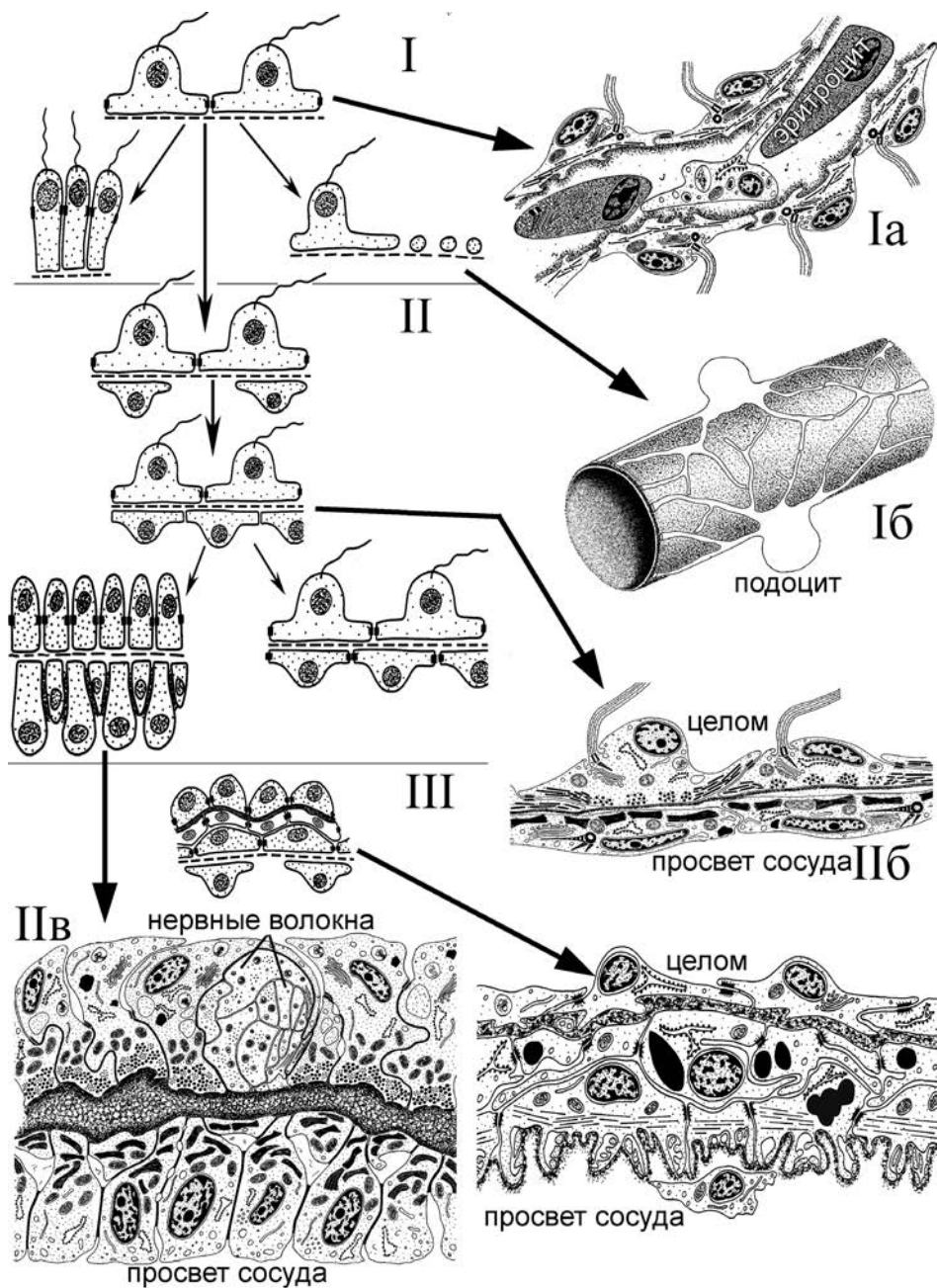
**Анатомия кровеносной системы.** У всех форонид имеется замкнутая сложная кровеносная система. Кровеносная система состоит из нисходящей и восходящей частей (рис. 13Б). Восходящая часть представлена медиальным кровеносным сосудом, по которому кровь движется от ампулы к лофофору. Медиальный кровеносный сосуд проходит в правой анальной камере туловищного целома и прилежит к восходящей ветви кишечника. На гистологических срезах медиальный кровеносный сосуд имеет очень узкий просвет и мускулистые стенки — он, вероятно, функционирует как пропульсаторный орган. Проходя диафрагму, медиальный сосуд Т-образно разветвляется и дает начало афферентному (приносящему) сосуду лофофора. Он повторяет форму лофофора и может иметь довольно сложную морфологию: он формирует оральную дугу, переходит на латеральные стороны, проходит вдоль внешнего круга щупалец и дает ветку, тянущуюся вдоль внутреннего ряда щупалец, вплоть до анальной стороны тела. Таким образом, есть основание афферентного кровеносного сосуда (Т-образное разветвление + оральная дуга) и две его крупные ветви, заходящие в каждую половинку лофофора. Крупные ветви афферентного сосуда проходят вдоль щупалец внешнего ряда и на конце руки лофофора дают более тонкие ветки, идущие вдоль щупалец внутреннего ряда. От афферентного кровеносного сосуда отходят короткие веточки в каждое щупальце. В щупальце имеется только один кровеносный капилляр и в нем кровь движется вверх и вниз за счет перистальтического сокращения стенки капилляра. Обогащенная кислородом кровь спускается к основанию щупальца и через короткий капилляр попадает в эфферентный (нисходящий) кровеносный сосуд лофофора. Он лежит под афферентным сосудом и повторяет его форму. От эфферентного лофофорального сосуда вниз тянутся два латеральных кровеносных сосуда — левый и правый. У большинства форонид правый латеральный сосуд (он проходит в правой оральной камере туловищного целома) имеется только в переднем туловищном участке. На уровне окончания пищевода через вентральную кровеносную комиссуру он вливается в левый латеральный сосуд, который проходит в левой оральной камере туловищного целома. У *Phoronis ovalis* правый ла-

теральный сосуд имеется на всем протяжении тела. В заднем туловищном участке тела левый латеральный сосуд дает густую сеть кровеносных капилляров, которые проходят между стенкой желудка и целомическим эпителием туловищного целома — это так называемая «чудесная сеть», которая имеется у многих животных с кровеносной системой. Капилляры чудесной сети, сливаясь, дают правый латеральный сосуд. В ампуле общий латеральный сосуд изгибается и дает начало восходящей ветви кровеносной системы. Эта ветвь начинается дорсолатеральным кровеносным сосудом, который проходит в левой камере целома вдоль восходящего колена пищеварительного тракта, и вокруг которого формируется кровеносный плексус. На уровне около 1/3 длины желудка дорсолатеральный сосуд огибает кишку дорсально и сливается с медиальным сосудом, который чуть раньше появляется за счет слияния мелких сосудов кровеносного плексуса. У большинства форонид от латерального сосуда на всем его протяжении отходят многочисленные слепозамкнутые кровеносные капилляры, которые могут быть ветвящимися или неветвящимися.

Анатомия кровеносной системы форонид хоть и выглядит своеобразной, но соответствует плану строения кровеносной системы целомических *Bilateria*. Медиальный кровеносный сосуд, по которому кровь движется от ампулы к лофофору, может быть гомологизирован с дорсальным кровеносным сосудом аннелид. Это подтверждается тем, что медиальный кровеносной сосуд выполняет функцию сердца, так же как и дорсальный кровеносный сосуд у аннелид. Латеральный кровеносный сосуд, по которому кровь движется от лофофора к ампуле, соответствует брюшному кровеносному сосуду аннелид. Представить себе формирование необычной анатомии кровеносной системы у форонид можно при изучении метаморфоза личинок — кровеносные сосуды как бы складываются, формируя U-образную конструкцию.

В самом простом случае стенки кровеносных сосудов образованы эпителиально-мышечными клетками целомической выстилки, которые подостланы базальной пластинкой (рис. 14). У форонид наблюдается большое разнообразие в строении стенки кровеносных сосудов. Так, некоторые участки латерального кровеносного сосуда образованы подоцитами, а в стенке медиального кровеносного сосуда является полная эндотелиальная выстилка.

Кровеносная система форонид по своей микроскопической организации соответствует классическим представлениям о природе кровеносных сосудов как полостей в толще основного вещества, разделяющего эпителии. Исходный тип организации стенки кровеносных сосудов у форонид — это слой внеклеточного вещества, обращенного к просвету сосуда, и наружный слой жгутиковых эпителиально-мышечных клеток целомического эпителия. Этот исходный тип допускает несколько вариантов и служит основой для эволюционных усложнений, главным из которых является появление эндотелиальной выстилки за счет оседания на слой внеклеточного матрикса амебоцитов. У форонид можно наблюдать все этапы формирования эндотелиальной выстилки — от отдельных эндотелиальных клеток до настоящего внутрисосудистого эпителия. В эндотелии может формироваться мощная мускулатура, которая входит как одно из главных составляющих в состав мышечной стенки пульсаторного органа кровеносной системы — «сердца» форонид.



*Рис. 14.* Схемы организации основных типов сосудистой стенки. I — двухслойная стенка (Ia — капилляры шупалец и латеральных сосудов, Iб — подоциты в стенке левого латерального сосуда). II — трехслойная стенка (IIб — афферентный лофофоральный сосуд, IIв — медиальный сосуд в переднем участке тела с пучком нервных волокон (нв)). III — шестислойная стенка медиального сосуда в переднем туловищном участке тела.

**Форменные элементы крови.** У форонид выявляются два типа форменных элементов крови: эритроциты и амебоциты. Эритроциты представляют собой круглые клетки диаметром 10 мкм с ацентричным крупным ядром, несущим ядрышко. Форма эритроцитов может сильно меняться. Так, в узких капиллярах щупалец и кровеносного плексуса желудка эритроциты приобретают вытянутую форму (рис. 14-IA). В эритроцитах форонид обнаруживаются рудименты жгутиков — базальное тело с отходящим от него коротким исчерченным корешком. Эта интересная особенность, свидетельствующая о происхождении эритроцитов от жгутиковых клеток. Эритроциты содержат гемоглобин, который состоит из четырех пептидных цепей с общей молекулярной массой 16 900 КД. Кислородная емкость крови у форонид (количество переносимого кровью  $O_2$ ) равна таковой у большинства позвоночных, а отношение объема крови к общему объему тела у форонид в два раза больше, чем у человека. Кроме эритроцитов в кровеносных сосудах форонид встречаются амебоциты. Это относительно крупные клетки, проявляющие признаки фагоцитарной активности. Считается, что и эритроциты, и амебоциты происходят от клеток эндотелиальной выстилки медиального кровеносного сосуда, однако, точно место гемопоэза у форонид не установлено.

## Выделительная система

**Анатомия выделительной системы.** В качестве выделительных органов у взрослых форонид функционирует пара метанефридиев, которые расположены в переднем участке тела, по обе стороны от восходящей части кишечника, сразу под диафрагмой. Нефридии имеют вид изогнутой трубки, один конец которой открывается ресничной воронкой в полость туловищного целома, другой — нефридиопором в окружающую среду.

Разнообразие в строении нефридиев у форонид очень велико, а детали строения являются важными определительными признаками при идентификации видов. Существенные вариации строения демонстрирует и воронка и канал нефридия. Можно выделить следующие типы нефридиев у форонид:

- 1) с одной восходящей ветвью и одной воронкой (рис. 15А, Б);
- 2) с изогнутой восходящей ветвью и двумя воронками: большей — анальной и меньшей — оральной (рис. 15В);
- 3) с двумя ветвями — восходящей и нисходящей — и одной воронкой (рис. 15Г–Е);
- 4) с высокими ветвями нефридиев, с нефридиопором, расположенным на внутренней стороне анального бугра, с двумя воронками, из которых оральная много больше анальной и имеет большие лопасти (рис. 15Ж).

Модификацией второго типа строения являются особые нефридии *Phoronis embryolabi* — у этого вида восходящая ветвь канала нефридия расширена в своей терминальной части возле нефридиопора. Эта модификация, вероятно, связана с особенностями репродуктивной биологии этого вида, для которого описано живорождение личинок.

Нефридии каждого типа демонстрируют вариации в строении в зависимости от сезона. Поскольку в период размножения метанефридии функционируют как гонодукты, то перед нерестом воронки нефридиев разрастаются, в том числе могут



появляться дополнительные воронки и ресничные лопасти, которые их окружают. У самок воронки нефридиев крупнее, чем у самцов, что связано с необходимостью выведения более крупных женских гамет.

Размеры и сложность организации выделительных органов сильно связаны с размерами самих форонид. Самые простые нефридии в виде воронки с коротким и почти выпрямленным каналом характерны для самой маленькой форонид *Phoronis ovalis*. Только у этой форониды нефридии не участвуют в выведении по-

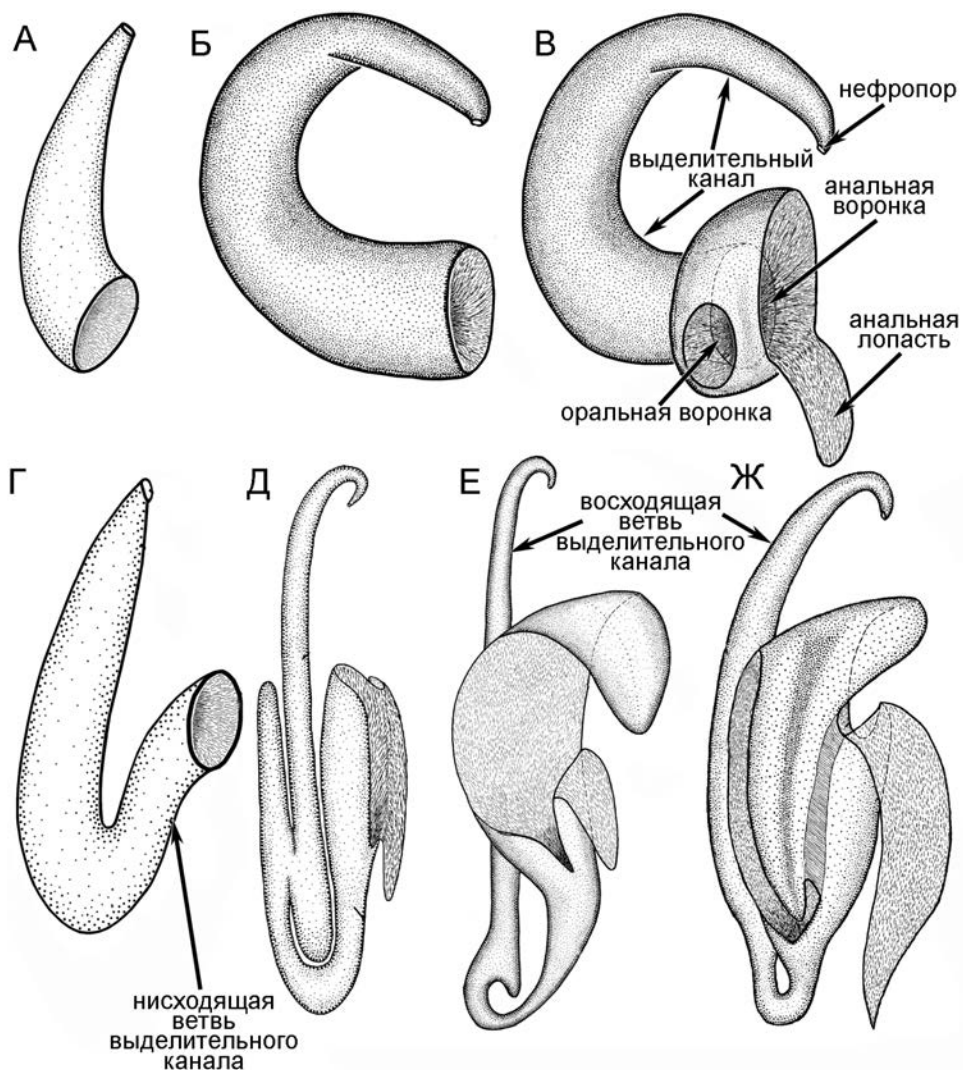


Рис. 15. Схемы строения нефридиев форонид. Реконструкции по сериям гистологических срезов. А — *Phoronis ovalis*; Б — *Phoronis svetlanae*; В — *Phoronis ijimai*; Г — *Phoronis psammophila*; Д — *Phoronopsis malakhovi*; Е — *Phoronopsis harmeri* (самцы); Ж — *P. harmeri* (самки).

ловых продуктов. Длина и степень изогнутости выделительного канала у других форонид коррелирует с размерами тела (самые длинные и сложноустроенные нефридии характерны для самых крупных форонид — *Phoronopsis californica*).

Выделительная функция метанефридиев форонид не доказана. Более того, относительно простое строение канала нефридия и отсутствие его связи с кровеносными капиллярами не позволяет предполагать, что в канале происходит вторичное всасывание. Возможно, продукты обмена удаляются через покровы, а мета-нефридии работают только как гонодукты.

## Половая система

**Вазоперитонеальная ткань.** У форонид нет оформленных гонад, и половые продукты в толще так называемой вазоперитонеальной ткани. Вазоперитонеальная ткань локализуется в заднем туловищном участке тела, окружая латеральные кровеносные сосуды, а так же нижнюю часть кишечника (желудок, пилорическую часть, почти всю среднюю кишку) (рис. 16А). Здесь вазоперитонеальная ткань занимает практически весь объем туловищного целома и ассоциирована с левым и правым латеральными сосудами, а так же с дорсо-латеральным сосудом (рис. 16Б). В переднем туловищном участке отдельные участки вазоперитонеальной ткани связаны с левым латеральным сосудом. Из-за преимущественной связи с левым латеральным сосудом в начальной части заднего туловищного участка масса вазоперитонеальной ткани имеет полулунную или подковообразную форму, ориентированную рогами к дорсальной стороне тела. Степень развития вазоперитонеальной ткани сильно зависит от времени года и связана с репродуктивным циклом форонид. Максимального развития вазоперитонеальная ткань достигает в период, предшествующий нересту (за один–два месяца). По мере развития в ткани половых клеток ее относительная масса снижается и больший объем пространства занимают ооциты и сперматиды.

На световом уровне вазоперитонеальная ткань выглядит как паренхиматозная структура, состоящая из крупных, иногда очень крупных (50–100 мкм) вакуолизированных клеток, содержащих многочисленные включения (рис. 15Б). Клетки вазоперитонеальной ткани на срезах образуют своего рода розетки вокруг кровеносных сосудов. Это связано с тем, что клетки вазоперитонеальной ткани дифференцируются из клеток целомической выстилки, образующих стенку кровеносных капилляров. Изменения гистологического строения вазоперитонеальной ткани связаны с различными этапами репродуктивного цикла: перед нерестом ее клетки имеют относительно небольшие размеры и небольшое количество включений. По мере созревания гамет клетки вазоперитонеальной ткани увеличиваются в размерах, формируют длинные тонкие выросты, окружающие созревающие гаметы, их цитоплазма заполняется многочисленными включениями. Во время нереста кластеры клеток вазоперитонеальной ткани отрываются от капилляров и вместе с гаметами выводятся в окружающую среду.

Вазоперитонеальная ткань выглядит специфическим образованием форонид. Однако, паренхиматозные ткани мезодермального происхождения, выполняющие запасующие функции и функции почки накопления широко распространены в жи-

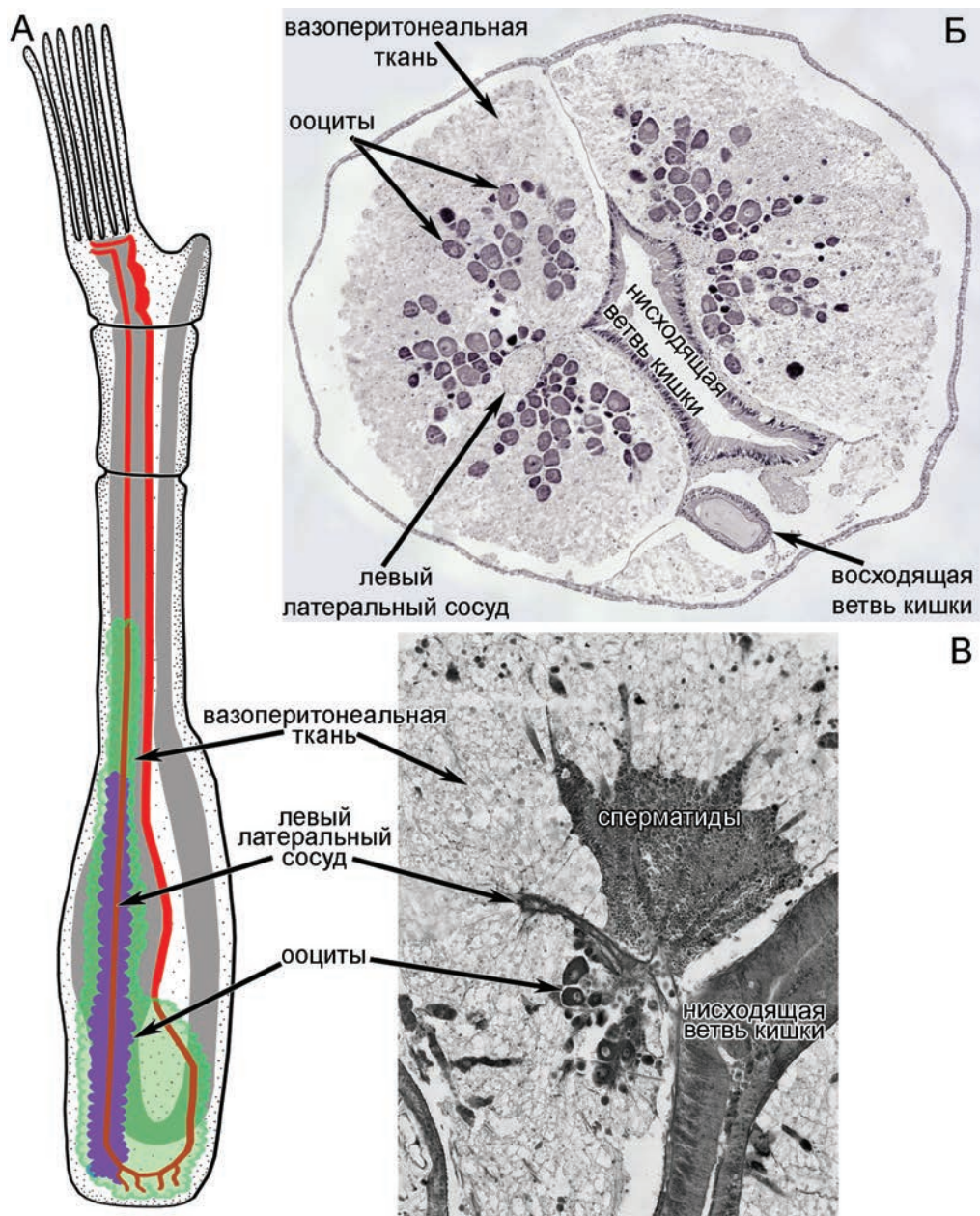


Рис. 16. Организация половой системы у форонид. А — положение вазопетритонеальной ткани и половых клеток в теле форониды (на примере *Phoronis embryolabi*); Б — поперечный гистологический срез через задний туловищный участок тела самки раздельнополого *Phoronopsis harmeri*; В — участок поперечного гистологического среза гермафродитного *Phoronis australis*.

вотном царстве. Сходное строение и происхождение имеют хлорогеновая ткань кольчатых червей, Кеберов орган двусторчатых моллюсков, жировое тело членистоногих.

У форонид клетки вазоперитонеальной ткани выступают в качестве вспомогательных для развивающихся половых клеток. Цикл развития вазоперитонеальной ткани совпадает с циклом развития половых клеток. Клетки вазоперитонеальной ткани образуют вокруг развивающихся половых продуктов подобие фолликулярной оболочки, но не являются настоящими фолликулами в том смысле, что не передают ооциту питательные вещества (см. ниже). Тем не менее, очевидная сезонность в развитии фолликулярной ткани говорит о ее участии в гаметогенезе. По особенностям ультраструктуры вазоперитонеальная ткань выглядит как запасующая ткань, поскольку клетки ее богаты разнообразными включениями. На поздних этапах развития в клетках вазоперитонеальной ткани появляются многочисленные фагосомы, которые, как можно предполагать, являются автофагосомами: в них происходит переваривание накопленных ранее включений. Возможно, клетки вазоперитонеальной ткани сначала накапливают питательные вещества в высокомолекулярной форме (цитологически это выражается в накоплении включений), а затем происходит лизис накопленных включений, низкомолекулярные вещества диффундируют в межклеточное пространство и становятся доступными для дифференцирующихся половых клеток. Возможно, впрочем, что вазоперитонеальная ткань в известной степени функционирует и как почка накопления. Во время нереста участки кровеносных капилляров и связанные с ним клетки вазоперитонеальной ткани выбрасываются наружу вместе с половыми продуктами. Таким образом, животное очищает организм от накопленных продуктов обмена и шлаков.

**Гаметогенез.** Среди форонид есть раздельнополые виды и виды-гермафродиты. У раздельнополых видов гаметы развиваются в заднем туловищном участке тела вокруг кровеносных капилляров правого и левого латеральных сосудов. Кроме того, половые продукты часто ассоциированы с дорсо-латеральным кровеносным сосудом. У видов гермафродитов и мужские и женские половые клетки развиваются на левом латеральном сосуде (рис. 16В). При этом сперматоциты развиваются на оральной стороне сосуда, тогда как ооциты — на анальной.

**Оогенез** у форонид изучен всего на двух видах и может быть охарактеризован как диффузный, фолликулярный, аутосинтетический (или гетеросинтетический). Половые клетки дифференцируются из клеток целомической выстилки, образующей стенки кровеносных капилляров (так же как и клетки вазоперитонеальной ткани). Растущие ооциты оказываются со всех сторон окружены клетками вазоперитонеальной ткани, которые формируют фолликул. При аутосинтетическом типе оогенеза ооциты самостоятельно продуцируют питательные вещества благодаря хорошо развитому синтетическому аппарату. При гетеросинтезе питательные вещества синтезируются как за счет собственного синтетического аппарата, так и за счет веществ, поступающих в ооцит извне. В том числе ооциты получают низкомолекулярные соединения, а так же, вероятно, рибосомы через цитоплазматические мостики, которые могут формироваться между фолликулярными клетками и растущим ооцитом.

**Сперматогенез** изучен только у одного вида форонид. В ходе созревания гаметы дифференцируются в зрелые спермии модифицированного типа. Такой тип

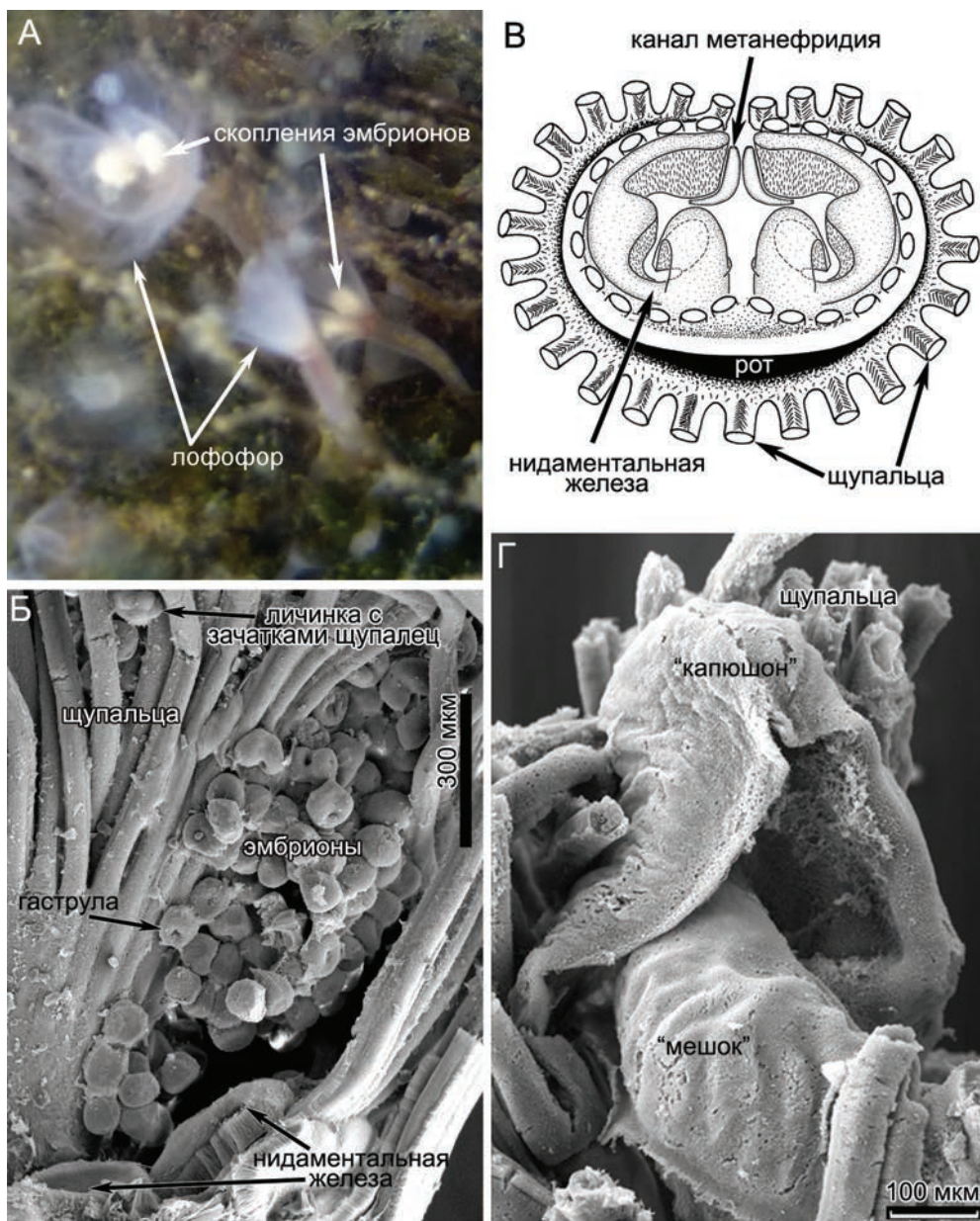


Рис. 17. Организация наружных половых органов у форонид. А — фотография живых *Phoronis ijimai*: видны парные скопления эмбрионов в кроне щупалец; Б — участок лофофора *Phoronis hippocrepia* (сканирующая электронная микроскопия): видная градация стадии развития эмбрионов от основания нидаментальной железы к дистальной части эмбрионального скопления; В — схема строения нидаментальной железы в лофофоре *Phoronis hippocrepia*; Г — морфология одного лофофрального органа у *Phoronopsis harmeri* (сканирующая электронная микроскопия).

свидетельствует об особенностях осеменения (см. ниже) и встречается у многих беспозвоночных с наружно-внутренним осеменением. Сперматозоид имеет V-образную форму. Одно плечо V образует подвижный жгут, другое — ядро и пара крупных митохондрий. На кончике V располагается вытянутая акросома и базальное тело жгута под ней. Необычной особенностью тонкого строения спермиев форонид следует считать наличие у них только одной (а не двух, как это характерно для спермиев большинства других многоклеточных) центриоли — базального тельца — в основании жгутика. Сходные, «одноцентриолярные» спермии описаны только у некоторых туникат. Интересно, что митохондрии расположены не вблизи кинетосомы жгута, как это имеет место в типичном случае, а смещены в терминальную часть одного из плечей V.

**Наружные половые органы.** Форониды обладают наружно-внутренним осеменением, в процессе которого одни особи передают другим сперматофоры. Такой характер осеменения возможен только потому, что в большинстве случаев форониды живут не поодиночке, а образуют поселения, где особи оказываются достаточно близко друг к другу, чтобы передать сперматофор. Подобная модификация процесса осеменения (по сравнению с примитивным для морских беспозвоночных наружным осеменением) неизбежно приводит к развитию наружных репродуктивных органов (рис. 17). Их появление как раз и связано с необходимостью формирования сперматофора, а так же с тем, что у целого ряда форонид (особенно это относится к сверлящим видам) оплодотворенные яйцеклетки развиваются в лофофоральной вогнутости (рис. 17А, Б).

**Лофофоральные органы** имеются у самцов раздельнополых видов и у видов-гермафродитов, вынашивающих яйца (рис. 17Г). Считается, что лофофоральные органы, служат для формирования сперматофоров (рис. 18А). Лофофоральные органы различаются по размеру на большие и маленькие и по обилию железистых клеток на железистые и пленчатые. Лофофоральные органы — это парные образования, расположенные симметрично на дне лофофоральной вогнутости. В строении лофофорального органа можно выделить две части: верхнюю и нижнюю. Верхняя часть располагается ближе к анальной стороне тела и имеет вид капюшона, то есть это складки, образующей обширную полость, которая сообщается с внешней средой широким отверстием. Основание верхней части очень широкое и охватывает нижнюю часть лофофорального органа, которая расположена ближе к оральной стороне тела и имеет форму мешка. Внутри мешка имеется обширная полость, где, вероятно, происходит формирование сперматофоров. Нижняя часть сообщается с внешней средой узкой продольной щелью, которая обращена в сторону отверстия нефридия. Кроме того, нижняя часть сообщается отверстием с верхней частью лофофорального органа. Сперматозоиды (или зрелые сперматиды) выходят из нефридиопоров и через узкую щель попадают в мешковидную часть лофофорального органа. Здесь сперматозоиды склеиваются секретом железистых клеток в сперматофоры, которые перемещаются в капюшонообразную верхнюю часть лофофорального органа. Сперматофор выводится через широкое отверстие верхней части лофофорального органа. Сперматофоры форонид имеют разное строение. Так, для одних видов описаны сперматофоры, снабженные слизистым парусом, который позволяет сперматофору парить в толще воды. У других видов сперматофор мо-



Рис. 18. Осеменение и дробление у форонид на примере *Phoronopsis harmeri*. Для рис. В–Г, Е–З дана направляющая стрелка, указывающая положение анимального и вегетативного полюса зародыша. А — сперматофор; Б — кластеры спермиев в полости туловищного целома самки; В — оплодотворенная яйцеклетка, вид сбоку (видны оболочка оплодотворения и полярное тельце); Г — стадия двух бластомеров, вид сбоку; Д — стадия четырех бластомеров, вид с анимального полюса; Е — стадия восьми бластомеров: анимальные бластомеры располагаются строго над вегетативными; Ж — четвертое деление дробления: борозды дробления проходят под углом к анимально-вегетативной оси зародыша; З — 16-клеточный зародыш, внутри которого имеется небольшая полость.

жет иметь форму плоского компактного пакетика и, вероятно, передается с лофофора одной особи на щупальца другой.

**Нидаментальные органы.** Нидаментальные железы имеются только у форонид, вынашивающих яйца в кроне щупалец. Они представляют собой сильно разросшийся эпителий абфронтальной стороны щупалец внутреннего ряда и эпителия дна лофофоральной вогнутости. Считается, что секрет нидаментальных желез склеивает развивающиеся яйца и эмбрионы между собой и прикрепляет их к щупальцам так, что образуются компактные скопления, которых может быть одно или два (рис. 17Б, В).

Нидаментальные железы форонид могут быть подразделены на три типа на основании различий образующего их эпителия:

- тип А: расположен на дне лофофоральной вогнутости и на внутренней поверхности щупалец;
- тип В: приурочен ко дну лофофоральной вогнутости и лежит около лофофоральных органов;
- тип С: образуется при слиянии внутреннего ряда щупалец и одного единственного скопления эмбрионов.

В целом нидаментальные железы форонид устроены по общему плану и различаются только размерами. Нидаментальные железы представляют собой парные образования, расположенные симметрично в лофофоральной вогнутости. В составе железы можно выделить три основные части. Ближе ко рту, в основании самых молодых щупалец, располагается мешковидная часть. Внутри мешковидной части имеется полость, которая сообщается с внешней средой через латеральное отверстие. Последнее имеет вид продольной щели и проходит вдоль внутренней боковой стороны мешковидной части от ее верхней четверти до основания. Вторая часть нидаментальной железы занимает среднее положение и прилежит к средним щупальцам внутреннего ряда. Третья часть — самая удаленная ото рта. Она расположена вдоль аборальных щупалец внутреннего ряда; это самая протяженная часть нидаментальной железы. Три части нидаментальной железы можно рассматривать как составляющие единого органа, поскольку все они имеют общее основание. Три упомянутых части нидаментальной железы разделены двумя поперечными узкими желобками, в центр которых открываются отверстия выделительных органов — нефридиопоры.

Обилие железистых клеток в эпителии нидаментальных желез и лофофоральных органов, вероятно, связано с формированием эмбриональных скоплений и сложных сперматофоров. Эти клетки хорошо видны на световом уровне и их обилие отмечается в работах разных исследователей.

В отдельных случаях можно сопоставить некоторые типы железистых образований, описанные в литературе, с железистыми клетками, найденными у *Phoronopsis harmeri*. Так, железистые клетки, обнаруженные нами в эпителии лофофорального органа, были описаны разными исследователями в эпителии щупалец и переднего туловищного участка у *Phoronis psammophila*, *P. australis*, *Phoronopsis harmeri*. Согласно биохимическим исследованиям, эти клетки содержат кислый слизистый секрет и, вероятно, служат для склеивания сперматозоидов, попавших в полость лофофоральных органов.

По своему происхождению нидаментальные железы и лофофоральные органы — это результат разрастания эпителия дна лофофоральной вогнутости и аб-



фронтального эпителия щупалец внутреннего ряда. Хотя в литературе нидаментальные железы и лофофоральные органы, как правило, рассматриваются отдельно и даже как разные органы, есть основания считать, что это один и тот же орган, разные части которого дифференцированы в большей или меньшей степени.

Как описано выше, нидаментальные железы с каждой стороны подразделяются на три части, при этом первая часть (мешковидная, расположенная орально), вероятно, является гомологом нижней части лофофорального органа. Лофофоральные органы имеются только у самцов и состоят из двух частей. Нижняя часть лофофорального органа — гомолог оральной части нидаментальной железы. Что касается верхней части лофофорального органа, то она является гомологом разросшейся третьей (аборальной) части нидаментальной железы.

У гермафродитных видов нидаментальные железы, вероятно, выполняют две функции. Они выделяют секрет, склеивающий эмбрионы в эмбриональные скопления. В то же время, первая (оральная) часть, как можно предполагать, принимает участие в формировании сперматофоров. Соответственно по своему расположению, строению и гистологии она сходна с нижней частью лофофорального органа самцов раздельнополых видов.

У раздельнополых видов самки не имеют ни нидаментальных желез, ни, естественно, лофофоральных органов. Отсутствие нидаментальных желез у таких видов связано с тем, что оплодотворенные яйцеклетки не вынашиваются в лофофоральной вогнутости, а выбрасываются в толщу воды, где проходит все эмбриональное развитие. Однако и у этих видов осеменение наружно-внутреннее и лофофоральные органы у самцов имеются, выполняя функцию формирования сперматофора. Исходя из анализа взаимного расположения отверстий метанефридиев, узкой продольной щели нижней части и отверстия верхней части, можно предположить, что формирование сперматофоров происходит следующим образом. Сперматиды, выброшенные через отверстия нефридиев, биением жгутиков направляются к продольной щели нижней части лофофорального органа, откуда попадают в ее полость. В эту полость открываются протоки многочисленных одноклеточных желез, которые, вероятно, продуцируют вещество сперматофора. Сформированный в полости нижней части сперматофор через отверстие между двумя частями лофофорального органа переходят в широкую полость верхней части и оттуда попадают на щупальца.

Бросающиеся в глаза различия в организации наружных репродуктивных органов у гермафродитных и раздельнополых видов должны соответствовать различиям в строении сперматофоров, которые формируются при участии лофофоральных органов. Так оно и есть на самом деле. Сперматофоры гермафродитных видов, у которых лофофоральные органы представляют собой модифицированную оральную часть нидаментальных желез, представляют собой компактные яйцевидные структуры. У самцов раздельнополых видов со сложно устроенными лофофоральными органами сперматофоры устроены гораздо сложнее и у некоторых видов состоят из двух частей: сферической части, содержащей упакованные сперматозоиды, и длинного спирального паруса. Различия в строении лофофоральных органов и организации сперматофоров коррелируют с особенностями биологии гермафродитных и раздельнополых видов. Гермафродитные виды — это преимущественно некрупные сверлящие формы, образующие плот-

ные, но очень локальные поселения (поселение форонид на одной раковине, например). При осеменении сперматофоры просто передаются с лофофора одной особи на лофофор другой. Раздельнополые виды включают наиболее крупные представители форонид, это в основном формы, обитающие в мягком грунте. Благодаря спиральному парусу их сперматофоры способны парить в толще воды и могут переноситься на некоторое расстояние. Это обеспечивает перенос сперматофора не только на соседние, но и на удаленные особи, что особенно важно для видов, обитающих в мягких осадках и образующих протяженные поселения большой площади.

# Размножение и развитие форонид

**Осеменение и нерест.** В настоящее время можно считать доказанным, что форониды обладают наружно-внутренним осеменением. Как сперматозоиды проникают в тело самки, до сих пор остается загадкой. Раньше считалось, что у форонид в щупальцах имеются отверстия, сообщающиеся с окружающей средой (по аналогии с мшанками). Однако, таких отверстий обнаружено не было. Наиболее вероятно, что спермии проникают в тело самки через метанефридии. При этом предполагается, что биение ресничек клеток канала нефридия меняется на реверсивное. Таким образом, сперматофор, попавший на крону щупалец другой особи, подвергается воздействию секрета железистых клеток (каких — неизвестно), в результате чего распадается на кластеры сперматозоидов (рис. 18Б), затем эти кластеры засасываются через нефридиопоры внутрь туловищного целома и такими крупными скоплениями мигрируют в задний туловищный участок тела, где и происходит оплодотворение.

Оплодотворенные яйцеклетки поднимаются вверх к воронкам метанефридиев и выводятся в окружающую среду. Считается, что соприкосновение с морской водой является триггером, запускающим процесс дробления яйца. Однако, для нескольких видов форонид описаны случаи, когда в полости тела или в каналах нефридиев обнаруживали эмбрионы на стадии 2, 4 и 8 бластомеров. Более того, у одного из недавно описанных видов форонид (*Phoronis embryolabi*) все эмбриональное развитие протекает в полости тела материнского организма.

Нерест у форонид, как правило, длится несколько дней, однако, есть форониды, которые выбрасывают все яйца за один раз или виды, которые продуцируют десятки и сотни яиц в течении длительного времени — 2–3 месяцев. Для форонид характерно различное количество выметываемых яиц. Это число зависит от размеров животного и может колебаться от нескольких десятков до десятков тысяч.

**Репродуктивные паттерны и стратегии.** Репродуктивные паттерны — это характерные для тех или иных видов совокупности особенностей размножения — тип осеменения, тип оогенеза, вынашивания (если есть) и личинки. Репродуктивные стратегии — это способ вложить ресурсы в размножение. Выделяют две основные репродуктивные стратегии: ресурсы вкладываются либо только в яйца без заботы о потомстве (с планктотрофией), либо и в яйца, и в вынашивание, что связано с появлением специализированных нидаментальных желез, особого поведения и матротрофии. Во втором случае личинки чаще непитающиеся. Смешанные стратегии — как у *Phoronis embryolabi* — характеризуются признаками обеих стратегий.

Исходя из этих определений, у форонид можно выделить три репродуктивные стратегии и пять различных репродуктивных паттернов.

Репродуктивный паттерн № 1 характерен для большинства форонид. Они продуцирует большое количество относительно мелких яиц (до 90 мкм в диаметре), которые выбрасываются в воду и из которых развиваются «актинотрохи — тип 1», которые могут жить в планктоне 3–3,5 месяца (см. ниже).

Репродуктивный паттерн № 2 характерен для четырех видов форонид, вынашивающих яйца в кроне шупалец. Эти форониды продуцируют 100–400 относительно крупных яиц (диаметром около 100–110 мкм) (рис. 17Б). В ходе развития формируются личинки «актинотрохи — тип 2», которые живут в планктоне от 3 недель до 1,5 месяцев.

Репродуктивный паттерн № 3 описан у *Phoronis ovalis*, который продуцирует 40 довольно крупных яиц (диаметром 130 мкм). Яйца вынашиваются в трубке матери, которая на это время теряет лофофор и не питается. В результате развития формируются лецитотрофные личинки, которые живут не более 9 дней.

Репродуктивный паттерн № 4 характерен для *Phoronis embryolabi*, который продуцирует тысячи мелких яиц (диаметром 60 мкм). Яйца и эмбрионы развиваются внутри в целом материной особи до стадии молодой личинки. Эмбрионы и личинки питаются путем гистофагии, гистротрофии, пиноцитозом и фагоцитозом. Нерест происходит сформированными личинками «актинотроха — тип 3», которые живут в планктоне около 3 недель.

Репродуктивный паттерн № 5 характерен для одного вида — *Phoronopsis albomaculata*, который вынашивает относительно крупные яйца (диаметром около 100 мкм) в своей трубке. Компетентная личинка у этого вида не описана, но предположительно относится к «актинотроха — тип 1».

**Репродуктивный паттерн № 1.** Все развитие — от стадии яйца до метаморфоза — протекает в толще воды (рис. 18В–З). Рассмотрим особенности этого паттерна на примере *Phoronopsis harmeri*. Только что вышедшие в воду яйца *P. harmeri* из залива Восток Японского моря имеют диаметр 90 мкм и окружены прозрачной слегка сморщенной оболочкой толщиной 7–9 мкм. Спустя 10–15 мин контуры оболочки разглаживаются. По некоторым данным тот же вид, обитающий у побережья островов Сан Хуан (атлантическое побережье Северной Америки), нерестится яйцами размер которых составляет 60 мкм.

Первое деление дробления протекает в меридиональном направлении и слегка неравномерно: один из бластомеров немного крупнее другого. Неравномерность первого деления известна и для некоторых других видов форонид. Зачастую бластомеры отходят друг от друга, растягивая оболочку яйца, а затем опять сходятся. Промежуток между делениями составляет 20–24 мин. Борозды второго деления дробления также располагаются в меридиональном направлении. Начало второго деления в двух бластомерах может не совпадать, так что на короткое время может возникать стадия трех бластомеров (обычно первым начинает делиться меньший бластомер).

Третье деление слегка асинхронно. Борозды третьего деления дробления располагаются экваториально. Расположение 8 бластомеров типично для радиального дробления: четыре анимальных бластомера лежат строго над четырьмя вегетативными (рис. 18Е). Имеются сведения, что у *Phoronis muelleri* борозды третьего деления дробления проходят под некоторым углом (от 0 до 45°) к анимально-вегетативной оси зародыша (рис. 18Ж). В результате этого получившиеся анимальные и вегетативные бластомеры оказываются расположенными не строго друг над другом, а смещены относительно друг друга на некоторый угол. Некоторыми авторами эта особенность дробления трактуется как признак спирального дробления и используется как эмбриологическое подтверждение родства форонид и типичных Spiralia.

Четвертое и последующие деления протекают асинхронно: как правило, анимальные клетки опережают вегетативные. Борозды четвертого деления закладываются меридионально, однако уже в процесс деления бластомеры раздвигаются так, что внутри зародыша появляется полость (рис. 183). При этом борозды, разделяющие сестринские клетки, располагаются под углом к анимально-вегетативной оси, и правильное радиальное расположение бластомеров нарушается. Наличие полости позволяет характеризовать 16-клеточную стадию развития как бластомерную бластулу. Борозды пятого и последующих делений дробления закладываются как широтные, при этом бластомеры раздвигаются, формируя обширную полость бластоцеля.

На стадии около 1000 клеток на их поверхности появляются жгутики, и бластула начинает двигаться. Бластула *Phoronopsis harmeri* имеет форму правильного шара диаметром 260–270 мкм. На анимальном полюсе стенка бластулы имеет толщину 40–50 мкм, а на вегетативном 120–140 мкм. У *Phoronis muelleri* бластула слегка вытянута в направлении анимально-вегетативной оси, а клеточная стенка бластулы очень тонкая — ее толщина не превышает 10 мкм, однако и у *P. muelleri* заметна разница в толщине эпителия анимального и вегетативного полюсов. Все клетки бластулы несут жгутики. Сначала жгутики выглядят одинаковыми по всему периметру бластулы. Однако уже через 12 ч после начала дробления у бластулы *Phoronopsis harmeri* становится заметен хохолок более длинных ресничек на анимальном полюсе. Этот хохолок представляет собой зачаток теменного султанчика. Бластулы плавают анимальным полюсом вперед (тем, на котором расположен теменной султанчик), вращаясь вокруг анимально-вегетативной оси. У *Phoronis muelleri* теменная пластинка становится заметна на стадии ранней гастролы.

Первым признаком гастрюляции является уплощение поверхности бластулы на вегетативном полюсе — формирование так называемой «вегетативной пластинки» (рис. 19А). Гастрюляция протекает путем инвагинации. Одновременно с гастрюляцией происходит изменение формы зародыша. Апикальный пучок ресничек смещается вперед, а сама анимальная поверхность уплощается, формируя «анимальное плато» (рис. 19Б). Бластопор первоначально представляет собой небольшое округлое отверстие в центре вегетативной поверхности зародыша (рис. 19В). Затем бластопор вытягивается в переднезаднем направлении (рис. 19Г–Д). При этом бластопор занимает почти всю заднюю половину брюшной (=вегетативной) поверхности зародыша. Боковые края бластопора начинают сближаться, и он замыкается сзади наперед (рис. 19Е). Сохранившееся от бластопора отверстие, соответствующее его передней части, становится ртом.

На стадии вытянутого бластопора на его переднем крае формируется зачаток мезодермальных клеток. Это — клетки, выселившиеся в полость бластоцеля из передней стенки архентерона. Сначала передний мезодермальный зачаток представляет собой плотную массу клеток (рис. 19Б). Позднее, клетки расплываются на поверхности эпителия передней части зародыша и они образуют подковообразную массу, охватывающую переднюю часть архентерона спереди и с боков (рис. 19Ж, З). От концов подковы вниз, в посторальную часть зародыша вдоль его латеральных сторон тянутся два тяжа мезодермальных клеток (рис. 19З, И). Это так называемый передний целомический зачаток. Клетки передней мезодермы дают начало целомической выстилке протоцеля и мезоцеля, а так же мускулатуру

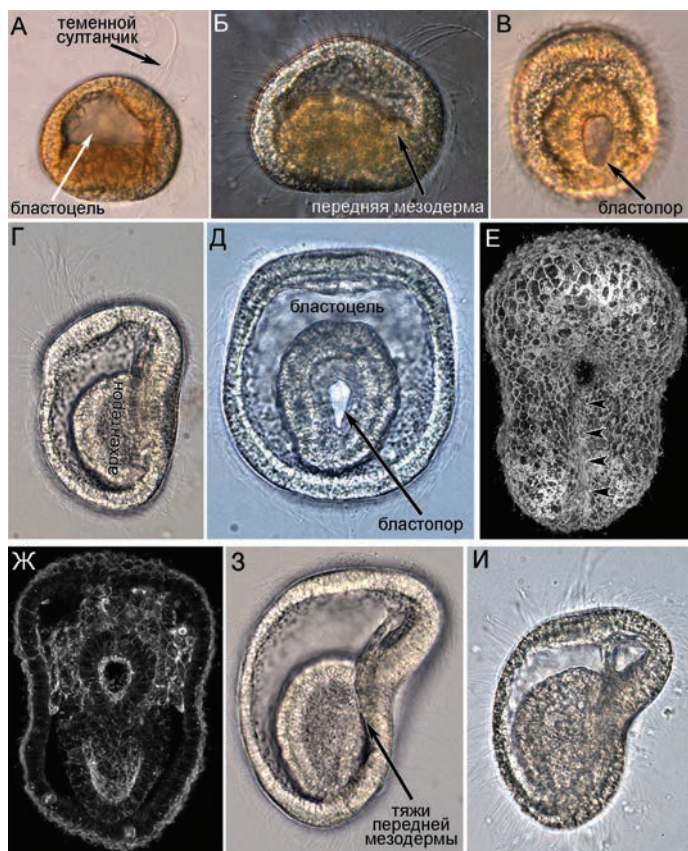


Рис. 19. Гастрюляция и формирование целомической мезодермы у *Phoronopsis harmeri*. А–Д, З–И — фотографии живых животных; световая микроскопия; Е, Ж — фиксированные эмбрионы, окрашенные фаллоидином, конъюгированным с флюорохромом; конфокальная лазерная сканирующая микроскопия. А — ранняя гастрюла (вид сбоку) с длинным теменным султанчиком, смещенной вперед апикальной пластинкой, обширным бластоцелем и уплощенной бластодермой вегетативного полюса; Б — следующая стадия, вид сбоку, показаны архентерон, крупная апикальная пластинка, зачаток передней мезодермы; В — та же стадия со стороны вентрального полюса, показаны архентерон и вытянутый бластопор; Г — поздняя гастрюла с теменным султанчиком на переднем конце тела, небольшим бластоцелем, и клетками, иммигрировавшими из переднего мезодермального зачатка. Вид сбоку, вентральная сторона — справа; Д — поздняя гастрюла (вид с дорсальной стороны), видны теменная пластинка, архентерон и бластопор, начавший замыкаться сзади наперед; Е — та же стадия с вентральной стороны, 3D-реконструкция, сделанная в программе Amira. Показаны бластопор и вентральный желобок (наконечники), проходящий вдоль линии замыкания бластопора; Ж — Z-проекция нескольких слайдов из середины стопки, видно скопление мезодермальных клеток и бластопор; З — поздняя гастрюла с обширным бластоцелем в передней части тела, архентероном и двумя латеральными рядами клеток, выселившихся из стенки архентерона (вид сбоку); И — следующая стадия с замкнутой полостью преддротового целома, теменным султанчиком и архентероном.

головной лопасти и щупальцевого региона личинки. Мускулатура формируется на стадии поздней гастролы (рис. 20А–В). Сначала формируются мышцы вокруг пищевода и в передней части зародыша, которая станет преоральной лопастью.

Передняя часть личинки увеличивается в размерах, приобретая из-за большого объема бластоцеля пузыревидную форму (рис. 19И, 20А). Предротовая часть нависает над ротовым отверстием спереди, формируя зачаточную головную лопасть. Нижняя (т.е. нависающая над ртом) поверхность головной лопасти уплощается, в результате чего головная лопасть постепенно приобретает характерную форму капюшона. При этом формируется уплощенное воронкообразное углубление — вестибулум, переходящий в пищевод, заднее отверстие которого (кардиальный сфинктер) представляет собой остаток бластопора. По сути, бластопор вдавливается внутрь тела личинки. На границе эктодермального и энтодермального отделов пищеварительного тракта формируется клапан — кардиальный сфинктер. Энтодермальная часть пищеварительного тракта первоначально имеет мешковидную форму. Затем на заднем конце энтодермального мешка появляется выступ, направленный к эктодерме заднего конца тела — пилорическая часть. Одновременно, навстречу ему формируется неглубокое впячивание эктодермы — зачаток задней кишки. При слиянии обоих впячиваний формируется сквозной кишечник.

В этот же период происходит закладка протонефридиев (рис. 20Г–И). Протонефридии закладываются единым зачатком, который представляет собой глубокое впячивание эктодермы впереди ануса (рис. 20Г, Ж). Затем у зачатка появляются две ветви, огибающие кишечник (рис. 20Д, З). Из эпителия дистальных концов этих ветвей в полость бластоцеля выдвигаются отдельные веретенovidные клетки, которые становятся соленоцитами. После этого единый зачаток разделяется на две трубочки — пару протонефридиев (рис. 20Е, И).

Ко времени формирования сквозного кишечника у личинки образуются ресничные шнуры. Предротовой ресничный шнур проходит вдоль края преоральной лопасти и имеет форму подковы, края которой разомкнуты на спинной стороне тела. Посторальный ресничный шнур спускается по боковым сторонам тела наклонно и у молодых личинок проходит очень низко впереди ануса. У молодой личинки имеется обширное оральное поле (между входом в вестибулум и вентральной частью посторального ресничного шнура). С внутренней стороны к эктодерме орального поля прилегают многочисленные мезодермальные клетки звездчатой формы. Они происходят от двух симметричных тяжей мезодермальных клеток переднего мезодермального зачатка. Позже именно они сформируют выстилку щупальцевого целома.

Формирование заднего мезодермального зачатка у *Phoronopsis harmeri* начинается на стадии молодой актинотрохи (рис. 21А, Б). На первых этапах задний мезодермальный зачаток имеет вид небольшого бугорка, расположенного на границе средней и задней кишки с дорсальной стороны. Постепенно этот бугорок растет, увеличивается в размерах, в нем появляется полость, связанная с полостью кишечника. Затем задний мезодермальный зачаток отшнуровывается и приобретает форму подковы, огибающей кишечник с дорсальной стороны и с боков (рис. 21В, Г). На более поздних стадиях две ветви подковы метацеля встречаются на брюшной стороне, где образуется вентральный мезентерий. Задний мезодермальный зачаток даст начало туловищному целому.

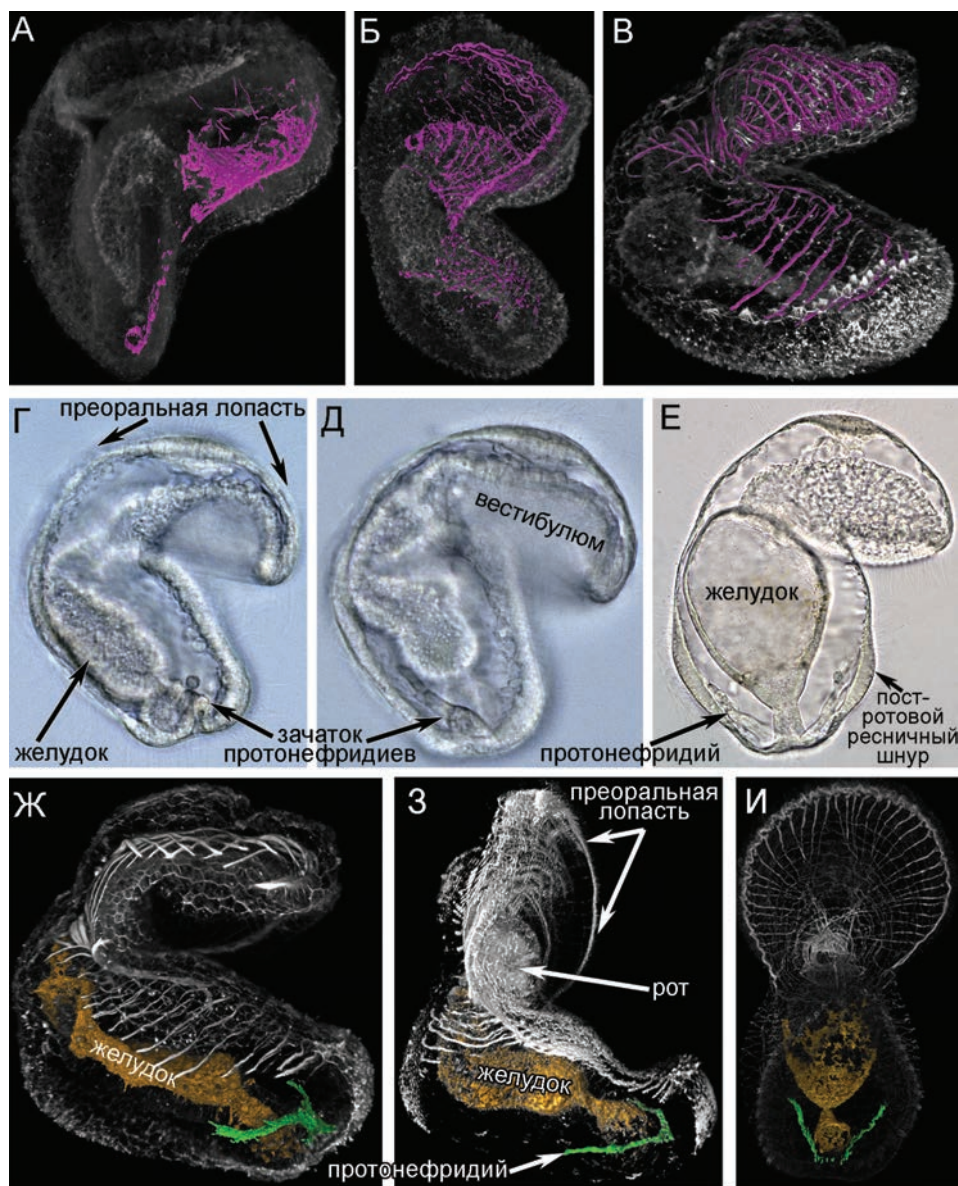


Рис. 20. Некоторые детали позднего эмбрионального развития форонид на примере *Phoronopsis harmeri*. А–В, Ж–И — объемная реконструкция эмбрионов после окрашивания фаллоидином, конъюгированным с флюорохромом; Г–Е — фотографии живых эмбрионов. А–В — последовательные стадии формирования мускулатуры эмбриона (мышечные клетки показаны розовым); Г–И — последовательные стадии формирования прото nephридиев: Г, Ж — закладка прото nephридиев единым зачатком, Д, З — подразделение единого прото nephридия на основание и две ветви, Е, И — обособление двух ветвей прото nephридия.



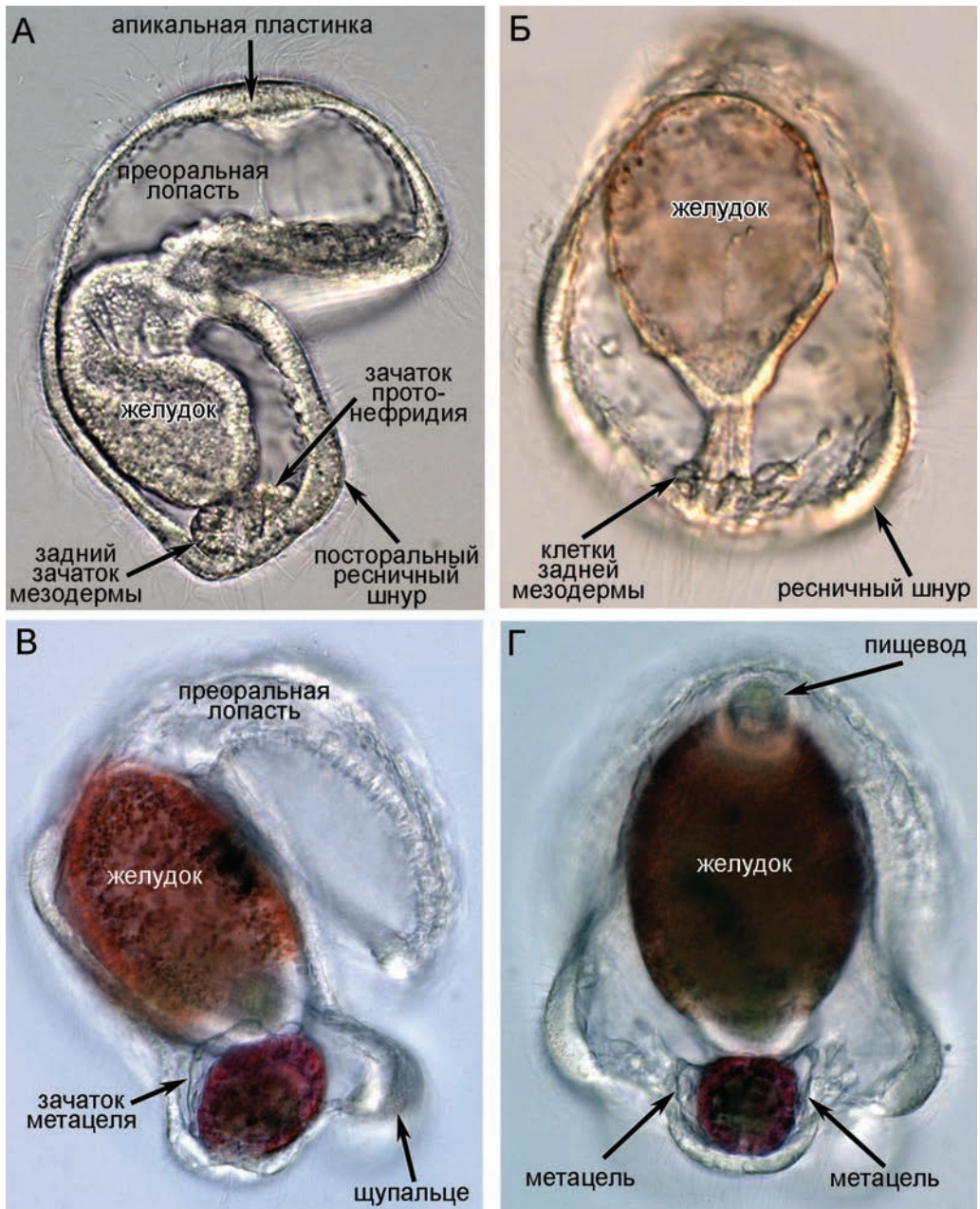


Рис. 21. Некоторые стадии формирования задней целомической мезодермы; фотографии живых личинок *Phoronopsis harmeri*. Фотографии живых личинок, световая микроскопия. А — поздняя гастрала, вид сбоку, вентральная сторона справа; Б — шестидневная личинка, вид сзади; В — девятидневная личинка, вид сбоку; Г — та же личинка, вид сзади.

Молодая личинка *Phoronopsis harmeri* имеет Г-образную форму из-за крупной преоральной лопасти. В ходе личиночного развития удлиняется та часть тела, которая находится под посторальным ресничным щнуром, появляется телотрох, закладываются щупальца (рис. 20В). Личинка увеличивается в размерах. Компетентная (готовая к метаморфозу) личинка «актинотроха — тип 1» имеет крупные размеры тела (больше 1 мм), прозрачные покровы, длинные многочисленные щупальца (больше 20). Личинки плавают медленно, напоминая по характеру движения личинок иглокожих и полухордовых.

**Репродуктивный паттерн № 2.** Развитие эмбрионов происходит в эмбриональных скоплениях, в кроне щупалец материнского организма. У всех видов, для которых характерно развитие в эмбриональных скоплениях, вышедшие наружу оплодотворенные яйцеклетки склеиваются друг с другом секретом специализированных нидаментальных желез. Тем же секретом эмбрионы приклеиваются к щупальцам и дну лофофоральной вогнутости. Склеенные эмбрионы формируют скопления, которых может быть одно (*Phoronis psammophila*) или два (*P. ijimai*, *P. hippocrepia*, *P. australis*). Число эмбрионов в скоплении колеблется от 7 до 70. Яйца выметываются в основание скопления таким образом, что по мере развития эмбрионы постепенно продвигаются вверх и сформированные личинки оказываются на вершинах скоплений. Развитие в скоплениях идет до стадии сформированной актинотрохи, которая отрывается от скопления и уплывает. Оплодотворенные яйцеклетки обычно имеют неправильную форму, определяемую давлением соседних эмбрионов. Диаметр яиц — около 100 мкм, они богаты желтком и практически непрозрачны.

Самые ранние стадии, которые удается обнаружить в эмбриональных скоплениях *Phoronis ijimai* — это стадии первого и второго делений созревания. На срезах через оплодотворенную яйцеклетку различимы женский и мужской пронуклеусы. Первый располагается на периферии клетки у клеточной мембраны, а второй, часто представленный группой плотных глобул, лежит в толще цитоплазмы. В дальнейшем пронуклеусы сближаются и располагаются на периферии клетки, окруженные светлым участком цитоплазмы, лишенным желточных гранул. По окончании первого и второго делений созревания формируются два полярных тельца, которые сначала обнаруживаются вблизи ядра зиготы, под клеточной мембраной, а затем отделяются и располагаются рядом друг с другом, слегка приподнятой тонкую оболочку, которой окружено яйцо.

Борозда первого деления дробления проходит в меридиональном направлении. Первое деление дробления равномерное и два бластомера выглядят приблизительно равными по объему. Борозды второго деления дробления также проходят в меридиональных направлениях. Начало второго деления в двух бластомерах может не совпадать, так что на короткое время может даже возникать стадия трех бластомеров. Четыре бластомера приблизительно равны по размерам. Третье деление дробления проходит в экваториальной плоскости, в результате, чего зародыш оказывается состоящим из восьми равных по размерам бластомеров. Расположение бластомеров соответствует закономерностям радиального дробления: анимальные бластомеры лежат строго над вегетативными. Однако, согласно некоторым данным на стадии восьми бластомеров у зародыша заметна разница в размерах между вегетативными и анимальными клетками: первые немного больше,

чем вторые. Кроме того, анимальные бластомеры располагаются не строго над вегетативными, а смещены относительно них на некоторый угол.

Борозды четвертого деления дробления располагаются в меридиональном направлении приблизительно параллельно друг другу. В результате эмбрион вытягивается в направлении, перпендикулярном анимально-вегетативной оси и плоскости четвертого деления, приобретая двулучевую симметрию. Размеры бластомеров на 16-клеточной стадии примерно равны. Борозды пятого деления дробления ориентированы в меридиональном направлении, они приблизительно параллельны друг другу и перпендикулярны бороздам четвертого деления. 32-клеточный эмбрион имеет вид двухслойной пластинки, состоящей из двух половин: анимальной и вегетативной, каждая из которых содержит по 16 клеток. Такая форма эмбриона обнаруживается и у *Phoronis hippocrepia* и сохраняется на более поздних стадиях развития, по меньшей мере, до 128–264-клеточной стадии.

На стадиях дробления между бластомерами нет заметных промежутков. Даже на стадии нескольких сот бластомеров зародыши, в большинстве случаев, сохраняют уплощенную форму. Поскольку эмбрионы, в большинстве случаев, лишены полости бластоцеля (точнее, она представлена щелевидным пространством между анимальной и вегетативной пластинками клеток), соответствующую стадию следует классифицировать как стерробластулу.

На начальных этапах гастрюляции темпы делений клеток анимального полюса значительно отстают от темпов деления бластомеров вегетативного полюса зародыша, в результате чего последние приобретают колбовидную форму и оказываются слегка вдвинутыми внутрь зародыша. У *Phoronis psammophila* перед началом гастрюляции образуется так называемое «плато гастрюлы». На более поздних стадиях большое значение играет изгибание зародыша, который оказывается состоящим из выпуклого слоя эктодермы и вогнутого слоя энтодермы. Затем образуется глубокое энтодермальное впячивание, формирование которого, вероятно, следует рассматривать как результат инвагинации. Таким образом, в гастрюляции участвует несколько процессов: вращение (точнее, вдвигание) энтодермальных клеток, изгибание уплощенного зародыша и инвагинация. Бластопор первоначально имеет округлую, а зетам щелевидную форму, располагаясь в центре вегетативной половины зародыша. Боковые края бластопора сближаются и от него остается отверстие на переднем конце зародыша, которое позднее становится ротовым отверстием личинки.

Мезодерма зародыша формируется из двух зачатков: переднего и заднего. Передняя мезодерма формируется за счет выселения клеток из передней части архентерона. Этот процесс начинается на стадии формирования щелевидного бластопора и продолжается во время его замыкания. Некоторые клетки передней части архентерона делятся и мигрируют из стенки архентерона в бластоцель передней части эмбриона. Эти клетки оседают изнутри на поверхность базальных мембран экто- и энтодермы, формируя выстилку головной лопасти. Задние концы щелевидного зачатка распространяются вдоль правой и левой стороны тела между экто- и энтодермой, проникая примерно до половины длины зародыша.

У *Phoronis ijimai* зачаток задней мезодермы впервые появляется у почти сформированной личинки. Задняя часть кишечника (там, где последний соединяется с эктодермой заднего конца тела) образует непарное выпячивание. Это выпячива-

ние представляет собой вырост дорсальной стенки кишечника и сохраняет эпителиальное строение. На более поздних стадиях этот зачаток отшнуровывается от кишки и дает начало выстилке туловищного целома.

Изменения формы зародыша при формировании личинки сопровождаются неравномерным ростом различных частей эмбриона. Предротовая часть эмбриона разрастается и дает начало головной лопасти, по мере развития все сильнее нависающей над ртом. В центре головной лопасти формируется утолщение эктодермы — зачаток апикальной пластинки, которая по мере роста головной лопасти также смещается вперед.

Из небольшого эктодермального впячивания образуется задняя кишка, которая соединяется с архентероном и кишечник становится сквозным. С дорсолатеральных сторон от ануса образуются парные впячивания эктодермы — это зачатки каналов протонефридиев.

Только что оторвавшиеся от скоплений эмбрионов личинки *Phoronis ijimai* имеют характерную Г-образную форму. На этой стадии у личинки имеются два ресничных шнура: преоральный, проходящий вдоль края преоральной лопасти, и посторальный, идущий по брюшной и боковым сторонам тела позади рта. Вдоль посторального шнура у личинки формируются парные выросты — щупальца.

Личинки имеют характерную окраску, благодаря пигментации черного эпидермиса орального поля (ото рта до посторального шнура). В центре преоральной лопасти располагается апикальный пучок ресничек, подстланный утолщением эктодермы. На этой стадии личинки имеют прозрачные покровы, что позволяет различить особенности анатомической организации личинки. Под нависающей головной лопастью личинки имеется обширный вестибулум, который, сужаясь, переходит в ротовое отверстие. Рот не имеет четкой границы и продолжается в сужающийся пищевод. На границе пищевода и желудка располагается хорошо выраженный кардиальный клапан — это место остатка бластопора. Утолщенные стенки желудка содержат желточные включения. Под желудком различима пилорическая часть, в которой формируются фикальные шнуры. Короткая задняя кишка соединяет среднюю кишку с внешней средой. Туловищный целом представлен небольшим пузырьком вокруг задней кишки.

Компетентные «актинотрохи — тип 2» имеют относительно небольшие размеры тела (до 1 мм; обычно 0,8 мм), плотные непрозрачные покровы. Щупальца у них относительно короткие, а их число не превышает 20 (обычно 14–16). Плавают такие актинотрохи быстро и по характеру движения напоминают трохофор некоторых полихет.

**Репродуктивный паттерн № 3.** Этот тип развития характерен только для одного вида форонид — *Phoronis ovalis*. Это один из самых мелких видов форонид, длина тела самых крупных его представителей не превышает 1,5 см. Эти крошки продуцируют немногочисленные крупные богатые желтком яйца, диаметр которых составляет 130 мкм. Развитие этого вида было подробно изучено и описано в двух работах, одна из которых выполнена на световом уровне, другая — на электронно-микроскопическом. *P. ovalis* — гермафродитный вид. Как происходит осеменение и является ли оно перекрестным или самооплодотворением не известно. Перед откладкой яиц происходит аутономия переднего конца тела со щупальцами. Через образовавшееся отверстие из полости туловищного целома вы-

ходят уже оплодотворенные яйцеклетки. Яйца приклеиваются изнутри к стенкам трубки, где и происходит их развитие.

На стадии гастролы эмбрион покидает трубку материнского животного. Начиная с этой стадии можно проследить внешние изменения морфологии эмбриона. Гастрולה имеет овальную форму и слегка сплюснута в дорсо-вентральном направлении. Она покрыта равномерным ресничным покровом и движется, как турбеллярия, за счет бичения ресничек. На нижней уплощенной стороне гастролы различается рот и тянущаяся от него кзади бороздка, соответствующая линии замыкания бластопора. Через два дня после того, как личинка покинула трубку материнского организма, на ее переднем конце формируется довольно крупное вздутие в виде обода или дуги. Вероятно, эта часть личинки соответствует преоральной лопасти других актинотрох. В это же время на заднем конце личинки образуется небольшое выпячивание, в основании которого прорывается анус. На 3–4-й день личинка увеличивается в размерах за счет роста переднего вздутия и заднего выпячивания. Через семь дней после выхода личинки из трубки материнской особи она прикрепляется к субстрату (раковина того же моллюска, в толще которого живет и материнский организм) брюшной стороной и принимает форму полушария. В таком состоянии личинка приступает к метаморфозу и через некоторое время превращается во взрослое животное.

**Репродуктивный паттерн № 4.** Этот тип развития был выявлен у недавно описанного *Phoronis embryolabi*. Половозрелые особи этого вида живут в норах роющих креветок и имеют длину тела 8–12 мм и диаметр 0,5 мм. При вскрытии живых особей в полости тела обнаруживаются эмбрионы на стадиях ранней гастролы, поздней гастролы и ранней актинотрохи (рис. 22А). Все найденные эмбрионы снабжены ресничками и активно плавают. На срезах, сделанных через тело взрослого животного, можно обнаружить различные стадии эмбрионального развития. Эмбрионы на ранних стадиях развития обнаруживаются в ампуле и заднем туловищном отделе тела, тогда как ранние личинки равномерно распределены по всей полости тела. Личинки и эмбрионы могут располагаться среди клеток вазоперитонеальной ткани и между кровеносными капиллярами, но никаких специализированных структур, связывающих развивающиеся эмбрионы и материнские ткани, не обнаруживается. В головном участке тела личинки сосредоточены в анальной камере туловищного целома, где они плотно прижаты друг к другу и часто сильно деформированы. Некоторые личинки обнаруживаются в просвете воронок нефридиев, через которые, вероятно, и происходит нерест.

Ранние гастролы имеют шарообразную, слегка сплюснутую с анимального полюса форму. Их высота, измеренная от бластопора до анимального полюса, составляет 40 мкм, ширина — 60 мкм. У ранних гастрол бластодерма вегетативного полюса сильно утолщена, вероятно, гастрология протекает по типу эпиболии. Поздние гастролы сильно сплюснуты в направлении анимально-вегетативной оси. Их высота составляет 50 мкм, ширина — 80 мкм. Эктодерма анимального полюса образована кубическими клетками, тогда как гастродерма и ectoderma латеральных сторон гастролы сформирована высоким столбчатым эпителием. Гастролы сохраняют обширный бластоцель, в полости которого обнаруживаются крупные мезодермальные клетки. На стадии поздней гастролы эмбрион имеет хорошо развитую нервную систему, в которой можно выявить апикальный орган и нервы, постилающие предротовой и посторальный ресничные шнуры.

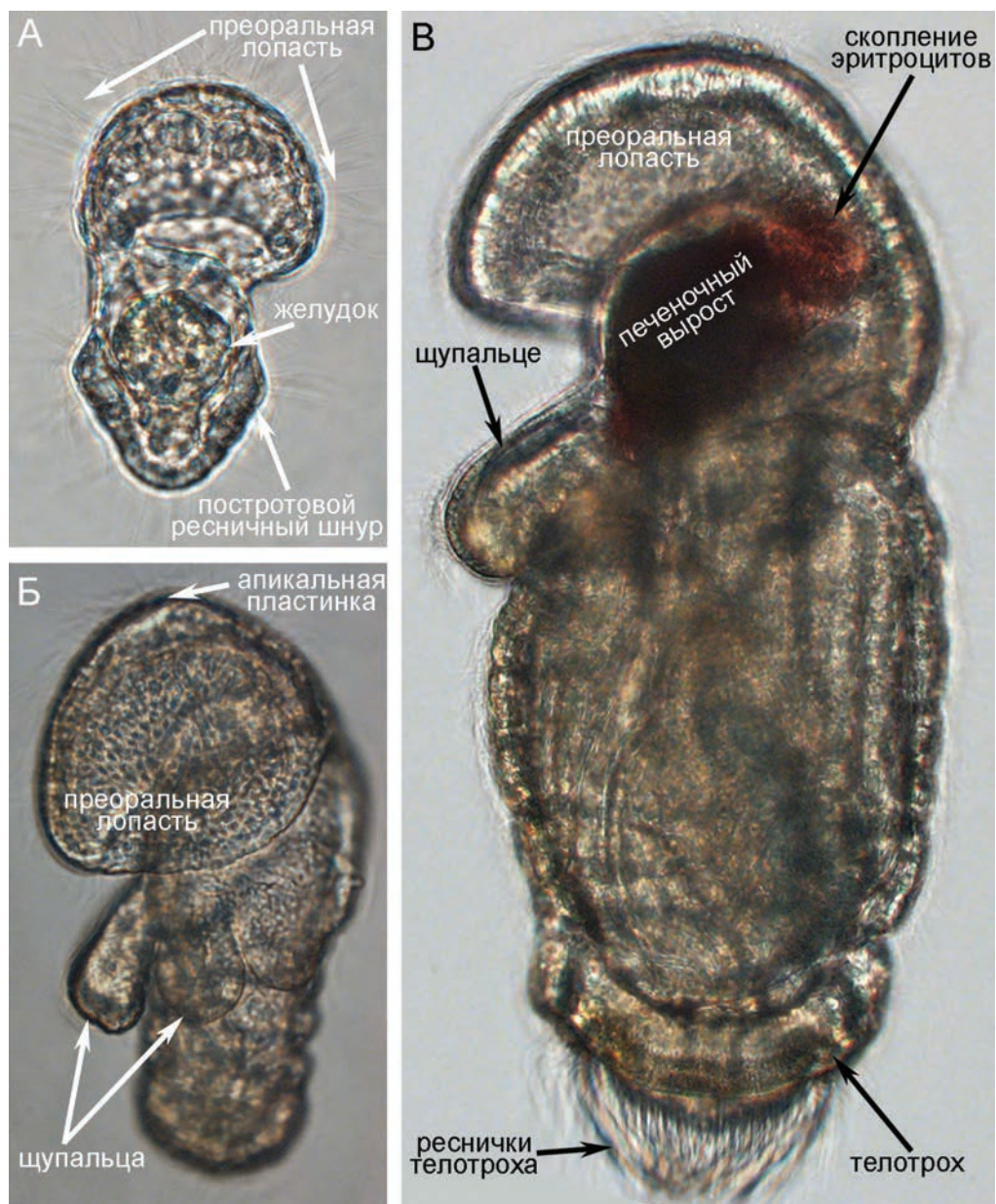


Рис. 22. Стадии личиночного развития *Phoronis embryolabi*; фотографии живых животных. А — молодая личинка, вышедшая из материнского организма; Б — личинка среднего возраста из планктонной пробы; В — компетентная личинка из планктонной пробы.

У ранних актинотрох длина тела, измеренная от апикальной пластинки до заднего конца тела, составляет около 120 мкм. Крупная преоральная лопасть формирует обширное пространство вестибулома. В центре преоральной лопасти располагается апикальная пластинка, образованная утолщенным эпителием. В полости преоральной лопасти проходят радиальные тяжи крупных клеток, которые не формируют замкнутой целомической полости. Пищеварительный тракт дифференцирован на короткий пищевод, объемистый желудок с пилорической частью и проктодеум. Проктодеум представляет собой впячивание эпидермиса заднего конца тела. Крупные клетки щупальцевого участка тела формируют мускулатуру этого отдела тела личинки.

На всех стадиях развития эмбрионы поглощают питательные вещества из целома материнского организма. У бластул и гаструл имеются достоверные признаки абсорботрофии (она же гистотрофия) — это транспорт низкомолекулярных веществ через клеточную мембрану за счет пассивной диффузии (facilitated diffusion) или разных вариантов активного транспорта. Указанием на этот способ питания является наличие микровиллярной короны клеток у ранних эмбрионов. Кроме того ранние эмбрионы могут питаться пиноцитозом. У сформированных актинотрох со сквозным кишечником к абсорботрофии и пиноцитозу добавляются еще два способа питания. Это гистофагия — заглатывание материнских клеток из полости тела (это спермии, ооциты, эритроциты, выпавшие из кровеносных капилляров, и т.д.). И четвертый способ питания личинки — это фагоцитоз, когда клетки материнского организма фагоцитируются клетками покровов личинки.

Из полости тела материнского организма личинки выводятся через метанефридии. Личинка живет в планктоне около трех недель (рис. 22Б, В). Перед метаморфозом личинка имеет длину тела 400 мкм — это самые мелкие компетентные актинотрохи среди форонид. У личинки имеется всего восемь очень коротких щупалец. Покровы тела плотные, непрозрачные (рис. 22В). Личинки быстро плавают в планктоне, вращаясь вокруг передне-задней оси. По характеру движения напоминают трохофор некоторых аннелид. Из-за особенностей морфологии личинок *Phoronis embryolabi* выделяют как отдельный тип «актинотроха — тип 3».

Развитие *Phoronis embryolabi*, обитающего в норах креветок, резко отличается от всех типов развития, известных как для форонид, так и для Bilateria в целом. У *P. embryolabi* имеет место комбинация репродуктивных стратегий: материнский организм не только производит огромное количество яиц, но и вынашивает их внутри полости тела. Важно отметить, что, как правило, большое число яиц продуцируют крупные животные, которые могут себе позволить синтез большого количества питательных веществ. Однако, *P. embryolabi* — это один из самых крошечных видов форонид; длина его тела немногим больше 1 см. Репродуктивный паттерн № 4 является парадоксальным и пока не имеет аналогов у других многоклеточных.

**Репродуктивный паттерн № 5.** Этот тип развития характерен для *Phoronopsis albomaculata*. Про развитие этого вида известно очень мало, а компетентная личинка не описана вовсе. Есть данные, что *P. albomaculata* — раздельнополый вид, который продуцирует относительно крупные яйцеклетки — их диаметр может достигать 100 мкм. Количество яиц неизвестно. Этот вид вынашивает оплодотворенные яйца внутри трубки материнского организма. Некомпетентная личин-

ка имеет прозрачные покровы, длинные многочисленные (16) щупальца. По этим признакам личинка может быть отнесена к «актинотроха — тип 1».

**Бесполое размножение.** Согласно многим исследованиям почти для всех форонид за исключением *Phoronopsis californica* характерно бесполое размножение путем поперечного деления или почкования. Перед поперечным делением внутри тела животного образуется мышечная перетяжка — диафрагма, которой соответствуют вдавления покровов. Косвенным доказательством существования бесполого размножения некоторые авторы считают плотное склеивание отдельных трубок форонид с образованием «колоний». У некоторых видов описано формирование выпячивания стенки тела, в которое втягивается кишечник, то есть бесполому размножению предшествует не образование перетяжки, а формирование своего рода «почки».

**Развитие нервной системы форонид** изучено у представителей трех видов этой группы, демонстрирующих разные репродуктивные паттерны: *Phoronis ijimai* (*Phoronis vancouverensis*), развитие которого происходит в эмбриональных скоплениях вплоть до стадии молодой личинки, *Phoronis embryolabi*, эмбрионы которого развиваются в полости тела материнского организма и который нерестится молодыми личинками, и *Phoronopsis harmeri*, у которого все стадии развития протекают в толще воды. Несмотря на различия в развитии, нервная система у изученных видов развивается в целом сходным образом. Первые нейроны появляются на стадии билатерально-симметричной поздней гастролы. Это серотонин-эргические перикарии, которые располагаются на переднем конце зародыша. На ранних стадиях детектируются от двух до четырех перикариев, которые залегают среди клеток апикальной пластинки — утолщенной части покровного эпителия. Дальнейшее развитие связано с формированием сложного апикального органа, который состоит из нескольких серотонин-эргических сенсорных клеток. Они расположены на преоральной лопасти личинки полукругом, и их отростки, направленные к центру этого полукруга, формируют нейропиль. У *Phoronopsis harmeri* первым появляется нервный тракт, подстилающий посторальный ресничный шнур, а маргинальный нерв, иннервирующий предротовой ресничный шнур, появляется позже. Интересно, что у личинок *Phoronis embryolabi* нервные тракты, подстилающие предротовой и посторальный ресничные шнуры, закладываются одновременно на стадии молодой актинотрохи.

У 6-дневной личинки *Phoronopsis harmeri* оральное поле богато иннервировано: вдоль его вентральной стороны проходит вентральный нервный ствол, ассоциированный с сериально расположенными перикариями. По мере роста личинки у нее появляются щупальца, вдоль латеральных сторон которых проходит посторальный ресничный шнур. Посторальный нервный тракт приобретает сложную морфологию, т.к. формирует ответвления в щупальца. У личинки появляется часть тела под щупальцами и телотрох, с которым ассоциирован серотонин-эргический нервный тракт. У двадцатидневной личинки хорошо иннервирован кишечник: имеются нервные кольца вокруг пищевода, средней и задней кишки

**Развитие мускулатуры личинок форонид** начинается с выселения клеток переднего мезодермального зачатка (рис. 20А–В). Эти клетки формируют мускулатуру преоральной лопасти, пищевода и щупальцевого отдела. Одними из первых формируются мышцы — элеваторы преоральной лопасти. Именно они обеспечи-



вают откидывание преоральной лопасти вверх. Мускулатура пищевода хорошо развита еще до формирования сквозного кишечника у личинки. Затем формируются поперечные мышцы щупальцевого отдела личинки и кольцевая мышца щупалец, от которой по мере появления щупалец образуются мышцы элеваторы щупалец. В самую последнюю очередь развивается мускулатура туловища, в которой хорошо различимы мышцы флексоры телотроха и мышцы ретракторы телотроха. Кольцевая мышца телотроха образуется за счет клеток покровного эпителия, в цитоплазме апикальных частей которых проходят миофиламенты.

**Общие закономерности эмбрионального и личиночного развития форонид.** У форонид тип развития в большей степени зависит от размеров тела животного, чем от места его обитания. Большинство форонид — виды космополиты. Они обитают в тропических и умеренных широтах, а некоторые даже в морях Арктического бассейна. Однако, несмотря на разные условия обитания, *Phoronis ovalis* из Белого моря имеет такую же лецитотрофную личинку, что и представители вида с побережья Флориды. С размерами тела связаны так же и количество, и размер выметываемых яиц.

Вопрос о **типе дробления** у форонид долгое время оставался открытым. В опубликованных работах высказываются две основные точки зрения на этот счет. Согласно одной из них дробление форонид спиральное, согласно другой — радиальное. Исследования последних лет показали, что дробление форонид может быть охарактеризовано как протекающие по радиальному типу с некоторыми вариациями, зависящими от типа развития. Так, у видов с репродуктивным паттерном № 1 борозды четвертого деления дробления проходят под углом к анимально-вегетативной оси зародыша, что позволяет сформировать полость бластоцеля уже на стадии 16 клеток. Несомненно, эта особенность связана с развитием в толще воды и необходимостью поддерживать нулевую плавучесть. Ранее появление бластоцеля отмечено, например, у морских ежей, яйца которых тоже развиваются в толще воды. У видов с репродуктивным паттерном № 2 особенность дробления заключается в том, что борозды не только четвертого, но и пятого деления проходят меридионально, в результате чего формируется зародыш состоящих из двух 16-клеточных пластинок, располагающихся одна над другой. В результате того, что борозды четвертого и пятого деления дробления проходят меридионально, ранняя бластула оказывается уплощенной в анимально-вегетативном направлении. Такая особенность дробления известна и для других групп Lophophorata, а именно мшанок, для которых характерно вынашивание эмбрионов в лофофоре или в специальных органах (выводковых сумках, оэциях и т.д.). Возможно, уплощенная форма бластулы позволяет обеспечить лучшее сцепление эмбриона со стенками выводковых сумок и с другими эмбрионами.

**Судьба бластопора** форонид в настоящее время не вызывает сомнений у исследователей — он замыкается сзади наперед и оставшееся от бластопора переднее отверстие становится ротовым отверстием зародыша. Однако, последующее изменение пропорций тела, в частности, образование большой преоральной лопасти с обширным вестибулумом приводит к погружению собственно рта (остатка бластопора) вглубь личинки. В результате формируется воронкообразный эктодермальный стомодеум, подразделенный на конический вестибулум и цилиндрический пищевод. Анус у форонид формируется вне прямой связи с бластопором.

В литературе существуют разногласия относительно происхождения задней кишки: от экто- или энтодермы. В настоящее время, однако, можно считать доказанным, что задняя кишка формируется как эктодермальное выпячивание. Таким образом, граница между энтодермальной и эктодермальной частями пищеварительного тракта в его задней части тоже оказывается погруженной вглубь личинки.

Интересную проблему представляет **способ закладки целомической мезодермы** у форонид. Она происходит из двух зачатков — переднего и заднего. Это подтверждают и микроскопические данные, и результаты экспериментальной биологии развития. Передний зачаток образуется за счет выселения клеток из передней стенки архентерона. Эти клетки дают начало мускулатуре личинки и целомической выстилке предротового и щупальцевого целомов. Задний мезодермальный зачаток образуется энтероцельным образом как дорсальное выпячивание стенки кишечника. Он дает начало туловищному целому и мускулатуре, которая с ним связана. Два источника мезодермы (передний и задний) характерны для многих других групп *Bilateria*. Так, у *Spiralia* задняя мезодерма происходит из квадранта D, точнее от клетки 4d, а как передний источник мезодермы можно трактовать клетки, происходящие от бластомеров 2a, 2b, 2c или 3a, 3b, дающие начало мускулатуре глотки. У хордовых задняя мезодерма — это мезодерма туловищно-хвостовой почки, а передняя — это так называемая «прехордальная мезодерма». Два источника мезодермы характерны и для ракообразных, где основная часть мезодермы происходит в задней области зародышевого диска. В то же время в передней части зародыша у многих форм отмечено обособление так называемой преантеннальной мезодермы, которая дает мускулатуру верхней губы, пищевода, а также мышцы глазных стебельков. Передний и задний источники мезодермы по своему положению связаны с ротовым и анальным отверстием, которые согласно построению сравнительных анатомов представляют собой продукты разделения щелевидного бластопора радиально-симметричного предка. В этой связи интересно отметить, что в области переднего и заднего мезодермальных зачатков у позвоночных и беспозвоночных отмечена экспрессия гомеобоксных генов «*Brachiury*», «*gooseoid*» и «*fork head*». Экспрессия гомологичных генов обнаружена и у *Cnidaria* в кольцевой области вокруг ротового отверстия. Это позволяет предполагать, что передний и задний мезодермальные зачатки *Bilateria*, связанные с передним и задним концами щелевидного бластопора, могли произойти путем расщепления кольцеобразного центра закладки мезодермы радиально-симметричного предка. У форонид передний зачаток мезодермы образуется на переднем конце щелевидного бластопора на границе между экто- и энтодермой. Задний зачаток мезодермы формируется на границе между энтодермальной средней кишкой и эктодермальной задней кишкой, то есть в области, отвечающей заднему концу бластопора.

У планктотрофных личинок форонид формируется три **ресничных шнура**: преоральный, посторальный и телотрох. Преоральный ресничный шнур проходит вдоль края преоральной лопасти. Посторальный ресничный шнур тянется по вентральной и латеральным сторонам тела, вдоль него образуются щупальца. Телотрох окружает анус и появляется в последнюю очередь. По своему положению и выполняемым функциям ресничные шнуры личинок форонид отвечают ресничным образованиям личинок других *Bilateria*. Преоральный шнур личинок форонид может быть гомологизирован с прототрохом личинок *Spiralia*, а шнур — с ме-

татрохом. В то же время преоральный и посторальный ресничные шнуры актинотрохи могут быть гомологизированы с соответствующими ресничными шнурами личинок вторичноротых. Как преоральный, так и посторальный ресничные шнуры личинок вторичноротых могут образовывать щупальцеобразные выросты различной конфигурации. У личинок форонид щупальца формируются только на посторальном ресничном шнуре.

В результате реализации разных типов развития у форонид образуются разные типы личинок. Соответственно типам развития можно выделить четыре типа личинок: «актинотроха — тип 1», «актинотроха — тип 2», «актинотроха — тип 3» и ползающие лецитотрофные личинки.

**Раннее развитие нервной системы** форонид демонстрирует признаки, характерные для вторичноротых животных. Это касается отсутствия пионерных нейронов, характерных для раннего развития нервной системы первичноротых, и роста нервной системы в росто-каудальном направлении, а не каудо-ростральном, как у первичноротых. Пионерные нейроны были найдены на ранних этапах развития аннелид, моллюсков и немертин. Они появляются на заднем конце эмбриона и формируют нервные тракты, по которым затем будет развиваться личиночная нервная система. Затем пионерные нейроны исчезают. У вторичноротых первые нейроны появляются на переднем конце эмбриона, а пионерные нейроны (которые исчезают в ходе развития) не обнаружены.

Радиально-симметричные стадии развития форонид — бластулы и ранние гастролы имеют аборальный орган. Это теменная пластинка — утолщенный эпителий анимального полюса зародыша, несущий длинные реснички теменного султанчика. У молодых гастрол, у которых только начинается формирование бластопора аборальный орган расположен на противоположном от бластопора конце зародыша — отсюда и его название «аборальный». Интересно, что у бластул и молодых радиально-симметричных гастрол в составе аборального органа не выявляются типичные соротон- и FMRF-амид-иммунореактивные клетки. Эти клетки дифференцируются в составе эпителия теменной пластинки у билатерально-симметричных эмбрионов — начиная со стадии средней гастролы. Так формируется апикальный орган. Апикальный орган смещается относительно бластопора и больше не занимает аборальное положение.

По-видимому, именно радиально-симметричных личинок (бластулу и раннюю гастролу) следует рассматривать как настоящих личинок, свойственных жизненному циклу общего предка Bilateria, тогда как билатерально-симметричные личинки — это поднятые в толщу воды ювенили. Отсутствие апикального органа на ранних стадиях развития не только у форонид, но и у других первичноротых, а также вторичноротых, ставит под сомнение идею о том, что у предка Bilateria имелся нервный центр, а не только нервный плексус. Интересно, однако, что уже на ранних стадиях развития у бластул появляется апикальная пластинка и теменной султанчик. Возможно, что на самых ранних стадиях у бластул и гастрол в области теменной пластинки дифференцируются клетки, экспрессирующие нетипичные для апикального органа нейромедиаторы (как это, например, имеет место у гребневигов). Тогда апикальный орган билатерально-симметричных ресничных личинок следует рассматривать как новообразование, появившееся, вероятно, для поддержания связи со взрослыми животными и для инициации метамор-

фоза. Если так, то апикальный орган личинок билатерально симметричных животных — это вовсе не первичный мозг, а вторичное приобретение. Именно поэтому апикальный орган исчезает в метаморфозе (см. ниже). Настоящим же первичным мозгом следует считать аборальный орган радиально-симметричных личинок Bilateria. Тем не менее, апикальный орган появился еще у билатеральных личинок предка Bilateria и, конечно, не возникал независимо в разных группах. Интересен тот факт, что у личинок *Phoronis embryolabi* нервные тракты, подстилающие предротовой и посторальный ресничные шнуры, появляются в эмбриональном развитии одновременно. Это, несомненно, свидетельствует о единстве ресничного аппарата околотротовой ресничной зоны актинотрох и, возможно, всех ресничных личинок Bilateria.

Эмбриональное развитие мускулатуры отражает последовательность формирования различных отделов тела личинки и связано с их функциональными особенностями.

# Строение компетентных личинок форонид

**Морфология пелагических личинок.** Не смотря на морфологические различия личинок разных типов, они все устроены по общему плану (рис. 22, 23). Тело состоит из преоральной лопасти (или капюшона), щупальцевой области (или воротничка) и туловища. У лецитотрофной личинки *Phoronis ovalis* тело состоит только из капюшона и воротничка, лишённого щупалец. Такое строение позволяет рассматривать лецитотрофную личинку как недоразвитую актинотроху. Актинотрохи — это пелагические планктотрофные личинки форонид, которые получили свое название от греческого *aktis* — лучи и *trochos* — колесо, круг, кольцо. Действительно их щупальца, расставленные в стороны, при взгляде сверху напоминают спицы колеса. Личиночное развитие плактотрофных личинок разных типов протекает сходным образом: на самых ранних этапах развития формируется преоральная лопасть, затем появляются щупальца, в самую последнюю очередь формируется постщупальцевая часть (туловище) (рис. 21, 22). Раннее появление преоральной лопасти и ее мускулатуры (см. выше) связно, очевидно, с большой ролью преоральной лопасти в питании личинки. Молодые личинки часто совершают движения преоральной лопастью, резко откидывая ее вверх. В результате этого в вестибуломе создается разрежение и частицы пищи «запрыгивают» в рот. Число щупалец увеличивается с возрастом личинки и достигает определенного числа к моменту метаморфоза. Туловище увеличивается в длину и в нем развивается метасомальный карман (рис. 23А).

Размеры тела личинок форонид колеблются от 0,4 до 2,5 мм. Имеется описание гигантской актинотрохи, длина тела которой составляла 3,5 мм (см. ниже).

Покровы личинок могут быть пигментированными или вовсе прозрачными (рис. 22). Пигментация разных областей и наличие выраженных пигментных пятен является одним из определяющих признаков для идентификации видов принадлежности личинок.

Преоральная лопасть представляет собой крупную складку, образованную двумя слоями эпителия: верхним («эксумбреллой») и нижним («субумбреллой»). Внутреннее пространство преоральной лопасти может быть очень обширным и заполнено рыхлым неклеточным материалом. На поверхности базальных пластинок «эксумбреллы» и «субумбреллы» распластаны мышечные клетки. У некоторых личинок внутреннее пространство преоральной лопасти может вовсе отсутствовать: эпителии плотно прилегают друг к другу, соприкасаясь базальными пластинками, между которыми оказываются зажаты мышечные клетки. В центре «эксумбреллы» располагается апикальная пластинка. У личинок, принадлежащих роду *Phoronopsis*, под апикальной пластинкой находится предротовой целом (см. ниже). Вдоль края преоральной лопасти проходит предротовой ресничный шнур (рис. 23А).

Щупальцевая область включает как сами щупальца, так и оральную зону — ресничную область между щупальцами и ротовым отверстием. Щупальца образуют полукольцо, разомкнутое на спинной стороне тела. Здесь располагаются дорсо-

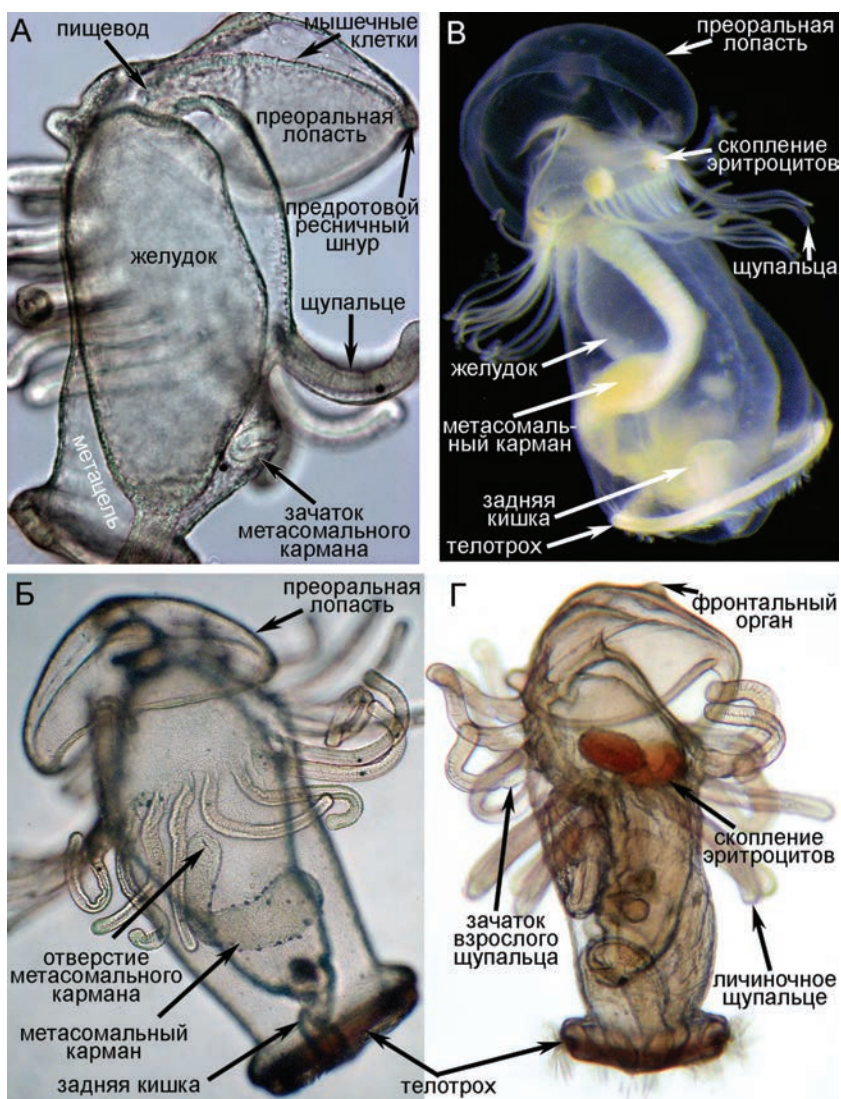


Рис. 23. Личинки разных стадий неизвестных видов форонид; фотографии живых (А, Б, Г) и фиксированных (В) животных. А — молодая актинотроха (вид справа), пойманная в планктонных пробах, взятых в зал. Кус Бэй (штат Орегон, США). Фотография любезно предоставлена Светланой Маслаковой (Dr. Svetlana Maslakova); Б — актинотроха среднего возраста (вид с вентральной стороны), пойманная в планктонных пробах, взятых в зал. Кус Бэй (штат Орегон, США). Фотография любезно предоставлена Светланой Маслаковой (Dr. Svetlana Maslakova); В — компетентная личинка, обнаруженная в планктонных пробах, собранных проф. А.Б. Цетлиным (МГУ) вблизи города Невельск (о. Сахалин); Г — компетентная личинка, обнаруженная в планктонных пробах, собранных в акватории Фрайди Харбор (Friday Harbor, USA). Фотография любезно предоставлена профессором Ричардом Стратманом (Prof. Richard Strathmann).

латеральные зоны закладки новых щупалец (рис. 23А). Число щупалец у личинок форонид увеличивается с возрастом. Тем не менее, для каждого вида существует вполне определенное максимальное число щупалец, которое достигается перед метаморфозом. Наибольшее число щупалец, описанное у личинок форонид, — 42 (рис. 23В), наименьшее — 8 (рис. 22В). Для личинок некоторых видов характерно появление зачатков дефинитивных щупалец, которые формируются под личиноч-

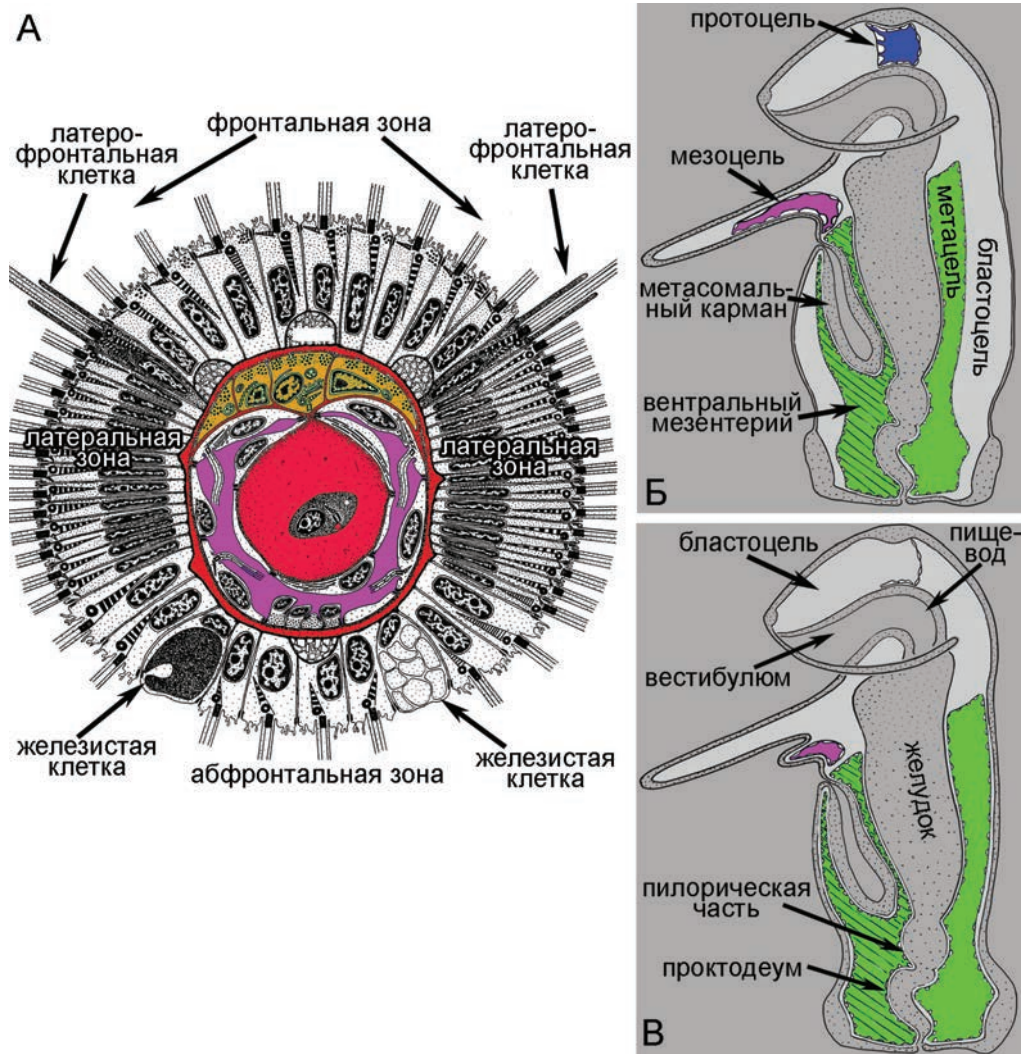


Рис. 24. Схемы организации целомической системы у личинок форонид. А — строение щупальца на поперечном срезе; Б — организация полостей тела на сагитальном срезе у актинотрох первого типа; В — организация полостей тела на сагитальном срезе у актинотрох второго типа.

ными щупальцами и сначала выглядят как небольшие бугорки, но с возрастом все больше удлиняются (рис. 23Г). Щупальца личинок, как и щупальца взрослых форонид имеют выраженную зональность (рис. 24А). По периметру щупалец можно выделить восемь зон эпителия. Фронтальная зона обращена ко рту и несет многочисленные реснички. Две латеро-фронтальные зоны прилегают к фронтальной зоне и образованы чувствительными клетками с неподвижным жгутиком, окруженным длинными толстыми микроворсинками. Две латеральные зоны образованы столбчатым эпителием и несут многочисленные реснички. Абфронтальная зона обращена ото рта, образована кубическим эпителием и практически лишена ресничек. Две латеро-абфронтальные зоны образованы железистыми клетками, продуцирующими слизистый секрет. Щупальце личинки содержит полость — это бластоцель (см. ниже) и складку целомиического эпителия — это зачаток мезоцеля (рис. 24А).

Туловище актинотрохи имеет цилиндрическую форму и несет терминальный телотрох — крупное ресничное кольцо (рис. 23Б–Г). На нижней стороне туловища открывается анальное отверстие, которое окружено перианальным эпителием. У продвинутой личинки на вентральной стороне туловища под щупальцами закладывается впячивание эктодермы, которое растет внутрь личинки и формирует метасомальный карман (рис. 23А–В).

Личинки форонид — актинотрохи — имеют весьма своеобразное внешнее строение. Многие зоологи считают актинотроху видоизмененной трохофорой. При этом предротовой ресничный шнур сравнивается с прототрохом, а щупальцевый аппарат рассматривается как производное метатроха. Однако, есть мнение, в пользу близости актинотрохи и диплеврулы. Это мнение, в том числе, основывается на сходстве у этих личинок типов фильтрации — «upstream collecting system». При таком типе фильтрации реснички преорального и посторального ресничных шнуров бьют друг от друга, то есть, соответственно, сзади наперед бьют реснички преорального шнура и спереди назад — реснички посторального шнура. У трохофорных же личинок реснички прототроха и метатроха бьют навстречу друг другу, то есть, соответственно, реснички прототроха — спереди назад, а метатроха — сзади наперед.

У личинок форонид реснички преорального ресничного шнура бьют под край преоральной лопасти, то есть спереди назад — как у трохофорных личинок, тогда как реснички личиночных щупалец создают поток воды, направленный сверху вниз (upstream) — как у личинок вторичноротых. Все ресничные шнуры актинотрохи образованы мноцилиарными клетками. Такие же клетки, расположенные менее плотно, образуют и все остальные участки покровов у актинотрох. У трохофоры же ресничные шнуры образованы мультицилиарными клетками, которые часто слиты в синцилии, а другие клетки эпидермиса вовсе лишены ресничек. Это различие не позволяет сравнивать трохофору — очень специализированную личинку трохофорных животных, и актинотроху. С другой стороны особенность движения ресничек в ресничных шнурах у личинок лофофорных животных позволяет рассматривать всю группу в целом как промежуточную между типичными первичноротыми с настоящей «down stream» фильтрацией, и типичными вторичноротыми с их «upstream» фильтрацией.

Гигантская актинотроха и феномен гигантских личинок. Гигантская актинотроха была обнаружена в одной из проб планктона, взятой в Южно-Китайском море.



Она имеет типичное для актинотрох строение, однако обладает очень крупными размерами тела — длина в фиксированном состоянии достигает 3,5 мм — и большим числом щупалец — 52. У гигантской актинотрохи имеются сформированные кровеносные сосуды, заполненные эритроцитами. В типичном случае заполнение кровеносных сосудов эритроцитами происходит у форонид в ходе метаморфоза. Еще одной особенностью гигантской актинотрохи является наличие созревающих половых клеток — оогониев, которые развиваются на вентральном мезентерии туловищного целома. Гигантские личинки беспозвоночных регулярно попадают в руки исследователям и описаны для самых разных групп: кишечнополостных (Ceriantharia), аннелид (Sipunculida) и полухордовых. Все эти личинки характеризуются необычно крупными размерами тела. У некоторых личинок обнаруживаются гонады. Наличие гонад у гигантских личинок, а так же некоторых других черт дефинитивной организации, вероятно, свидетельствует о том, что мы имеем дело с аномальным гигантизмом. Гигантские личинки — это не личинки неизвестных чрезвычайно крупных донных животных, а личинки, у которых по каким-то причинам произошел сбой программы, отвечающей за окончание личиночного развития и запуск метаморфоза. Личинка продолжает расти и в личиночной форме реализуется программа развития взрослого животного.

**Покровный эпителий.** Тело личинок форонид покрыто однорядным кубическим моноцилиарным микровиллярным эпителием. Некоторые участки тела покрыты столбчатым моноцилиарным эпителием. Это — апикальная (теменная) пластинка и области всех трех ресничных шнуров. В состав эпителия апикальной пластинки входят крупные чувствительные клетки апикального органа. Особое строение имеют клетки посторального ресничного шнура: они несут восемь длинных толстых микроворсинок, которые окружают неподвижный жгутик (рис. 24А). Специализируются и клетки, расположенные вблизи телотроха: в их апикальной цитоплазме появляются миофиламенты, а сами клетки формируют кольцевую мышцу телотроха. В состав покровного эпителия входят железистые клетки различных типов. Они наиболее многочисленны в эксумбрелле преральной лопасти. У личинок некоторых видов таких желез чрезвычайно много и они формируют железистые поля. Железистые клетки обнаруживаются и в латеро-абфронтальном эпителии щупалец.

Важной особенностью организации эпидермиса ресничных шнуров актинотрох является то, что они образованы обычными моноцилиарными клетками. Густота ресничного покрова в этих участках обеспечивается не увеличением числа жгутиков в одной клетке, а увеличением числа самих клеток. При этом клетки приобретают веретеновидную форму, а толщина эпидермиса заметно возрастает по сравнению с окружающими участками тела. Моноцилиарный эпидермис ресничных шнуров известен у личинок вторичноротых животных — диплеврулы (личинка иглокожих) и торнарии (личинка полухордовых). Жгутиковый эпидермис прототроха описан и для некоторых первичноротых животных. Так, например, ресничные шнуры митрарии (личинки Oweniidae) образованы типичными жгутиковыми (т.е. моноцилиарными) клетками. Тем не менее, в большинстве случаев ресничные шнуры трохофорных личинок Spiralia образованы ресничными (т.е. мультицилиарными) клетками. Мультицилиарные клетки личиночных ресничных шнуров описаны и для ближайших родственников форонид — мшанок.

**Нервная система.** Перед метаморфозом нервная система актинотрохи устроена очень сложно. В ходе личиночного развития усложнение нервной системы связано в основном с появлением новых нервных элементов преоральной лопасти. Считается, что перед метаморфозом именно нервные центры преоральной лопасти ответственны за выбор субстрата для оседания. Хотя общий план организации нервной системы актинотрох сходен, он довольно сильно различается в деталях, что позволяет выделить четыре основных типа организации нервной системы личинок форонид. Эти различия касаются строения апикального органа, иннервации щупалец, числа и расположения дополнительных нервных центров в преоральной лопасти. Апикальный орган становится очень крупным и у большинства изученных личинок состоит из нескольких типов перикариев: выделяют от 2 до 4 типов. Наиболее многочисленные — это сенсорные биполяры, несущие длинный жгутик; их насчитывается 30–50. Перикарии с округлой сомой и крупным ядром занимают базальное положение и у *Phoronopsis harmeri* формируют две латеральные группы, от которых берут начало дорсальные ветви посторального нерва. С дорсальными ветвями связаны дорсальные группы перикариев. Вперед от апикального органа отходит медиальный нерв, строение которого сильно усложняется перед метаморфозом и связано с появлением фронтального органа. Фронтальный орган имеется у всех личинок форонид и в большинстве случаев располагается недалеко от апикального органа, однако может быть смещен ближе к краю преоральной лопасти. У некоторых актинотрох фронтальный орган хорошо заметен на живых личинках как небольшой бугорок на преоральной лопасти (рис. 23Г). Однако, у многих актинотрох с появлением фронтального органа никаких внешних изменений преоральной лопасти не происходит. У некоторых личинок кроме фронтального органа имеются другие нервные центры в преоральной лопасти. Наибольшее их число было выявлено у личинок *Phoronis embryolabi*, что вероятно, связано с особым образом жизни взрослых представителей этого вида: они живут в норах роющих креветок и для прохождения метаморфоза должны найти креветку. Иннервация щупалец осуществляется по-разному. У разных личинок форонид описано 3, 5 и 6 нервных трактов, проходящих в каждом щупальце. Малое нервное кольцо дает фронтальные, латеро-абфронтальные и в некоторых случаях латеро-фронтальные щупальцевые нервные тракты. Щупальцевое нервное кольцо может давать латеро-абфронтальные и абфронтальные нервные тракты.

Хотя нервная система ресничных личинок Bilateria демонстрирует существенную пластичность, принято, тем не менее, считать, что для личинок первичноротых характерно наличие малоклеточного апикального органа, состоящего из небольшого числа перикариев (от 4 до 16), тогда как у личинок вторичноротых апикальный орган состоит из большого числа перикариев (более 30). В состав апикального органа у актинотрох входит более 50 перикариев до четырех различных типов, что делает его похожим на апикальный орган личинок вторичноротых. Еще одной интересной особенностью нервной системы актинотрох является наличие дорсальных групп перикариев, связанных с основаниями дорсальных ветвей щупальцевого нервного кольца. Именно эти группы перикариев в ходе метаморфоза дают дорсальное нервное сплетение взрослого животного. Наличие дорсальных групп перикариев — это «адультиный» признак, который свидетельствует о том, что компетентная актинотроха — это уже не совсем личинка, поскольку она имеет

многие черты строения взрослого животного. Это не только дорсальные группы перикариев, но и наличие метасомального кармана и полностью сформированной кровеносной системы. Личинки форонид, таким образом, представляют собой яркий пример «ларвализации» развития.

**Полости тела.** У актинотрох имеются как обширные пространства первичной полости — бластоцеля, так и отделы целома, соответствующие отделам тела. Актинотрохи разных типов имеют разное строение полостей тела. При этом «актинотрохи — тип 2» и «актинотрохи — тип 3» имеют сходный план организации. Тип организации-1 характерен для «актинотрох — тип 1». В этом случае обширные пространства бластоцеля имеются в преоральной лопасти, над кругом щупалец и в туловище между стенкой тела и целомической выстилкой туловищного целома (рис. 24Б). Тип организации-2 характерен для «актинотрох — тип 2» и «актинотрох — тип 3»: небольшие пространства бластоцеля имеются в преоральной лопасти и над кругом щупалец (рис. 24В). Бластоцель в туловище отсутствует. У личинок всех типов имеются бластоцельные пространства, развитые между целомической выстилкой кишечника и кишечным эпителием. Одно из таких пространств — дорсальный кровеносный сосуд. Это будущий медиальный кровеносный сосуд взрослого животного. Эти пространства сообщаются с обширным бластоцелем, расположенным над кругом щупалец.

Как и у взрослых животных, у личинок форонид можно выделить два типа организации целомической системы. Трипартитный тип характерен для личинок, принадлежащих видам рода *Phoronopsis*, двупартитный — для личинок рода *Phoronis*. У личинок рода *Phoronopsis* имеется предротовой целом (протоцель), который располагается в преоральной лопасти, между эпителием теменной пластинки и пищеводом. Протоцель представляет собой замкнутый цилиндр, имеющий полную эпителиальную выстилку. У личинок рода *Phoronis* целомический цилиндр в преоральной лопасти отсутствует. У некоторых личинок имеется клеточный тяж, соответствующий задней стенке целомического цилиндра, но замкнутой полости со сплошной эпителиальной выстилкой нет. Мезоцель имеется у всех личинок. Он представлен подковообразным целомическим каналом в основании щупалец, который разомкнут на спинной стороне. От этого канала берут начало радиальные целомические каналы, заходящие в щупальца личинки. Если у личинки имеются зачатки дефинитивных щупалец, то радиальные каналы заходят в эти зачатки, а личиночные щупальца мезоцеля лишены.

Метацель или туловищный целом — самая обширная полость тела. Он занимает практически весь объем туловища личинки от нижнего края щупалец до телотроха и имеет форму цилиндра, окружающего кишечник. С вентральной стороны от стенки тела до кишки проходит мезентерий, подразделяющий метацель на левую и правую части. С дорсальной стороны такой мезентерий отсутствует, поэтому на поперечных срезах туловищный целом имеет форму подковы. Верхняя граница метацеля расположена под острым углом к оси тела личинки в соответствии с наклоном круга щупалец. Верхняя стенка туловищного целома контактирует с выстилкой мезоцеля и с бластоцелем, расположенным над кругом щупалец. В месте контакта мезо- и метацеля формируется диссепимент — диафрагма.

Наличие у личинок форонид двух типов целомической организации согласуется с наличием бипартитного и трипартитного типов целома у взрослых форонид.

Трипартитный целом традиционно рассматривался как одно из анатомических доказательств филогенетической близости лофофорат (форонид — в частности) и вторичноротых животных. По-видимому, трипартитный целом (наличие протоцеля, мезоцеля и метацеля) является плезиоморфным состоянием и для взрослых форонид (см. выше), и для их личинок.

**Мускулатура.** Актинотрохи имеют очень сложную мышечную систему, что, по-видимому, связано с долгой жизнью в планктоне и со сложным метаморфозом (рис. 25). Большая часть мышц пелагических личинок форонид связана с blasto-

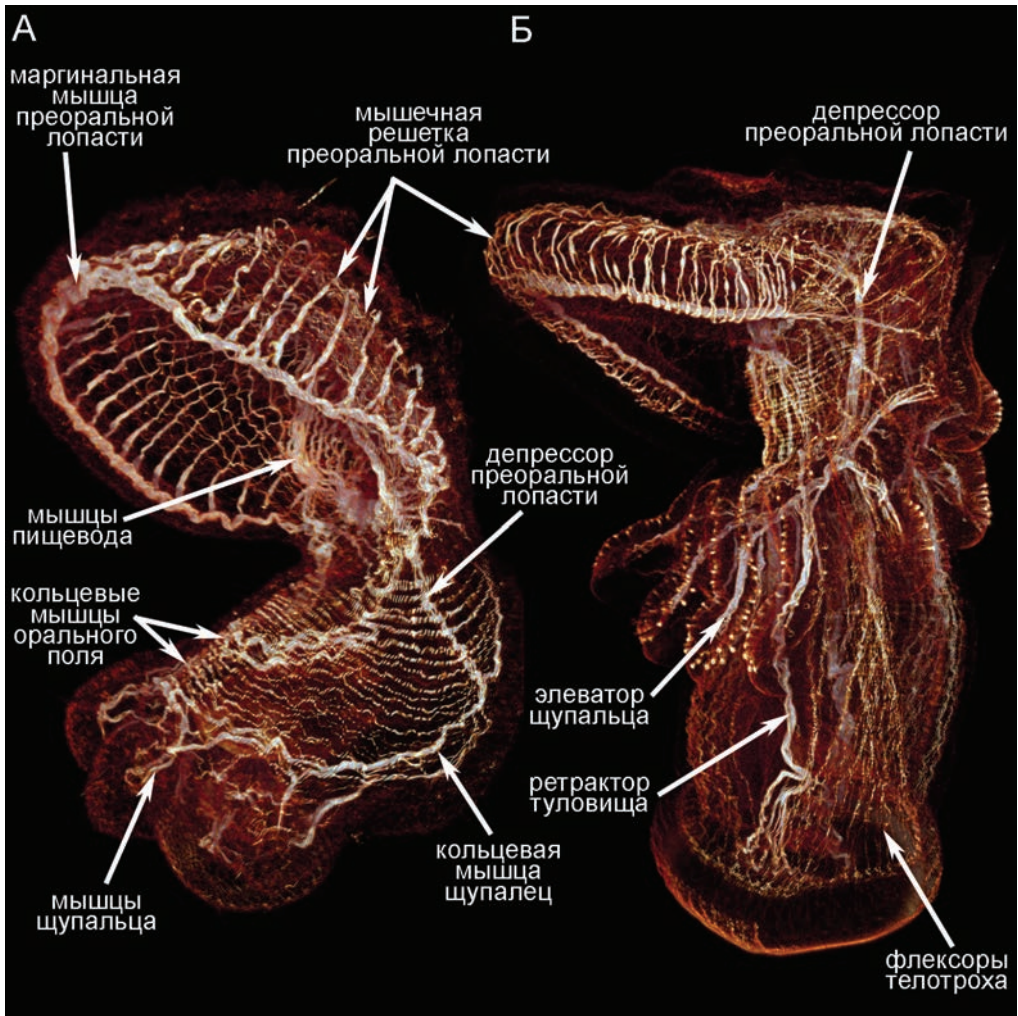


Рис. 25. Объемная реконструкция мышечной системы личинок форонид по данным цитохитмического окрашивания фаллоидином, конъюгированным с флюорохромом. А — молодая личинка *Phoronopsis harmeri*; Б — поздняя личинка *Phoronia ijimai*.

цельными пространствами преоральной лопасти и «воротничка» (оральной зоны и щупалец). Другая группа мышц относится к целомическим полостям протоцеля (если имеется), целома щупалец и туловища.

В преоральной лопасти имеется правильная сеть кольцевых и радиальных мышечных волокон: кольцевые проходят по субумбрелле, а радиальные — по эксумбрелле. Эта сеть мышечных волокон обеспечивает сложные разнообразные движения преоральной лопасти. От заднего края апикальной пластинки до кольцевой мышцы щупалец проходит пара мышц — элеваторов преоральной лопасти, которые обеспечивают поднимание преоральной лопасти. Это движение — резкий подъем преоральной лопасти — имеет большое значение для питания актинотрох: благодаря ему в области орального поля создается разрежение и пищевой комок забрасывается в пищевод. Вдоль латеральных сторон преоральной лопасти проходят мышцы-депрессоры преоральной лопасти. Они крепятся к кольцевой мышце щупалец и имеют большое значение для инициации метаморфоза. В воротничке и щупальцах проходят кольцевые мышцы орального поля, кольцевая мышца щупалец и мышцы-элеваторы щупалец. Это мышцы, сформированные группами эпителиально-мышечных клеток, которые располагаются в бластоцеле и лежат на поверхности базальной пластинки эпителия стенки тела. Мышцы-элеваторы щупалец непосредственно связаны с кольцевой мышцей щупалец и проходят вдоль фронтальной стороны каждого щупальца. Мышцы-депрессоры щупалец образованы эпителиально-мышечными клетками выстилки мезоцеля и проходят вдоль абфронтальной стороны щупалец.

Мускулатура туловища включает несколько основных групп мышц: мышцы стенки тела, ретракторы туловища, флексоры телотроха и кольцевая мышца телотроха, мускулатура кишечника и мускулатура метасомального кармана. Мускулатура стенки тела образована эпителиально-мышечными клетками выстилки метацеля, которые формируют отдельные кольцевые и продольные мышечные тяжи. У некоторых личинок продольная мускулатура стенки тела поперечнополосатая. Ретракторы туловища — это пара мощных мышечных пучков, проходящих вдоль латеральных сторон кишечника между диафрагмой и эпителием перианального кольца. Сокращение этих мышц приводит к резкому укорочению туловища личинки. Флексоры телотроха — парные мышцы, расположенные с латеральных сторон тела и крепящиеся с одной стороны к выстилке метацеля в области телотроха, а с другой — к стенке тела. Сокращение флексоров телотроха позволяет изменять его положение и, соответственно, направление движения. Кольцевая мышца телотроха имеет необычное строение — она образована сетью апикальных миофиламентов в клетках эпителия над телотрохом. Мускулатура кишечника образована эпителиально-мышечными клетками метацеля, в базальных частях которых проходят сократимые миофиламенты, ориентированные как в кольцевом, так и в продольном направлении.

**Кровеносная система.** Актинотрохи — это уникальные пелагические личинки, имеющие кровеносную систему. Главный кольцевой кровеносный сосуд — это обширное пространство бластоцеля над кругом щупалец. С ним связаны дорсальный и латеральные кровеносные сосуды. В ходе личиночного развития в кольцевом кровеносном сосуде появляются скопления эритроцитов. Они крепятся или к стенке тела или к стенке кишечника. Число и расположение скоплений эритро-

цитов может быть разным и это один из важных определительных признаков, используемых для определения видовой принадлежности личинок форонид. У молодых личинок эритроциты — это бесцветные клетки. По мере развития они приобретают розовую окраску, а перед метаморфозом становятся ярко красными и хорошо видны у живых актинотрох. Дорсальный кровеносный сосуд образован эпителиально-мышечными клетками целомической выстилки. Стенка дорсального сосуда способна перистальтически сокращаться, что хорошо видно у живых личинок. Латеральные кровеносные сосуды представляют собой лакуны между стенкой желудка и клетками целомической выстилки метацеля. Наличие кровеносной системы на личиночной стадии является еще одним «адультиным» признаком актинотрох и соотносится с наличием у взрослых форм сложноорганизованной кровеносной системы.

**Пищеварительный тракт** начинается вестибулумом — обширной полостью между преоральной лопастью и оральной зоной (рис. 24). Вестибулум заканчивается ртом, за которым следует пищевод. Пищевод представляет собой изогнутую цилиндрическую трубку на дне которой расположен кардиальный сфинктер. Это область первичного рта форонид — остатка бластопора. За кардиальным сфинктером следует желудок. Как правило желудок имеет толстые пигментированные стенки и образует выпячивания. Выпячивание может быть одно вентральное, или два латеральных, которые направлены вверх. Встречаются актинотрохи с очень тонкими, непигментированными стенками желудка. У таких личинок желудок имеет форму очень крупного мешка и занимает существенный объем тела. Желудок заканчивается воронкообразной пилорической частью, в которой у живой личинки хорошо видны многочисленные реснички. Биение ресничек приводит в движение остатки пищи, которые формируются в фекальный комок. Интересно, что у живых хорошо поевших личинок клетки пилорической части кишечника лишены каких бы то ни было включений, в отличие от клеток прилежащих отделов пищеварительной трубки. Это, вероятно, свидетельствует о том, что клетки пилорической части не способны абсорбировать питательные вещества. Пилорическая часть отделена от проктодеума сфинктером, который образует верхний отдел проктодеума. Терминальный отдел проктодеума способен сильно растягиваться — здесь формируется фекальный шнур. В пищеварительном тракте только желудок и пилорическая часть являются энтодермальными отделами, тогда как вестибулум, пищевод и проктодеум — эктодермальные производные.

Питаются личинки форонид фитопланктоном — в основном диатомовыми водорослями.

По сравнению с личинками других беспозвоночных животных, пищеварительная система актинотрох демонстрирует более сложное строение. Так, например, в составе пищеварительного тракта личинок многих других беспозвоночных (полихет, мизостомид, иглокожих, полухордовых) исследователи выделяют только три отдела: пищевод, желудок, задняя кишка. Печеночный дивертикул желудка актинотрох можно рассматривать в качестве дополнительной пищеварительной железы. Подобные образования не известны у личинок других беспозвоночных.

**Выделительная система** личинок представлена парой протонефридиев, которые располагаются в основании щупалец (рис. 26). Канал протонефридия проходит между выстилкой кольцевого канала мезоцеля и верхней стенкой метацеля,

а терминальная часть, несущая соленокиты, выдается в бластоцель над кругом щупалец. Выделительный канал у большинства личинок форонид представляет собой прямую трубку, открывающуюся нефридиопором с латеральной стороны тела под щупальцами, а терминальная часть несет до 40 соленокитов, собранный в 1, 2 или 3 группы (рис. 26А). У лецитотрофной личинки *Phoronis ovalis* терминальная часть протонефридия состоит из 6 терминальных клеток, одна из которых рассматривается как добавочная — жгутик этой клетки направлен не в про-

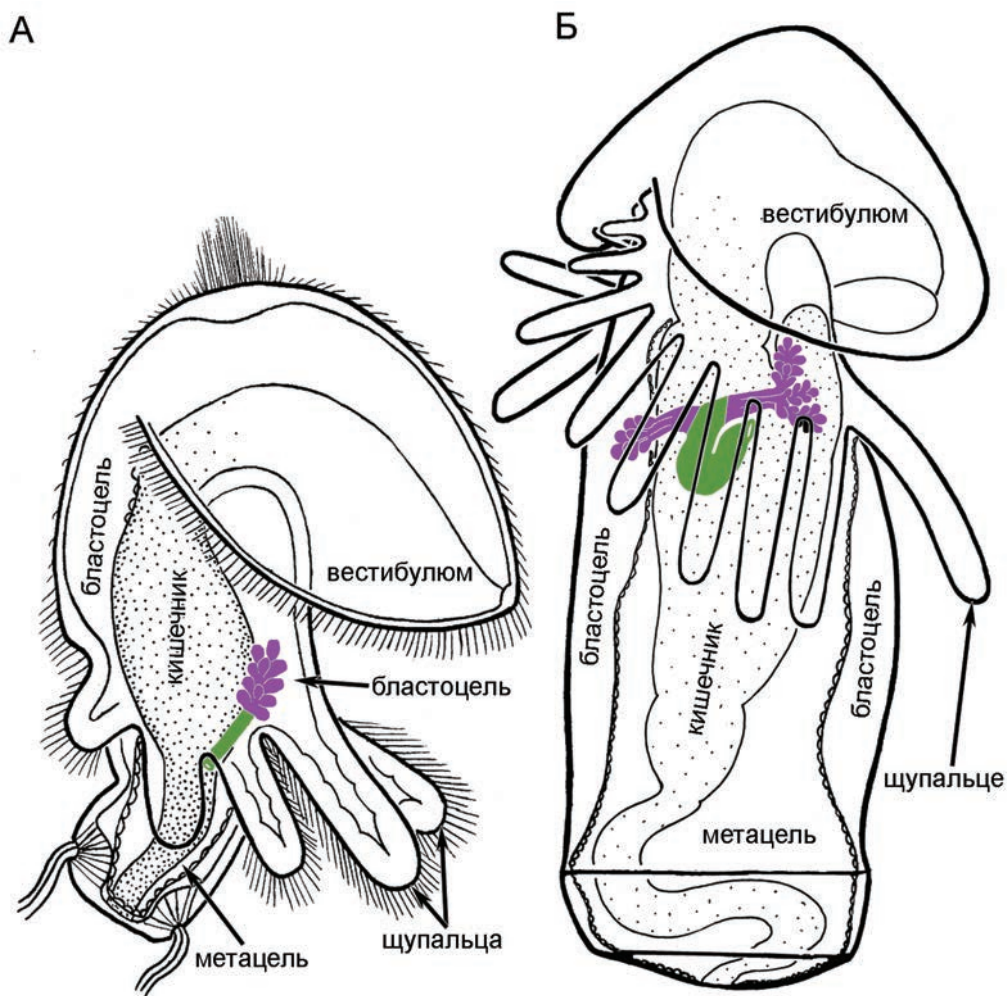


Рис. 26. Схемы организации протонефридиев. Личинки показаны с правой стороны; показан только правый протонефридий. А — молодая актинотроха; Б — компетентная актинотроха. Зеленым цветом показан выделительный канал, фиолетовым цветом показаны группы терминальных клеток.

свет протонефридия, а в бластоцель. Однако, у личинок *Phoronopsis harmeri* обнаружено необычное строение протонефридиев. У них канал имеет U-образную форму, а терминальных частей не одна, а две (рис. 26Б). Одна часть, несущая множество терминальных клеток, экспонирована в бластоцель над кругом щупалец, а другая — в бластоцель, развитый между стенкой тела и выстилкой туловищного целома. Наличие второй терминальной части, очевидно, связано с большим объемом бластоцеля туловища, который нуждается в дренажи. Изогнутый канал протонефридия — это еще один «адультиный» признак личинок — у взрослых представителей этого вида канал имеет и нисходящую и восходящую части.

**Метасомальный карман** — особая структура, которая начинает формироваться у относительно молодой личинки: на вентральной стороне тела под щупальцами образуется утолщение покровного эпителия (рис. 23А). Затем это утолщение растет и формирует неглубокое впячивание внутрь тела (рис. 23Б). Поскольку метасомальный карман растет ровно в месте прохождения вентрального мезентерия метацеля, то впячивание как бы врастает между двумя слоями целотелия, формирующего мезентерий. С возрастом метасомальный карман сильно увеличивается в размерах, а перед метаморфозом занимает большую долю объема туловищного целома (рис. 23В). Метасомальный карман имеет форму длинной змеи, он формирует петли и складки и обвивается вокруг кишечника. Внутри тела личинки метасомальный карман способен шевелиться, вероятно, за счет сокращения мускулатуры, которая образована видоизмененными клетками вентрального мезентерия метацеля личинки. Внутри метасомального кармана проходит полость, которая связана с окружающей средой узким отверстием на вентральной стороне тела личинки (рис. 23Б). Эта полость чрезвычайно узкая и граничит с покровным эпителием, ко внутри от которого располагаются эпителиально-мышечные клетки. В состав покровного эпителия метасомального кармана входят многочисленные железистые клетки разных типов — именно они будут обеспечивать и приклеивание ювенили к субстрату в ходе метаморфоза, и синтез трубки. Эпителиально-мышечные клетки, выстилающие метасомальный карман со стороны полости тела личинки, будут формировать мускулатуру ювенили и взрослого животного. Интересно, что у личинок, чьи взрослые формы имеют выраженную зональность тела, мускулатура метасомального кармана полностью соответствует этой зональности (например, у *Phoronis embryolabi*). У тех форонид, тело которых лишено выраженной зональности, на поверхности метасомального кармана хорошо видна разница в организации мускулатуры, которая позволяет идентифицировать ампулу, задний туловищный и передний туловищный участки будущего тела взрослого животного. Метасомальный карман — это тело будущего ювенильного животного. Его наличие — еще один «адультиный» признак личинок форонид.



# Метаморфоз форонид

**Инициация метаморфоза.** Считается, что перед метаморфозом личинки форонид внимательно «изучают» субстрат для оседания. В этом «изучении» им помогают рецепторные центры головной лопасти и, в первую очередь, фронтальный орган. Есть мнение, что большое значение для оседания имеет наличие тех или иных бактерий на субстрате. Для форонид, обитающих в норах роющих креветок, экспериментально показано, что метаморфоз запускается только в присутствии креветки (или в воде, в которой до этого держали креветку). Однако, у некоторых видов (например, *Phoronopsis harmeri*) метаморфоз может запускаться без связи с субстратом и в планктонных пробах можно обнаружить разные метаморфизирующие стадии. Для некоторых форонид показано, что личинка сначала закрывается в грунт, а затем претерпевает метаморфоз.

Метаморфоз форонид считается катастрофическим, то есть таким, при котором большая часть личиночных органов погибает. Скорость метаморфоза у разных форонид разная: у тропических форонид всё преобразование занимает буквально 5–7 минут, тогда как у *Phoronopsis harmeri*, метаморфоз которого происходит в зал. Восток Японского моря в ноябре, когда температура воды составляет 0 °С, главные морфологические перестройки происходят в течение 20–30 минут. Несмотря на эту разницу, метаморфоз форонид считается самым быстрым среди всех Bilateria с катастрофическим типом метаморфоза.

**Этапы метаморфоза.** Процесс метаморфоза включает несколько стадий, которые могут происходить последовательно друг за другом (в случае медленного метаморфоза), либо одновременно (в случае быстрого метаморфоза) (рис. 27). Метаморфоз начинается с сокращения депрессоров преоральной лопасти и ретракторов туловища. Это сокращение приводит к резкому уменьшению длины тела личинки, в результате чего возрастает давление в полости туловищного целома и происходит выворачивание метасомального кармана (рис. 27А, Б). Он выворачивается как палец перчатки. Поскольку метасомальный карман связан с кишечником вентральным мезентерием, то кишечник затягивается внутрь метасомального кармана вместе с прилежащими к нему кровеносными сосудами (рис. 27В). Постоянные ритмичные сокращения терминального конца метасомального выроста (это ампула) генерируют мощные токи жидкости во всем теле животного. Кроме того, сокращение ампулы приводит к закапыванию ювенили в субстрат. Как происходит сверление твердого субстрата у форонид, не известно. У роющих форонид железистые клетки эпителия метасомального кармана продуцируют клейкий секрет, к которому приклеиваются частицы грунта — это первая трубка.

Ювенильное животное поднимает щупальца вверх, формируя подобие чаши вокруг преоральной лопасти (рис. 27Г). Второй этап метаморфоза — это поедание преоральной лопасти: она мацерируется и распадается на клеточные тяжи, которые биением ресничек затягиваются в рот. Преоральная лопасть съедается не полностью — от нее остаются дорсо-латеральные бугорки. Затем начинается трансформация щупалец. У разных форонид она происходит по-разному: (1) формирующаяся ювениль может съесть щупальца целиком, и дефинитивные щупальца обра-

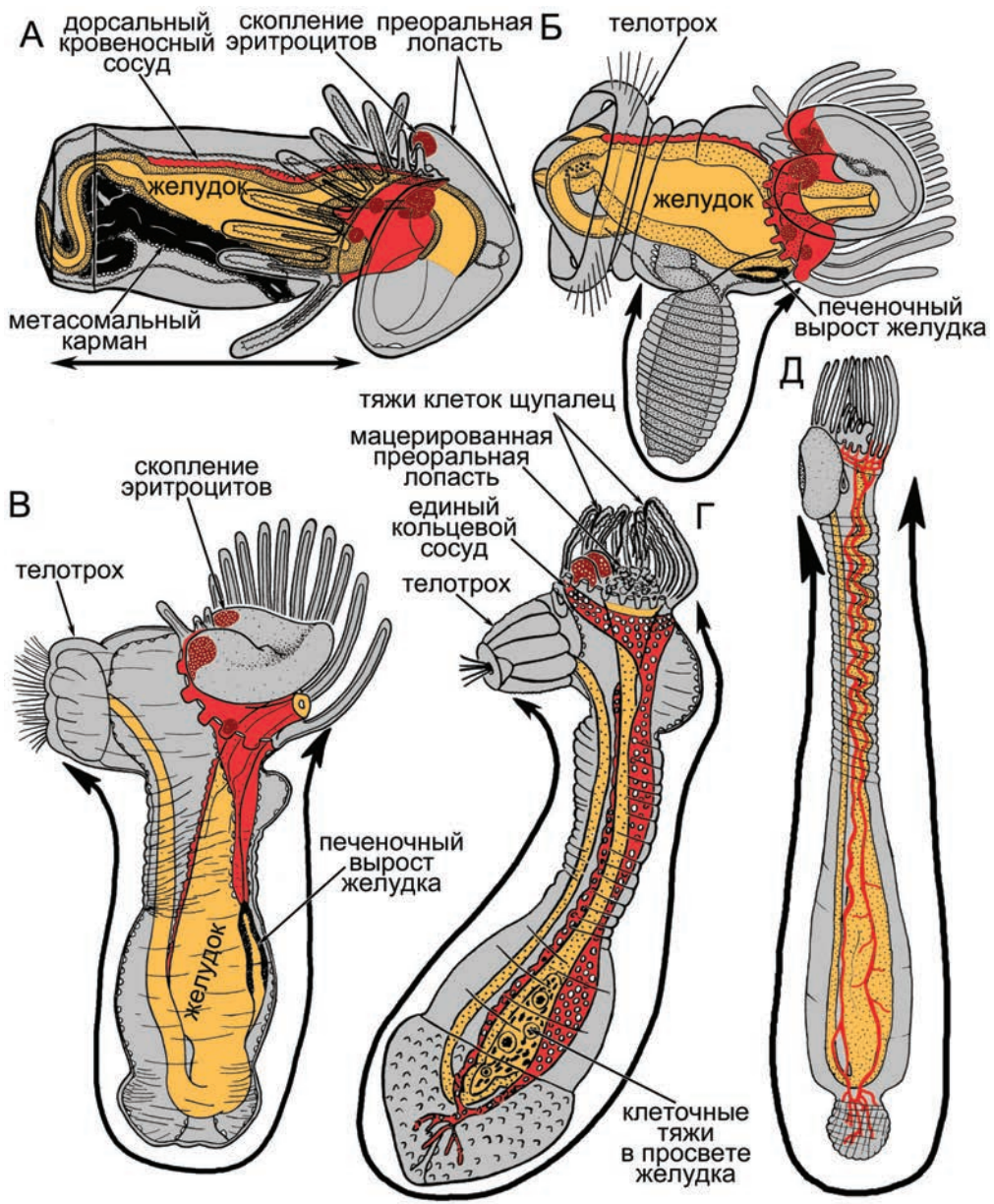


Рис. 27. Схемы последовательных стадий метаморфоза форонид на примере *Phoronopsis harmeri*. Сплошная линия со стрелками показывает вентральную сторону. Цветами показаны: красный — кровеносная система; оранжевый — пищеварительный тракт. А — компетентная личинка; Б — начало метаморфоза: выворачивание метасомального кармана; В — метасомальный карман полностью вывернут и в него затянута кишка и связанные с ней кровеносные сосуды; Г — стадия поедания щупалец; Д — полностью сформированная ювениль. Телотрох втянут и дегенерирует через 9 дней.

зуются заново из небольших бугорков, закладывающихся еще у личинки под основаниями личиночных щупалец; (2) дефинитивные щупальца могут закладываться еще на личиночной стадии под личиночными щупальцами, которые в метаморфозе поедаются; (3) личиночные щупальца могут напрямую трансформироваться в дефинитивные, однако из них выдавливается эпителий посторального ресничного шнура, который затем поедает ювениль. Если личиночные щупальца поедаются целиком, то метаморфизирующее животное погружает щупальца непосредственно в рот и «откусывает», то есть происходит мацерация эпителия основания щупальца. Преобразование щупалец форонид в ходе метаморфоза является интересным вопросом, который важно рассмотреть в свете фундаментальной проблемы о морфологическом облике предка *Bilateria*: имел ли он щупальцевый аппарат или был его лишен. Поскольку механизм работы щупалец и у личинок, и у взрослых форонид принципиально сходен, то смена щупалец в метаморфозе выглядит необоснованной и, возможно, свидетельствует о том, что щупальца личинки — это лишь провизорный орган, а щупальца взрослого животного появляются *de novo*. Такая трактовка не позволяет провести непрерывный ряд от щупалец личинки к щупальцам взрослого животного и ставит под вопрос наличие щупалец у общего предка *Bilateria*. Возможно, однако, преобразование личиночных щупалец свидетельствует о специализации лофофора форонид по сравнению с исходным щупальцевым аппаратом общего предка *Bilateria*, который, конечно, был мало специализированным и служил для сбора частиц пищи с поверхности грунта.

Следующий этап метаморфоза — формирование дефинитивной кровеносной системы. Благодаря мощным токам жидкости внутри тела скопления эритроцитов «растрескиваются» и отдельные эритроциты заполняют blastocelularные пространства (рис. 27Г, Д). Затем происходят тканевые перестройки, которые не видны на живом животном. Последним этапом метаморфоза является трансформация телотроха. Она может происходить как минимум двумя путями: (1) телотрох втягивается внутрь задней кишки, где переваривается; (2) телотрох постепенно дегенерирует и исчезает на 9-й день после начала метаморфоза (у *Phoronopsis harmeri*).

Выращивание метасомального кармана приводит к коренной перестройке плана строения взрослого животного. Его дорсальная сторона тела оказывается сильно укороченной, тогда как вентральная чрезвычайно разрастается. Метаморфоз форонид, вероятно, отражает важнейший момент их эволюции. Возможно, предки лофофорат были олигомерными червеобразными организмами, которые жили на поверхности субстрата и использовали щупальца для сбора пищи с поверхности грунта. Затем они стали поднимать щупальца в толщу воды стали улавливать пищевые частицы из толщи воды. Так сформировался лофофор. Для избегания опасности разные лофофораты поступали разным образом. Предки форонид и мшанок, возможно, были способны закапываться в грунт мускулистой вентральной стороной тела. Постепенно этот поведенческий модус закрепился и дал начало новому плану строения, который мы видим у современных форонид и мшанок.

**Преобразования систем органов.** В метаморфозе происходят существенные перестройки всех систем органов и многие элементы личиночных систем органов утрачиваются. Покровы личинки сохраняются только на части основания преоральной лопасти и части спинной стороны тела. Если щупальца полностью не съедаются, то эпителий всех зон за исключением латеро-фронтальных сохраняется.

Преобразования *нервной системы* в метаморфозе форонид приводят к появлению дефинитивной нервной системы, в которой имеет место комбинация личиночных структур и структур, формирующихся *de novo*. Вместе с преоральной лопастью метаморфизирующее животное съедает и все нервные центры, связанные с преоральной лопастью: апикальный орган, фронтальный орган, медиальный и маргинальный нервы. Сохраняются дорсальные группы перикариев, связанные с дорсальными ветвями посторального нерва. Группы перикариев оказываются на спинной стороне тела ювенильного животного и соединяются друг с другом толстой поперечной комиссурой, так что формируется так называемый «комиссуральный мозг». В толще комиссуры на последующих стадиях обнаруживается гигантское нервное волокно, которое затем станет гигантским нервным волокном взрослого животного. В метаморфозе сохраняется также и малое нервное кольцо личинки. Щупальца личинки трансформируются, что приводит к изменению их иннервации. Формируются абфронтальные нервные пучки, а латерофронтальные оказываются не связанными ни с какими нервными трактами. Сохраняются и некоторые нейриты, иннервировавшие личиночное тело на его спинной стороне. Телотрох и связанные с ним нервные кольца полностью дегенерируют. Пищеварительный тракт личинки напрямую становится дефинитивной пищеварительной трубкой и, вероятно, сохраняет нервные элементы, появившиеся еще на личиночной стадии. В ходе метаморфоза апикальный орган у форонид полностью редуцируется и не входит в состав дефинитивной нервной системы. Традиционно считается, что полная утрата апикального органа характерна для вторичноротых животных, тогда как у первичноротых апикальный орган полностью или частично входит в состав нервной системы взрослого животного. С этой точки зрения форониды проявляют «вторичноротые» черты метаморфоза.

*Пищеварительная система* полностью наследуются в метаморфозе. Пищевод личинки дает начало глотке и пищеводу взрослого животного. Верхняя часть желудка сильно растягивается и трансформируется в преджелудок. Желудок личинки становится желудком взрослого животного. Вентральный печеночный вырост вворачивается внутрь желудка и постепенно переваривается. Пилорическая часть личинки дает пилорус взрослого животного. Проктодеум трансформируется в восходящую ветвь кишечника. У тех форонид, у которых телотрох втягивается внутрь восходящей ветви кишечника, в состав этой ветви входят покровы части дорсальной и вентральной сторон тела личинки, прилежащие к телотроху.

Преобразование *кровеносной системы*. Мощные токи жидкости внутри тела приводят к тому, что скопления эритроцитов распадаются на отдельные клетки, которые заполняют кольцевое пространство бластоцеля над кругом щупалец. Это кольцо представляет собой единственный (на этой стадии метаморфоза) лофофоральный сосуд. Его стенки образованы: снизу — свободной границей метацеля, сверху и изнутри — мышечными клетками бластоцеля, сбоку — этими же клетками и метацелем. Эритроциты, рассеянные в полости сосуда — гемоцеля, непосредственно контактируют с верхней ветвью протонефридия, которая в этом случае является частью нижней стенки сосуда. Позже этот единственный сосуд разделяется слоем мезенхимных клеток на два: верхний, маленький — восходящий и нижний, более крупный — нисходящий. Таким образом, мезосома взрослого животного формируется именно на этой стадии из мезоцеля и бластоцеля личинки. Бластоцель

представлен лофофоральными сосудами и обширным окологлоточным пространством. Последнее заполнено мезенхимными клетками, которые, оседая на базальном матриксе и свободной верхней границе метацеля, образуют у взрослого животного полную выстилку мезосомы в первом случае и диафрагму — во втором. После образования лофофорального сосуда при очередном сокращении тела животного, эритроциты из сосуда, стенки которого до конца еще не сформированы, заходят в обширное пространство между оральным мезентерием и пищеводом, образуя вентральный кровеносный сосуд. Это пространство образуется при опускании печеночного киля желудка вглубь метасомального выроста, вследствие чего свободная верхняя граница метацеля, будучи соединенной с печеночным выростом, увлекается вниз вместе с последним. Таким образом, границами вентрального сосуда являются: базальный матрикс на поверхности желудка и оттянутая вниз свободная верхняя граница метацеля. На более поздних этапах метаморфоза вентральный кровеносный сосуд разделяется оральным мезентерием на два сосуда: левый и правый латеральные. Это имеет место только на коротком участке пищевода, сразу под диафрагмой. А дальше вниз два сосуда сливаются в один, который смещается влево, занимая место левого латерального кровеносного сосуда. Правый латеральный сосуд появляется только в области печеночного выроста желудка и представляет собой щель между целомической выстилкой на поверхности желудка и базальным матриксом. Дальнейшие сокращения стенки тела животного и перистальтические сокращения стенок продольных кровеносных сосудов проталкивают эритроциты вниз к ампуле. Здесь кровеносные сосуды появляются между слоями клеток вентрального мезентерия личинки. От ампулы навверх эритроциты поднимаются по медиальному кровеносному сосуду.

Преобразование *полости тела* связано с изменением соотношения объемов разных ее частей. Предротовой целом, если имеется у личинки, то сохраняется и становится протоцелом взрослого животного. Объем мезоцеля существенно увеличивается. Целомические каналы в щупальцах принимают подковообразную форму. Края подковы смыкаются на фронтальной стороне щупальца, окружая центральный кровеносный капилляр. Туловищный целом заполняет весь вывернутый метасомальный карман. Вентральный мезентерий личинки дает начало оральному и анальному мезентериям взрослого животного. Интеринтестинальный и латеральные мезентерии появляются на последних этапах метаморфоза в результате пролиферации клеток целомической выстилки. Объем бластоцеля уменьшается. Бластоцель передней части преоральной лопасти исчезает вместе с нею. Та часть бластоцеля, которая лежит дорсальнее теменной пластинки, вместе с кольцевым бластоцелом над кругом щупалец входит в состав единого лофофорального кровеносного сосуда. Бластоцель между стенкой тела и выстилкой туловищного целома исчезает из-за сближения эпителиев.

*Мускулатура личинки* полностью перестраивается. Все мышечные пучки, связанные с бластоцельными пространствами личинки, дегенерируют и фагоцитируются. Однако, у тех личинок, щупальца которых в метаморфозе не утрачиваются, часть мышц-элеваторов щупалец сохраняется и встраивается в целомическую выстилку мезоцеля. Относительно продолжительное время в метаморфозе сохраняются депрессоры преоральной лопасти и ретракторы туловища, сокращение которых обеспечивает укорачивание передне-задней оси тела личинки и формирова-

ние нового плана строения. На более поздних этапах метаморфоза эти мышцы дегенерируют.

**Проблема исходного жизненного цикла Bilateria** подразумевает несколько ключевых вопросов, в том числе: было ли развитие прямым (из яйца выходит ювенильное животное, внешне похожее на взрослый организм) или непрямым (в жизненном цикле присутствует стадия личинки), а также если развитие было непрямым, то как выглядела личинка? Несмотря на удивительное морфологическое разнообразие, планктонные личинки беспозвоночных обнаруживают некоторые черты морфологического сходства: у всех них имеются ресничные шнуры, организованные сходным образом, а так же нервный центр — апикальный орган. Обусловлено ли это сходство родством или приобретено в ходе жизни в сходных условиях среды — в планктоне? На вопрос о происхождении жизненных циклов Bilateria существует две основные точки зрения: гипотеза конечной надставки (или «ларва-фёст» гипотеза) и гипотеза «интеркаляции». Согласно первой гипотезе личиночная стадия является исходной в жизненном цикле (larva first), а взрослое животное появляется в ходе трансформации личиночного организма. Согласно второй гипотезе развитие было прямым, а личиночная стадия в жизненном цикле появляется вторично в силу ряда причин (например, для расселения).

Личинки форонид — актинотрохи — плавают в толще воды и совсем не похожи на донных червеобразных взрослых животных. Устроены личинки форонид чрезвычайно сложно. Так, в составе личиночной нервной системы имеется настоящий сложноустроенный мозг и многочисленные крупные нервы. Компетентная личинка форонид обладает развитой мускулатурой, сложно дифференцированным пищеварительным трактом и развитой кровеносной системой. Превращение личинки во взрослое животное происходит в ходе катастрофического метаморфоза: личинка поедает свой мозг, сложная мускулатура претерпевает перестройку и частичную дегенерацию, пищеварительный тракт значительно перестраивается, некоторые его отделы перевариваются, посторальный ресничный шнур либо поедается вместе с личиночными щупальцами, либо слущивается и поедается. Строение компетентной личинки и характер метаморфоза позволяет рассматривать компетентную личинку форонид не как настоящую личинку, но как ювенильное животное.

Согласно мнению некоторых российских исследователей только радиально симметричные стадии (бластула и ранняя гастрюла) имеют сходную организацию и только они могут называться настоящими личинками. Все последующие билатерально симметричные стадии представляют собой поднятые в толщу воды ювенили. Согласно этому мнению в исходном типе жизненного цикла билатерий происходило наружное осеменение, в толще воды формировалась бластула и гастрюла, которые затем оседали на дно. Осевшая ювениль начинала ползать, приобрела билатеральную симметрию, формировался рот и анус. У большинства современных билатерий ювенили поднимались в толщу воды и становились так называемыми вторичными личинками, как это, по-видимому, имело место у форонид.

Детали метаморфоза личинок, а так же особенности анатомии взрослых животных позволяют предполагать возможные пути **эволюции плана строения форонид**. По-видимому, форониды произошли от олигомерного предка, имевшего специализированный щупальцевый аппарат — лофофор. Тело предка форонид было подразделено на три отдела: просому (предротовую область), мезосому

(часть тела, связанная со щупальцевым аппаратом) и метасому (туловищный целом). При этом туловищный целом был подразделен на два сегмента, между которыми имелся диссепимент, несущий воронки пары метанефридиев. Предки форонид были донными малоподвижными организмами, которые выставляли щупальца в толщу воды и улавливали частицы пищи. Для защиты от хищников эти животные могли временно закапываться в грунт благодаря активному сокращению мускулистой брюшной поверхности. Этот временный поведенческий модус закрепился как эволюционный тренд и дал начало новому плану строения форонид. В метаморфозе форониды рекапитулируют этот гипотетический эволюционный путь, закапываясь подвижной вентральной стороной тела в грунт. Втянутый внутрь брюшного выроста диссепимент между сегментами тела дал начало необычным латеральным мезентериям форонид. Они сохранили воронки метанефридиев, как это имеет место у типичных метамерных животных, например, у аннелид. Сходное происхождение латеральных мезентериев предложено и для ближайших родственников форонид — брахиопод.

# Таксономическое разнообразие и мировая фауна форонид

Форониды широко распространены по всему Мировому океану: от арктических широт до тропиков и субтропиков. Форониды зачастую образуют огромные поселения большой плотности — до 100 000 экз./кв.м. или даже больше. Из-за большой численности форониды доминируют в некоторых морских сообществах (особенно на мягких грунтах) и определяют их состав. В некоторых регионах говорят о явлении «форонидизации» — активной экспансии форонид в ранее неосвоенные местообитания. Таким образом, форониды являются видами-эдификаторами, и их изучение необходимо для проведения гидробиологических исследований и понимания функционирования морских экосистем. Личинки форонид живут в планктоне от нескольких недель до нескольких месяцев. В тех акваториях, где численность взрослых форонид чрезвычайно велика, их личинки могут составлять более 10% общей численности зоопланктона. Видовая идентификация форонид сопряжена с большими трудностями, поскольку требует изготовления серий гистологических срезов разных участков тела взрослых животных и построения 3D реконструкций отдельных органов. В то же время определительные признаки имеют очень большую вариативность и зачастую зависят от размеров тела, места обитания, сезона размножения и т.д. В мировом регистре морских животных (World Register of Marine Species) значится 13 валидных видов форонид. Однако, вместе со всеми синонимами число видов в типе *Phoronida* достигает 30. Важно отметить, что описанных «видов» актинотрох форонид известно еще больше — около 48. У форонид компетентные личинки имеют характерный набор морфологических черт и если он не совпадает ни с одним из уже описанных, то можно говорить, что личинка принадлежит неизвестному виду. Это утверждение подтверждается и молекулярно-генетическими данными последних лет, согласно которым в разных акваториях обнаруживаются актинотрохи с уникальными генетическими последовательностями. Кроме того, личинки со сходным набором морфологических признаков были описаны в разное время из разных акваторий Мирового океана. Это касается, например, личинок *Phoronis architecta* вида форонид, который в настоящее время рассматривается как младший синоним *Phoronis psammophila*. Хотя вид *P. architecta* в настоящее время не валиден, его личинки имеют существенные морфологические отличия от личинок, принадлежащих *P. psammophila*. Более того, актинотрохи, обладающие выразительной морфологией личинок *P. architecta*, были обнаружены в самых разных акваториях разными исследователями в разное время. Сходная ситуация характерна и для некоторых других личинок форонид.

Форониды впервые были описаны в 1846 году. Это была находка личинки *Phoronis muelleri*, которая была описана как половозрелая особь под видовым названием *Actinotrocha branchiata*. Спустя 10 лет были описаны взрослые форониды — *Phoronis ovalis* Wright, 1856. Связь между актинотрохами и взрослыми форонидами была показана А.О. Ковалевским, который проследил метаморфоз ли-



чинок форонид и показал их превращение в червеобразного донного червя. С момента первого описания по недавнее время личинки форонид продолжали описываться под разными родовыми названиями, что порождало еще большую путаницу в таксономии форонид.

В настоящее время предложено при описании актинотрох давать им видовые названия того вида, которому они принадлежат, и родовое «Actinotrocha». Латинские названия личинок решено не выделять курсивным шрифтом, как это принято делать для валидных таксономических групп ранга рода и вида.

Географическое распространение форонид очень широко. Они обнаружены в разных широтах и во всех акваториях Мирового океана за исключение антарктических широт. Традиционно считается, что большинство видов форонид — космополиты. Один вид может обитать в Белом море, у Гавайских островов, вблизи атлантического побережья тропической Африки и у побережья Новой Зеландии. Однако, некоторые виды обитают только в тропических и субтропических широтах и не заходят в более высокие или низкие широты. Другие виды, преимущественно распространены в бореальной и нотальной зонах Мирового океана.

Таблица 1.

Взрослые форониды и их личинки

| Взрослое животное   | Личинка   |
|---|---|
| <i>Phoronis ijimai</i> Oka, 1897                          | <i>Actinotrocha vancouverensis</i> Zimmer, 1964     |
| <i>Phoronis psammophila</i> Cori, 1889                    | <i>Actinotrocha sabatieri</i> Roule, 1896           |
| <i>Phoronis pallida</i> Silen, 1952                       | <i>Actinotrocha pallida</i> Schneider, 1862         |
| <i>Phoronis muelleri</i> Selys-Longchamps, 1903           | <i>Actinotrocha branchiata</i> Müller, 1846         |
| <i>Phoronis hippocrepia</i> Wright, 1856                  | <i>Actinotrocha hippocrepia</i> Silen, 1954         |
| <i>Phoronis ovalis</i> Wright, 1856                       | лецитотрофная ползающая личинка Silen, 1954         |
| <i>Phoronis australis</i> Haswell, 1883                   | <i>Actinotrocha australis</i> Temereva et al., 2016 |
| <i>Phoronis svetlanae</i> Temereva et Malakhov, 1999      | личинка неизвестна                                  |
| <i>Phoronis emigi</i> Hirose et al., 2014                 | личинка неизвестна                                  |
| <i>Phoronis embryolabi</i> Temereva et Chichvarkhin, 2017 | личинка неизвестна                                  |
| <i>Phoronis savinkini</i> Temereva et Neklyudov, 2018     | личинка неизвестна                                  |
| <i>Phoronopsis malakhovi</i> Temereva, 2000               | <i>Actinotrocha malakhovi</i> Temereva, 2000        |
| <i>Phoronopsis albomaculata</i> Gilchrist, 1907           | <i>Actinotrocha albomaculata</i> Temereva, 2009     |
| <i>Phoronopsis californica</i> Hilton, 1930               | <i>Actinotrocha californica</i> Zimmer, 1978        |
| <i>Phoronopsis harmeri</i> Pixell, 1912                   | <i>Actinotrocha harmeri</i> Zimmer, 1964            |

**Определительные признаки взрослых форонид.** Поскольку морфология форонид довольно бедна признаками, то достоверно можно определить только родовую принадлежность животных. Виды рода *Phoronis* отличаются от видов рода *Phoronopsis* отсутствием воротничка — складки тела, которая прикрывает основание лофофора. Воротничок может быть по-разному выражен у видов рода *Phoronopsis*: он может быть хорошо заметен и с оральной стороны, и с анальной; или выражен только с анальной стороны; или может быть наклонен под углом к продольной оси тела. Регионализация мягкого тела специфичная у двух видов —

*P. embryolabi* и *P. pallida* — и может быть использована в качестве определительного признака.

Большое значение для определения имеет характер субстрата, на котором животное обитает. Все виды рода *Phoronopsis* — это роющие фороиды; среди рода *Phoronis* есть как роющие, так и сверлящие виды. Особый тип субстрата характерен для *Phoronis australis*, который поселяется в толще трубок цериантарий. Этот признак используется как видоспецифический, однако, описаны находки особей, имеющих сходное строение лофофора, которые обитают в толще мягкого субстрата. Возможно, это представители неизвестного вида фороид.

Форма лофофора и число щупалец считаются специфичными для конкретного вида. Поскольку многие фороиды имеют подковообразный и простой спиральный лофофор, то его сложно использовать для видовой идентификации. Однако, овальный лофофор имеется только у *Phoronis ovalis*, сложный спиральный (с 3–4 оборотами) — только у *P. australis*, а хеликоидальный — только у *Phoronopsis californica*. Признак формы лофофора не может быть применен для определения ювенильных или регенерирующих животных. У большинства фороид имеется только одна зона закладки новых щупалец — анальная, однако у *Phoronis muelleri* описана еще и оральная зона, наличие которой является специфичным признаком этого вида.

Для точной идентификации вида и его корректного описания необходимо изготовление полных серий гистологических срезов различных участков мягкого тела: головного, переднего туловищного и заднего туловищного. На поперечных срезах через передний туловищный участок тела у разных видов фороид можно обнаружить два (правое и левое) или одно (левое) нервное волокно. Число и диаметр гигантских нервных волокон имеет систематическое значение. Нервные волокна проходят в толще эпителия напротив латеральных мезентериев. У большинства фороид диаметр нервных волокон не превышает 10 мкм (4–9 мкм) и они могут быть обнаружены только при помощи иммерсионного объектива. Однако у некоторых фороид диаметр нервных волокон весьма значителен — 30–40–50 мкм.

На гистологических срезах изучают строение и расположение лент продольной мускулатуры. У фороид продольная мускулатура может быть перьевидного типа, кустистого и особого «паллидного типа» (см. выше). Имеет значение число лент продольной мускулатуры в каждой камере целома переднего туловищного участка тела. Это один из самых переменных определительных признаков. Например, число лент в правой оральной камере у одного вида может варьировать в диапазоне 13–33, а у другого — 21–55. Число лент рассчитывается по формуле:

|                              |                     |            |                               |
|------------------------------|---------------------|------------|-------------------------------|
|                              | оральный мезентерий |            |                               |
| левый латеральный мезентерий | число лент          | число лент | правый латеральный мезентерий |
|                              | число лент          | число лент |                               |
|                              | анальный мезентерий |            |                               |

У двух видов фороид некоторые из мезентериев могут отсутствовать, что является для них определительным признаком. Так, у *Phoronis ovalis* отсутствуют оба латеральных мезентерия, а у *P. muelleri* — левый латеральный мезентерий. Определить левую и правую камеры целома у видов, имеющих только одно (всегда левое) гигантское нервное волокно очень просто. Подходящий к нервному волокну

мезентерий — левый латеральный, тогда ближайшая к этому мезентерию камера, содержащая кровеносный сосуд — левая оральная, а камера без сосуда — левая анальная. Соответственно, еще одна граница левой оральной камеры — оральный мезентерий, а левой анальной — анальный мезентерий. Оставшийся мезентерий — правый латеральный, который делит правую камеру целома на оральную (прилежащую к оральному мезентерию) и анальную (прилежащую к анальному мезентерию). У видов с двумя нервными волокнами определить камеры целома труднее: начинающему исследователю сначала даже сложно понять, какой из мезентериев, подходящих к нервным волокнам, правый, а какой — левый.

У всех форонид за одним исключением (*Phoronis ovalis*) один из трех продольных сосудов (правый) редуцирован на большем протяжении тела и на поперечных срезах через середину тела можно увидеть только два кровеносных сосуда: левый и медиальный. Однако, в заднем туловищном участке, где расположены гонады, третий продольный сосуд имеется. У *P. ovalis* на поперечных срезах через середину тела видны все три продольных сосуда.

Для того чтобы определить камеры целома необходимо выяснить, какой из присутствующих на срезе двух кровеносных сосудов медиальный, а какой левый латеральный. Первый располагается ближе к интеринтестинальному мезентерию, как правило, имеет узкий просвет и толстые стенки с внутренней выстилкой. Второй расположен дальше от интеринтестинального мезентерия, имеет широкий просвет и тонкие стенки. Медиальный кровеносный сосуд располагается в правой анальной камере целома, которая ограничена анальным и правым латеральным мезентериями. Левый латеральный сосуд проходит в левой оральной камере целома, которая ограничена оральным и левым латеральным мезентериями. Две камеры целома, в которых нет кровеносных сосудов, называются правой оральной и левой анальной. Первая ограничена правым латеральным и оральным мезентериями, вторая — анальным и левым латеральным.

Самым сложным и самым информативным определительным признаком является строение метанефридиев. Для их корректного описания необходимо получить 3D реконструкцию на основе серии срезов головного конца тела. Поскольку для некоторых раздельнополых видов описан половой диморфизм в строении метанефридиев, то необходимо сделать их реконструкции для самок и самцов. Значение для видовой идентификации имеют форма канала нефридия, число и расположение ресничных воронок, положение нефридиопора относительно ануса.

Для правильной видовой идентификации и корректного описания необходимо определить пол животного. Это делают по гистологическим срезам через задний туловищный участок тела. Среди форонид есть раздельнополые и гермафродитные виды. У гермафродитов яйцеклетки развиваются с оральной стороны левого латерального сосуда, спермии — с анальной стороны того же сосуда. У раздельнополых видов половые клетки, как правило, развиваются и в левой (вокруг левого латерального сосуда) и в правой (вокруг правого латерального сосуда) камерах целома.

На поперечных срезах через лофофор изучают строение половых желез: нидементальных желез и лофофоральных органов. Оба типа желез представляют собой парные образования, расположенные в лофофоральной вогнутости, вдоль внутреннего ряда щупалец и представляющие собой сильно разросшийся эпителий внутреннего ряда щупалец и дна лофофоральной вогнутости. Лофофораль-

ные органы развиты у видов гермафродитов и самцов раздельнополых видов. Нидаментальные железы имеются только у тех видов, для которых известно вынашивание яиц на лофофоре. Яйца и эмбрионы склеиваются секретом нидаментальных желез в эмбриональные скопления (одно или два), которые хорошо заметны в кроне щупалец. Наличие и строение лофофоральных органов и нидаментальных желез используется для видовой идентификации.

**Определительные признаки личинок форонид.** Достоверно определить видовую принадлежность возможно только для компетентных личинок, готовых к метаморфозу. Как указано выше, по особенностям морфологии можно определить принадлежность личинок «типу 1» или «типу 2». Есть мнение, что определить родовую принадлежность личинок можно по наличию или отсутствию замкнутого целомического цилиндра под теменной пластинкой апикального органа. Если такой цилиндр есть, то личинка принадлежит роду *Phoronopsis*, если его нет, то роду — *Phoronis*. При этом, во втором случае часто у личинок обнаруживаются различные тяжи клеток под теменной пластинкой, однако, они никогда не формируют замкнутый цилиндр.

Определительное значение имеют размеры тела: до 1 мм или более 1 мм; число и форма щупалец: длинные и многочисленные или короткие и не более 20. Здесь, однако, имеется исключение: личинка *P. australis*, который демонстрирует репродуктивный паттерн № 2 и вынашивает личинок на лофофоре, на ранней стадии имеет более 20 щупалец. Это, вероятно, связано с наличием большого числа щупалец у взрослых представителей этого вида. Наличие или отсутствие зачатков дефинитивных щупалец так же важно для идентификации видовой принадлежности актинотрох. Большое значение для определения типа личинки (что, в свою очередь важно для реконструкции особенностей репродуктивных паттернов) имеет характер покровов — плотные они и пигментированные или тонкие и прозрачные. У актинотрох «тип-2» плотные покровы могут быть характерным образом пигментированы. Расположение пигментных пятен, их форма и цвет являются определительным признаком. Например, личинки *P. ijimai* имеют две пары ярко-черных пигментных пятен, расположенных по краю преоральной лопасти. У компетентных актинотрох хорошо видны ярко красные скопления эритроцитов. Их число и расположение специфично для личинок разных видов. Печеночный вырост у большинства актинотрох непарный и вентральный (рис. 22В) и только у личинок *P. muelleri* он парный и формирует два латеральных выроста. Сам желудок может быть чрезвычайно объемистым, тонкостенным и занимать более 80% объема воротничка и туловища. Такие актинотрохи обнаружены в зал. Восток Японского моря, у побережья Сахалина (рис. 23В), в зал. Кус Бей (побережье штата Орегон, США) (рис. 23Б). Они имеют весьма своеобразный внешний вид и видовая принадлежность для большинства из них не установлена. Комбинация всех перечисленных признаков позволяет довольно точно на морфологическом уровне идентифицировать видовую принадлежность актинотрох. Поскольку многие морфологические особенности становятся неразличимы после фиксации личинок, то большое значение для их идентификации имеют фотографии личинок в прижизненном состоянии в падающем и проходящем свете. В первом случае на фотографиях можно определить прозрачность покровов, цвет пигментных зон, расположение и число скоплений эритроцитов, а во втором — детали анатомической организации.

# Благодарности

Автор выражает искреннюю признательность всем, кто помогал в получении нового материала, использованного при подготовке данной работы: Василию Радашевскому, Алексею Чернышеву, Александру Басину, Светлане Маслаковой, Ивану Марину, Анастасии Майоровой, Валентине Куликовой, Александру Ржавскому, Анне Жадан, Александру Цетлину, Игорю Жиркову, Наталье Будаевой, Елене Воронежской, Константину Дудке, Сергею Горину, Антону Чичвархину, Александру Савченко, Варваре Кроленко. 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 и Александру Вадимовичу Ересковскому за ценные комментарии к рукописи. Низжайше благодарю своего мужа и издателя Кирилла Глебовича Михайлова за всё.

Спасибо Российскому Научному Фонду (РНФ: 18-14-00082) за финансирование моих научных проектов — это важно для организации экспедиций и поддержки нашего научного коллектива.

# Рекомендуемая литература

- Малахов В.В., Богомолова Е.В., Кузьмина Т.В., Темерева Е.Н. 2019. Эволюция жизненных циклов Metazoa и происхождение пелагических личинок // Онтогенез. Т.50. № 6. С.383–397.
- Темерева Е.Н. 2005. Форониды // Биота Российских вод Японского моря. Т.3: Брахиоподы и форониды. Владивосток: Дальнаука. С.50–136.
- Hyman L.H. 1959. The invertebrates. Vol.5. Smaller Coelomate Groups. New York McGraw-Hill.
- Herrmann K. 1997. Phoronida // F.W. Harrison, R.M. Woollacott (eds.). Microscopic Anatomy of Invertebrates. Vol.13: Lophophorates, Entoprocta, and Cycliophora. NY: Willey-Liss. P.207–235.
- Temereva E.N. 2017. Ground plan of the larval nervous system in phoronids: evidence from larvae of viviparous phoronid // Evolution and Development. Vol.19. No.4–5. P.171–189.
- Temereva E.N. 2018. Oogenesis in the viviparous phoronid, *Phoronis embryolabi* // Journal of Morphology. Vol.279. No.2. P.199–215.
- Temereva E.N. 2019. Myoanatomy of the lophophore in adult phoronids and the evolution of the phoronid lophophore // Biological Bulletin. Vol.237. No.6. P.270–282.
- Temereva E.N., Malakhov V.V. 2012. Embryogenesis in phoronids // Invertebrate Zoology. Vol.8. No.1. P.1–39.
- Temereva E., Malakhov V. 2015. Metamorphic remodeling of morphology and the body cavity in *Phoronopsis harmeri* (lophotrochozoa, phoronida): the evolution of the phoronid body plan and life cycle // BMC Evolutionary Biology. Vol.15. No.229. P.1–28.