

ЭВОЛЮЦИОННАЯ МОРФОЛОГИЯ И ЭМБРИОЛОГИЯ

УДК 594.6

РАЗВИТИЕ ФОРОНИД (PHORONIDA, LOPHOPHORATA)

Е.Н. Темерева, В.В. Малахов

Аннотация

Форониды – отдельный тип морских беспозвоночных, положение которого на филогенетическом древе Bilateria до сих пор остается предметом острых дискуссий. Традиционно форонид сближают со вторичноротыми животным, однако согласно последним молекулярно-филогенетическим исследованиям, форониды стоят ближе к трохофорным животным, образуя вместе с ними единую группу Lophotrochozoa. Статья представляет собой попытку обобщения существующей информации по развитию форонид. В работе рассмотрены три типа развития, характерные для форонид и связанные с размерами тела животных и, как следствие, с размерами яйца: голопелагическое, развитие с вынашиванием, лецитотрофное. Дробление у форонид протекает по радиальному типу. Те или иные модификации дробления связаны с принадлежностью к разным типам развития. Мезодерма формируется из двух зачатков: переднего и заднего. Передний мезодермальный зачаток формируется путем иммиграции клеток, а задний – энтероцельным путем. Молодая личинка имеет три ресничных шнура: предротовой, постротовой и телотрох. В результате развития формируются личинки трех типов. В работе отмечены общие закономерности строения и особенности поведения личинок у видов с голопелагическим развитием и у видов с вынашиванием.

Ключевые слова: Phoronida, Lophophorata, эмбриональное развитие, личиночное развитие, строение личинки.

Введение

Форониды – отдельный тип морских беспозвоночных, положение которого на филогенетическом древе Bilateria до сих пор остается предметом дискуссий. Согласно классическим представлениям [1–9], форониды – группа, близкая к вторичноротым животным (иглокожим и полухордовым) и занимающая место в основании древа Bilateria. В пользу этих представлений свидетельствуют имеющиеся данные классической эмбриологии, морфологии и сравнительной анатомии. Однако согласно современным данным молекулярной филогенетики форониды и брахиоподы рассматриваются как группа, близкая к типичными трохофорным животным – аннелидам и моллюсками, вместе с которыми они образуют надтиповой таксон Lophotrochozoa [10, 11]. Целью настоящей работы является обобщение существующих знаний по эмбриональному и личиночному развитию форонид.

1. Классификация типов развития

У форонид можно выделить 3 основных типа развития (см. [12]). Воспользуемся этой классификацией, дополнив и расширив ее.

Голопелагическое развитие (тип 3 по [12]). Яйца мелкие (около 80 мкм), многочисленные (плодовитость измеряется тысячами). Нерест происходит оплодотворенными яйцеклетками, все развитие, начиная с первых стадий дробления, происходит в толще воды. Личинки планктотрофные, крупные (достигают размеров более 1 мм), прозрачные, как правило, медленно плавающие, с большим числом щупалец (больше 20). Известно для *Phoronis pallida* Silen, 1952, *Phoronis muelleri* Selys-Longchamps, 1903, *Phoronopsis harmeri* Pixell, 1912.

Развитие с вынашиванием (тип 2 по [12]). Яйца крупные (не менее 100 мкм), плодовитость измеряется десятками и сотнями. После оплодотворения эмбрионы вынашиваются в специальных скоплениях в кроне щупалец до стадии молодой личинки, к свободному существованию переходят личинки – актинотрохи. Личинки планктотрофные, мелкие (менее 1 мм), непрозрачные, быстро плавающие, с небольшим числом щупалец (максимальное число щупалец 14). Известно для *Phoronis ijimai* Oka, 1897, *Phoronis australis* Haswell, 1883, *Phoronis hippocrepi* Wright, 1856, *Phoronis psammophila* Cori, 1889.

Лецитотрофное развитие (тип 1 по [12]). Яйца крупные (более 125 мкм), малочисленные (плодовитость 10–20 яиц на особь). Эмбрионы развиваются внутри материнской трубки и дают начало ползающим не питающимся личинкам. Известно для одного вида *Phoronis ovalis* Wright, 1856.

2. Голопелагическое развитие

Этот тип развития исследован на трех видах форонид: *Ph. harmeri* [13–15], *P. pallida* [16], *P. muelleri* [17, 18]. Зиммер [19] считает, что развитие яйца форонид начинается с момента его выброса в морскую воду, что служит пусковым механизмом, инициирующим эмбриогенез. Данные наших наблюдений [15], а также данные Сели-Лоншан [20] и Раттенбари [13] показывают, что деления созревания и даже первые деления дробления могут начинаться внутри материнского организма. Нами был обнаружен эмбрион на стадии 4-х бластомеров в канале нефридия самки *Ph. harmeri*. Тем не менее большинство оплодотворенных яйцеклеток действительно приступают к дроблению во внешней среде.

Только что вышедшие в воду яйца окружены прозрачной слегка сморщенной оболочкой толщиной 7–9 мкм (рис. 1, А). Спустя 10–15 мин контуры оболочки разглаживаются. Первое деление дробления протекает в меридиональном направлении и слегка неравномерно: один из бластомеров немного крупнее другого (рис. 1, В). Неравномерность первого деления известна и для некоторых других видов форонид [12, 21, 22]. Зачастую бластомеры отходят друг от друга, растягивая оболочку яйца, а затем опять сходятся (рис. 1, С). У *Ph. harmeri* промежуток между делениями составляет 20–24 мин. Борозды второго деления дробления также располагаются в меридиональном направлении (рис. 1, D). Начало второго деления в двух бластомерах может не совпадать, так что на короткое время может возникать стадия 3-х бластомеров (обычно первым начинает делиться меньший бластомер).

Третье деление слегка асинхронно. Борозды третьего деления дробления располагаются экваториально. Расположение 8 бластомеров типично для радиального дробления: 4 анимальных бластомера лежат строго над 4-мя вегетативными (рис. 1, E). По данным Херрманна [18], у *Phoronis muelleri* борозды третьего деления дробления проходят под некоторым углом (от 0 до 45°) к анимально-вегетативной оси зародыша. В результате этого получившиеся анимальные и вегетативные бластомеры оказываются расположенными не строго друг над другом, а смещены относительно друг друга на некоторый угол [18] (рис. 2, а–с). По мнению автора, этот факт не является свидетельством спирального дробления [18]. Интересно, что и в работе Зиммера [19] описаны 8-клеточные эмбрионы *Ph. harmeri*, в которых анимальные и вегетативные бластомеры смещены относительно друг друга. Вероятно, эти случайные смещения бластомеров послужили причиной того, что в часто цитируемой работе Раттенбари [13] дробление форонид характеризуется как спиральное.

Четвертое и последующие деления протекают асинхронно: как правило, анимальные клетки опережают вегетативные. Борозды четвертого деления закладываются меридионально, однако уже в процессе деления бластомеры раздвигаются так, что внутри зародыша появляется полость (рис. 1, F). 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 появляются жгутики, и бластула начинает двигаться. Бластула *Ph. harmeri* имеет форму правильного шара диаметром 260–270 мкм (рис. 1, G–I). На анимальном полюсе стенка бластулы имеет толщину 40–50 мкм, а на вегетативном – 120–140 мкм (рис. 1, I). У *P. muelleri* бластула слегка вытянута в направлении анимально-вегетативной оси (рис. 2, d). 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: 5 и 9 мкм соответственно (рис. 2, d).

Все клетки бластулы несут жгутики. Сначала жгутики выглядят одинаковыми по всему периметру бластулы. Однако уже через 12 ч после начала дробления у бластулы *Ph. harmeri* становится заметен хохолок более длинных ресничек на анимальном полюсе (рис. 3, A). Этот хохолок представляет собой зачаток теменного султанчика. Бластулы плавают анимальным полюсом вперед, вращаясь вокруг анимально-вегетативной оси против часовой стрелки. У *P. muelleri* теменная пластинка становится заметна на стадии ранней гастрюлы (рис. 2, e).

Первым признаком гастрюляции является уплощение поверхности бластулы на вегетативном полюсе – формирование так называемого «вегетативного плато» (рис. 1, J; 3, B). Со дна плато внутрь бластоцеля начинают выселяться отдельные клетки (рис. 1, J; 3, B). Позднее они оседают на внутренней поверхности по всему периметру зародыша (см. рис. 3, C–I). Вероятно, эти клетки можно отнести к мезенхимным: они формируют мускулатуру будущей личинки,

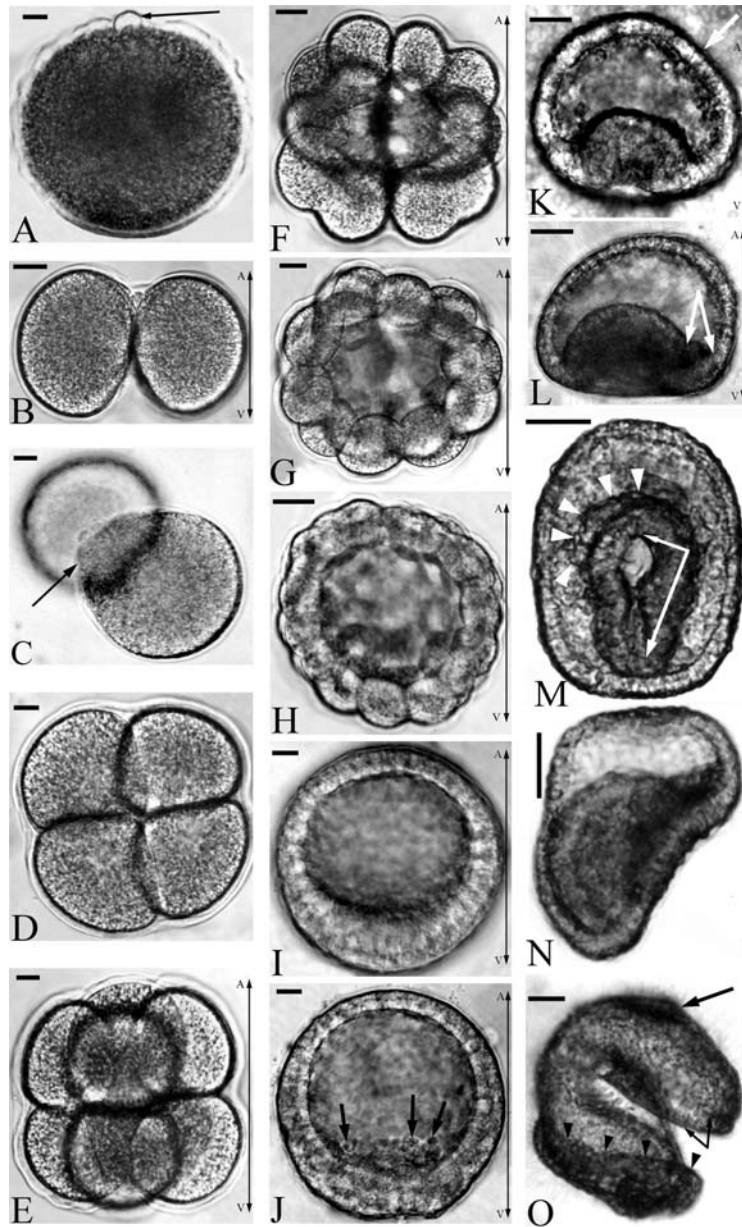


Рис. 1. Развитие *Phoronopsis harmeri* (цит. по [15]). А – оплодотворенная яйцеклетка с полярным тельцем (указано стрелкой). В – стадия двух бластомеров (левый слегка больше правого). С – два бластомера, отошедшие друг от друга. У одного из них образуется выпячивание (стрелка), направленное в сторону другого. D – стадия четырех бластомеров. E – стадия восьми бластомеров. F – четвертое деление дробления, появляется небольшая полость внутри зародыша. G, H – клеточная бластула с обширным blastoцелом внутри. I – целобластула: эпителий вегетативного полюса сильно утолщен. J – начало гастрюляции, образование плато гастрюлы. Видны выселяющиеся в полость blastoцеля клетки (указаны стрелками). K – ранняя гастрюла с анимальным плато (стрелка). L – образование переднего мезодермального зачатка. M – гастрюла с вытянутым blastoпором (стрелки). Видны отдельные клетки переднего мезодермального зачатка (показаны короткими стрелками). N – эмбрион с вздутой передней частью – будущей преоральной лопастью. O – молодая актинотроха с теменным султанчиком (стрелка) и двумя ресничными шнурами: преоральным (две стрелки) и посторальным (короткие стрелки). Масштаб: А, С–Е = 10 мкм; В, F, G = 20 мкм; H–J = 30 мкм; K–O = 50 мкм

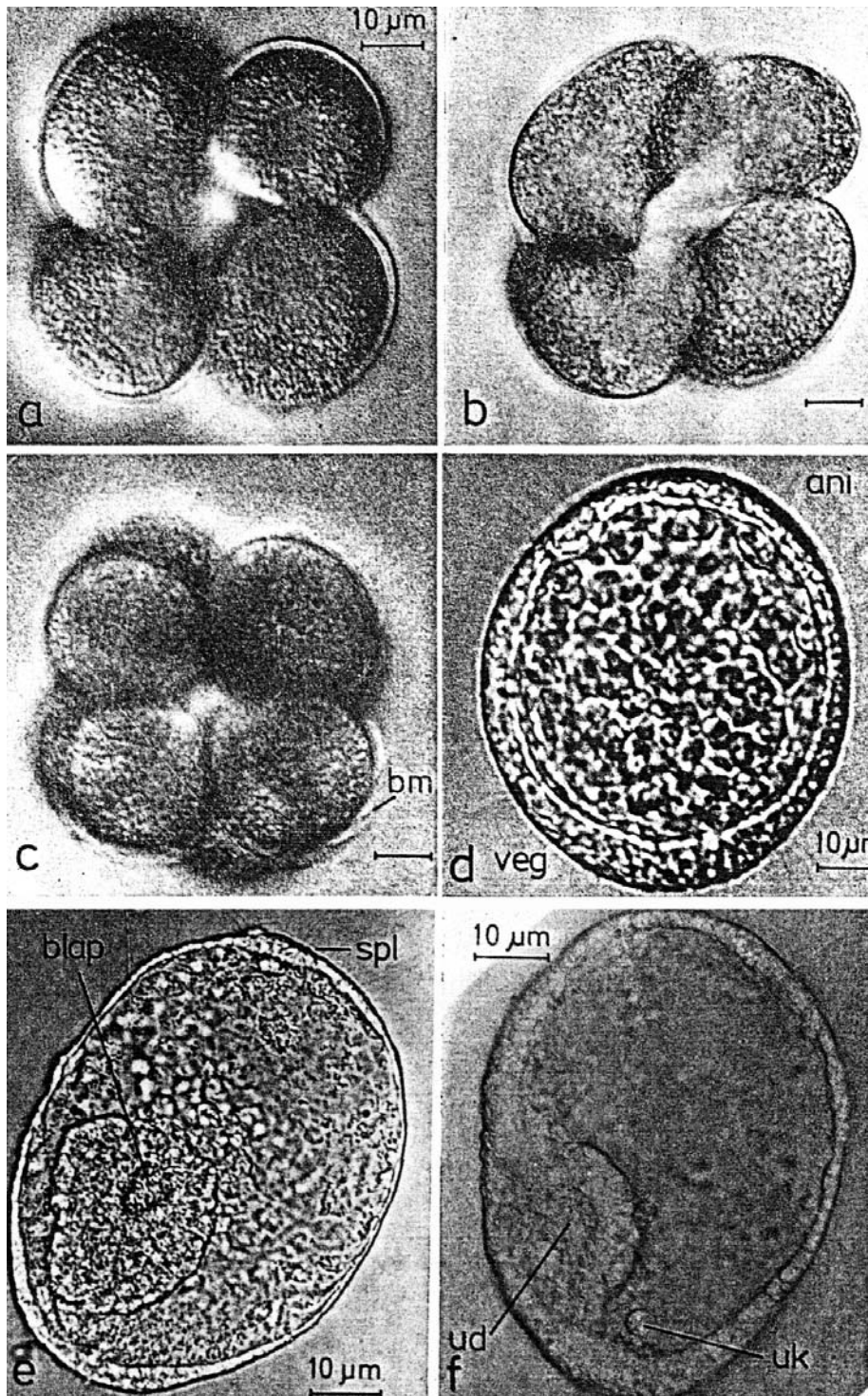


Рис. 2. Некоторые стадии развития *P. muelleri* (цит. по [18]): а, б – начало третьего деления дробления (на (б) видно смещение бластомеров относительно друг друга); с – стадия восьми бластомеров (вид с анимального/вегетативного полюса); д – овальная целобластула; е, ф – ранняя гаструла с апикальной пластинкой (spl), бластопором (blap) и первыми «мезодермальными» клетками (uk)

всегда располагаются в бластоцеле и не участвуют в формировании выстилки целома. Эти же клетки у ранней гастрюлы *P. muelleri* описывает Херрманн [18], называя их «прозародышевыми» (Urkeimzellen). Однако, по его мнению, эти клетки входят в состав мезодермы.

Гастрюляция протекает путем инвагинации (рис. 1, К, 3, С). Одновременно с гастрюляцией происходит изменение формы зародыша. Апикальный пучок ресничек смещается вперед, а сама анимальная поверхность уплощается, формируя «анимальное плато» (рис. 1, К, 3, С).

Бластопор первоначально представляет собой небольшое округлое отверстие в центре вегетативной поверхности зародыша. Первоначально он имеет округлую форму, а затем он вытягивается в переднезаднем направлении. При этом бластопор занимает почти всю заднюю половину брюшной (вегетативной) поверхности зародыша (рис. 1, М). Боковые края бластопора начинают сближаться, и он замыкается сначала посередине, а позднее – и в задней части (рис. 3, Е). Сохранившееся от бластопора отверстие, соответствующее его передней части, становится ртом.

На стадии вытянутого бластопора начинается формирование переднего зачатка мезодермы (рис. 1, L; 3, D). Его образуют клетки, выселяющиеся в полость бластоцеля из передней стенки архентерона. Сначала передний мезодермальный зачаток представляет собой компактный клеточный конгломерат. Позднее клетки формируют подковообразную массу, охватывающую переднюю часть архентерона спереди и с боков (рис. 3, Е). После полного замыкания бластопора внутри наиболее массивной предротовой части подковообразного мезодермального зачатка схизоцельным способом появляется полость (рис. 1, М; 3, F). От концов подковы вниз, в посторальную часть зародыша вдоль его латеральных сторон тянутся два тяжа мезодермальных клеток (рис. 1, N; 3, G).

Передняя часть личинки увеличивается в размерах, приобретая из-за большого объема бластоцеля пузыревидную форму (рис. 1, N; 3, G). Предротовая часть нависает над ротовым отверстием спереди, формируя зачаточную головную лопасть (рис. 3, H, I). Нижняя (то есть нависающая надо ртом) поверхность головной лопасти уплощается, в результате чего головная лопасть постепенно приобретает характерную форму капюшона. При этом формируется уплощенное воронкообразное углубление – вестибулум, на дне которого открывается ротовое отверстие – остаток бластопора. Фронтальная поверхность головной лопасти оказывается вдвинутой вглубь вестибулула, образуя его верхнюю стенку – «субумбреллу» головной лопасти. Вместе с эктодермой смещаются и все еще связанные с ней мезодермальные клетки (происходящие от переднего края бластопора). В результате основная часть предротовой мезодермы оказывается связанной с внутренней поверхностью эктодермы нижней стороны головной лопасти (рис. 3, H, I).

У *Ph. harmeri* мезодермальные клетки в преоральной лопасти образуют длинные псевдоподии, прикрепляющиеся к внутренней поверхности эктодермы в районе апикальной пластинки. Через некоторое время часть мезодермальных клеток смещается вверх, формируя головной цилиндр под апикальной пластинкой (рис. 3, H). Как показали наши недавние исследования [23], у *Ph. harmeri* головной цилиндр со всех сторон образован мезодермальными (мышечными)

клетками, поэтому полость внутри него может рассматриваться как целомическая. Полость головной лопасти впереди и позади головного цилиндра должна быть отнесена к бластоцелю, поскольку не имеет полной клеточной выстилки.

Эктодермальная воронка вестибулюма дифференцируется на коническую переднюю часть (собственно вестибулюм) и цилиндрический пищевод (рис. 3, I). На границе эктодермальной и энтодермальной отделов пищеварительного тракта формируется клапан. Область клапана соответствует глубоко погружившемуся первичному ротовому отверстию – остатку бластопора.

Энтодермальная часть пищеварительного тракта первоначально имеет мешковидную форму (рис. 3, G). Затем на заднем конце энтодермального мешка появляется выступ, направленный к эктодерме заднего конца тела (рис. 3, H). Одновременно навстречу ему формируется неглубокое выпячивание эктодермы – зачаток задней кишки. При слиянии обоих выпячиваний формируется сквозной кишечник (рис. 3, I).

В этот же период происходит закладка протонефридиев, зачатки которых появляются как парные дорсо-латеральные выпячивания эктодермы по обе стороны от ануса (рис. 4, а). Эти выпячивания представляют собой зачатки каналов нефридиев. Первоначально они имеют форму коротких трубок со слегка расширенным округлым дистальным концом. Затем из эпителия дистальных концов протонефридиальных зачатков в полость бластоцеля выдвигаются отдельные веретеновидные клетки, которые становятся соленицитами (рис. 3, K).

Ко времени формирования сквозного кишечника у личинки образуются ресничные шнуры (рис. 1, O; 3, J). Предротовой ресничный шнур проходит вдоль края преоральной лопасти и имеет форму подковы, края которой разомкнуты на спинной стороне тела. Послеротовой ресничный шнур спускается по боковым сторонам тела наклонно и у молодых личинок проходит очень низко впереди ануса (рис. 3, J). У молодой личинки имеется обширное оральное поле (между входом в вестибулюм и вентральной частью послеротового ресничного шнура). С внутренней стороны к эктодерме орального поля прилегают многочисленные мезодермальные клетки (рис. 3, L). Они берут свое начало от двух симметричных тяжей мезодермальных клеток, происходящих от переднего мезодермального зачатка. Позже именно они сформируют выстилку щупальцевого целома.

Формирование заднего мезодермального зачатка у *Ph. harmeri* начинается на стадии молодой актинотрохи (рис. 3, K–L). На первых этапах задний мезодермальный зачаток имеет вид небольшого бугорка, расположенного на границе средней и задней кишки с дорсальной стороны (рис. 4, а, б). Постепенно этот бугорок растет, увеличивается в размерах, в нем появляется полость, связанная с полостью кишечника (рис. 4, в). Затем задний мезодермальный зачаток отшнуровывается и приобретает форму подковы, огибающей кишечник с дорсальной стороны и с боков (рис. 4, г). На более поздних стадиях две ветви подковы метацеля встречаются на брюшной стороне, где образуется вентральный мезентерий (рис. 4, д).

Молодая личинка *Ph. harmeri* имеет Г-образную форму. Длина туловища личинки (около 300 мкм) близка к диаметру предротовой лопасти (260–270 мкм) (рис. 1, O; 3, K–L). Актинотроха имеет прозрачные покровы, через которые просвечивает пищеварительный тракт, протонефридии, зачаток туловищного целома, границы предротового целома.

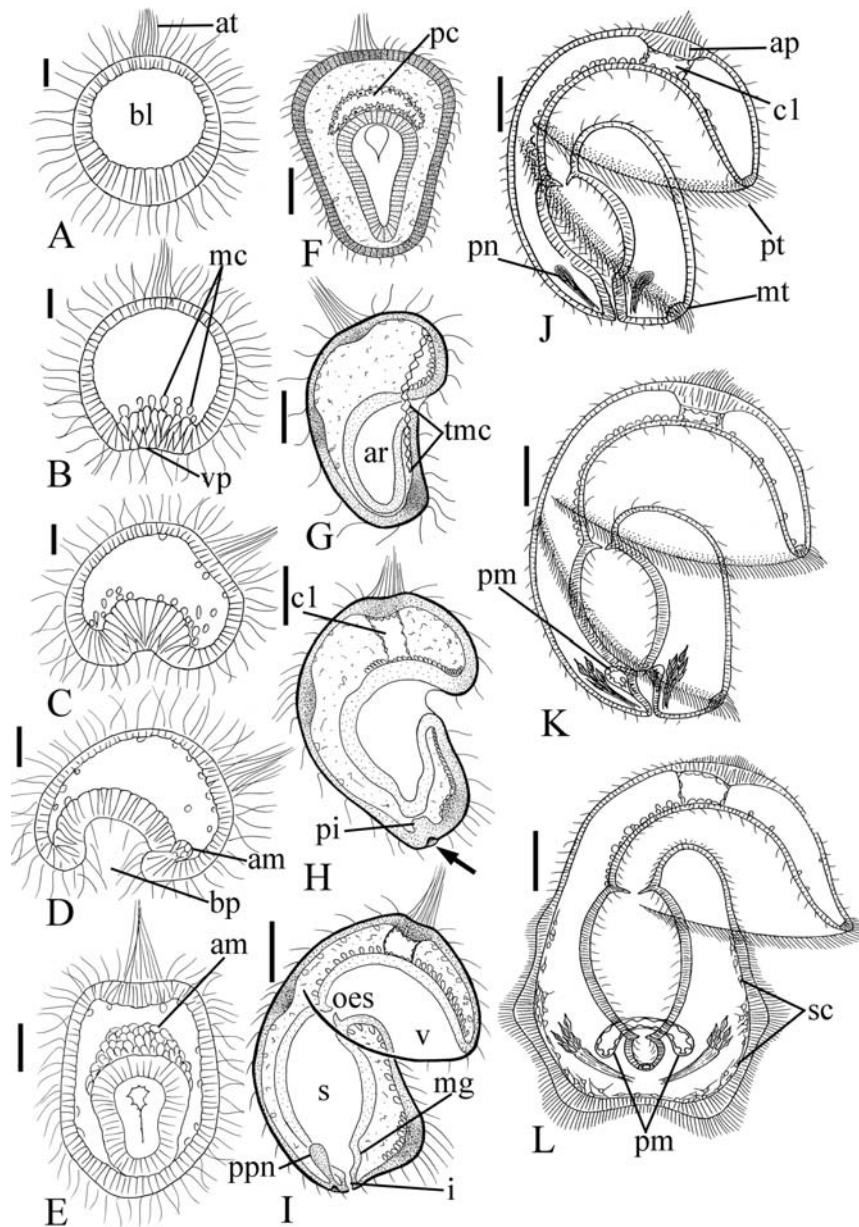


Рис. 3. Эмбриональное и раннее личиночное развитие *Ph. harmeri*. Рисунки с живых объектов. Личинка на (L) слегка придавлена покровным стеклом так, что преоральная лопасть развернута боком, а туловище – фасом (цит. по [15]). А – целобластула с теменным султанчиком (at) и обширным бластоцелем (bl). В – начало гастрюляции (образование плато гастрюлы) (mc – выселяющиеся мезенхимные клетки). С – ранняя гастрюла с анимальным плато. D – появление переднего мезодермального зачатка. E – замыкание бластопора и увеличение переднего мезодермального зачатка. F – образование полости (pc) в переднем целомическом зачатке. G – появление латеральных тяжей мезодермальных клеток (tmc). H – образование преоральной лопасти и замкнутой целомической полости в ней (c1). Формирование зачатка задней кишки (pi). I – образование сквозного кишечника, дифференцированного на отделы (v – вестибулум, oes – пищевод, s – желтков, mg – средняя кишка, i – задняя кишка), и зачатков протонефридиев (ppn). J – молодая личинка с двумя ресничными шнурами: преоральным (pt) и посторальным (mt). K – личинка с закладывающимся задним мезодермальным зачатком (pm). L – разрастание заднего мезодермального зачатка у личинки. Масштаб 50 мкм

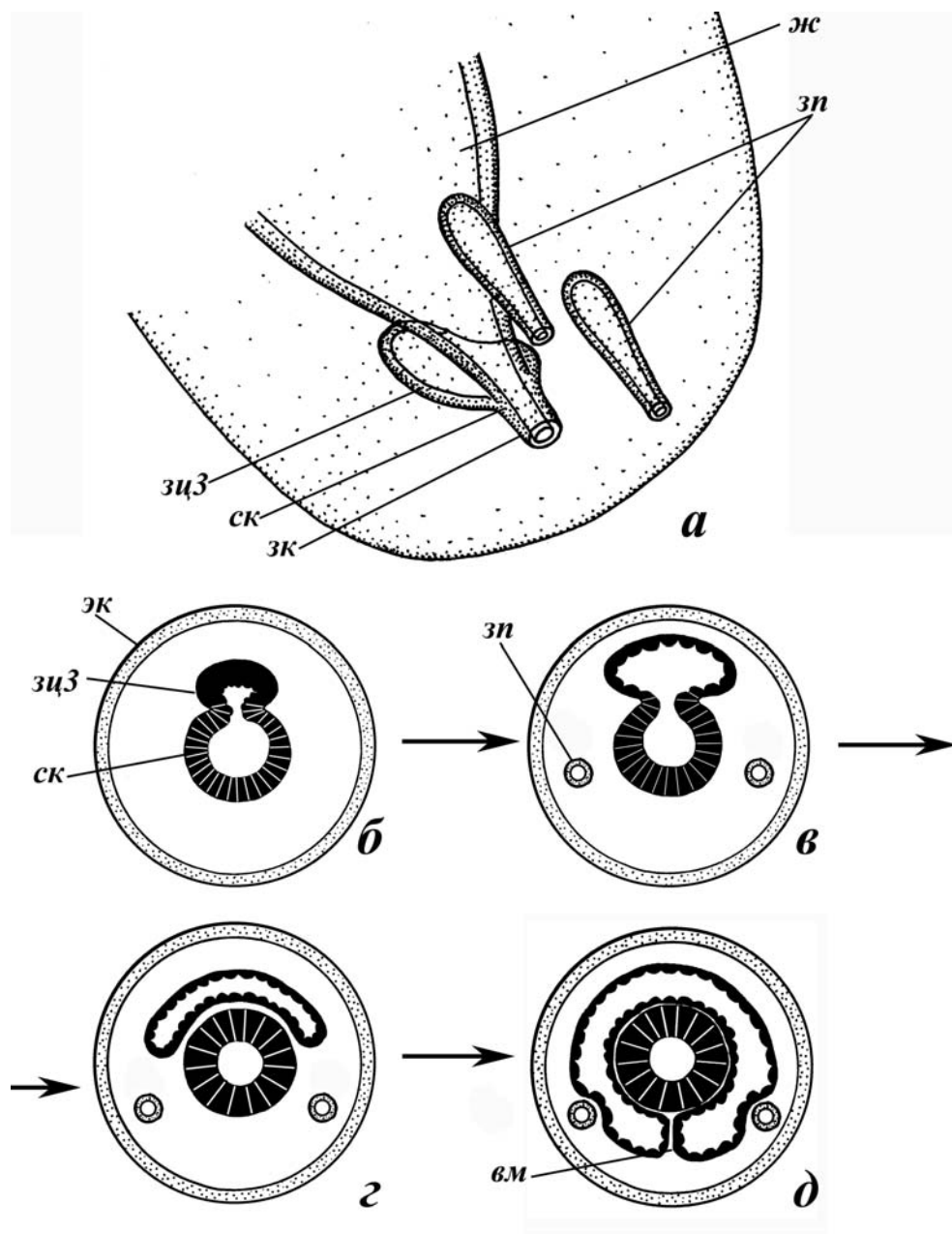


Рис. 4. Формирование зачатков протонефридиев и туловищного целома личинки (цит. по [23]): а – формирование каналов протонефридиев (через 60 ч после начала дробления); б – закладка туловищного целома (через 50 ч после начала дробления); в – разрастание зачатка туловищного целома и закладка протонефридиев (через 60 ч после начала дробления); г – формирование подковообразного туловищного целома (через 75 ч после начала дробления); д – формирование вентрального мезентерия (у личинок с четырьмя щупальцами)

3. Развитие в эмбриональных скоплениях

Этот тип развития изучен на двух видах форонид: *P. ijimai* [24–28] и *P. psammophila* [12, 22].

У всех видов, для которых характерно развитие в эмбриональных скоплениях, вышедшие наружу оплодотворенные яйцеклетки склеиваются друг с другом секретом специализированных нидаментальных желез (рис. 5, А). Тем же секретом эмбрионы приклеиваются к щупальцам и дну лофофоральной вогнутости (рис. 5, Б). Склеенные эмбрионы формируют скопления, которых может быть одно (*P. psammophila*) или два (*P. ijimai*, *P. hippocrepi*, *P. australis*). Число эмбрионов в скоплении колеблется от 7 до 30. 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 (рис. 6, а). Диаметр яиц – около 100 мкм, они богаты желтком и практически непрозрачны.

Самые ранние стадии, которые удается обнаружить в эмбриональных скоплениях *P. 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 (рис. 6, а). В дальнейшем пронуклеусы сближаются и располагаются на периферии клетки, окруженные светлым участком цитоплазмы, лишенным желточных гранул (рис. 7, А). По окончании первого и второго делений созревания формируются два полярных тельца, которые сначала обнаруживаются вблизи единого ядра яйца, под клеточной мембраной (рис. 7, Б), а затем отделяются и располагаются рядом друг с другом, слегка приподнимая тонкую оболочку, которой окружено яйцо (рис. 8, а).

Борозда первого деления дробления проходит в меридиональном направлении (рис. 8, б). Первое деление дробления равномерное и два бластомера выглядят приблизительно равными по объему (рис. 6, в; 7, В; 8, в). Борозды второго деления дробления также располагаются в меридиональных направлениях (рис. 8, г). Начала второго деления в двух бластомерах могут не совпадать, так что на короткое время может даже возникать стадия 3-х бластомеров (рис. 7, Г). Четыре бластомера приблизительно равны по размерам (рис. 8, д). Согласно нашим данным [28], третье деление дробления проходит в экваториальной плоскости, в результате чего зародыш оказывается состоящим из 8 равных по размерам бластомеров (рис. 8, е). Расположение бластомеров соответствует закономерностям радиального дробления: анимальные бластомеры лежат строго над вегетативными. Однако, по данным Икеды [24], на стадии 8 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 (рис. 7, Д).

Борозды четвертого деления дробления располагаются в меридиональном направлении приблизительно параллельно друг другу (рис. 8, з). В результате эмбрион вытягивается в направлении, перпендикулярном анимально-вегетативной оси и плоскости четвертого деления, приобретая двулучевую симметрию (рис. 8, и). Размеры blastomeres на 16-клеточной стадии примерно равны. Борозды пятого деления дробления ориентированы в меридиональном направлении, они приблизительно параллельны друг другу и перпендикулярны бороздам четвертого деления (рис. 8, к). 32-клеточный эмбрион имеет вид двухслойной пластинки, состоящей из двух половин: анимальной и вегетативной, каждая из которых содержит по 16 клеток (рис. 8, к). Такая форма пластинки сохраняется на более поздних стадиях развития, по меньшей мере до 128–264-клеточной стадии (рис. 5, В). Однако, по данным Икеды [24], начиная с 32-клеточной стадии, эмбрион приобретает шарообразную форму, а на его вегетативном полюсе появляется отверстие (рис. 7, Е).

На стадиях дробления между blastomeres нет заметных промежутков. Даже на стадии нескольких сот blastomeres зародыши в большинстве случаев сохраняют уплощенную форму (рис. 6, д). Поскольку эмбрионы в большинстве случаев лишены полости blastocoel (точнее, она представлена щелевидным пространством между анимальной и вегетативной пластинками клеток), соответствующую стадию следует классифицировать как стерробластулу.

На начальных этапах гаструляции темпы делений клеток анимального полюса значительно отстают от темпов деления blastomeres вегетативного полюса зародыша, в результате чего последние приобретают колбовидную форму и оказываются слегка вдвинутыми внутрь зародыша (рис. 6, е). У *P. psammophila* перед началом гаструляции образуется так называемое «плато гаструлы» [12] (рис. 9, а). На более поздних стадиях большое значение играет изгибание зародыша, который оказывается состоящим из выпуклого слоя эктодермы и вогнутого слоя энтодермы (рис. 6, ж–з; 9, б). На более поздних этапах гаструляции образуется глубокое энтодермальное впячивание (рис. 9, с; 10, а), формирование которого, вероятно, следует рассматривать как результат инвагинации. Таким образом, в гаструляции участвует несколько процессов: вращение (точнее, вдвигание) энтодермальных клеток, изгибание уплощенного зародыша и инвагинация. Blastopore первоначально имеет округлую, а затем щелевидную форму, располагаясь в центре вегетативной половины зародыша (рис. 5, Г). Боковые края blastopore сближаются, и от него остается отверстие на переднем конце зародыша, которое позднее становится ротовым отверстием личинки (рис. 5, Д).

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 blastopore и продолжается во время его замыкания. Некоторые клетки передней части архентерона делятся и мигрируют из стенки архентерона в blastocoel передней части эмбриона (рис. 10, б). Эти клетки оседают изнутри на поверхность базальных пластинок экто- и энтодермы, формируя выстилку головной лопасти (рис. 10, в–г). Задние концы целомического зачатка распространяются вдоль правой и левой сторон тела между экто- и энтодермой, проникая примерно до половины длины зародыша (рис. 10, д).

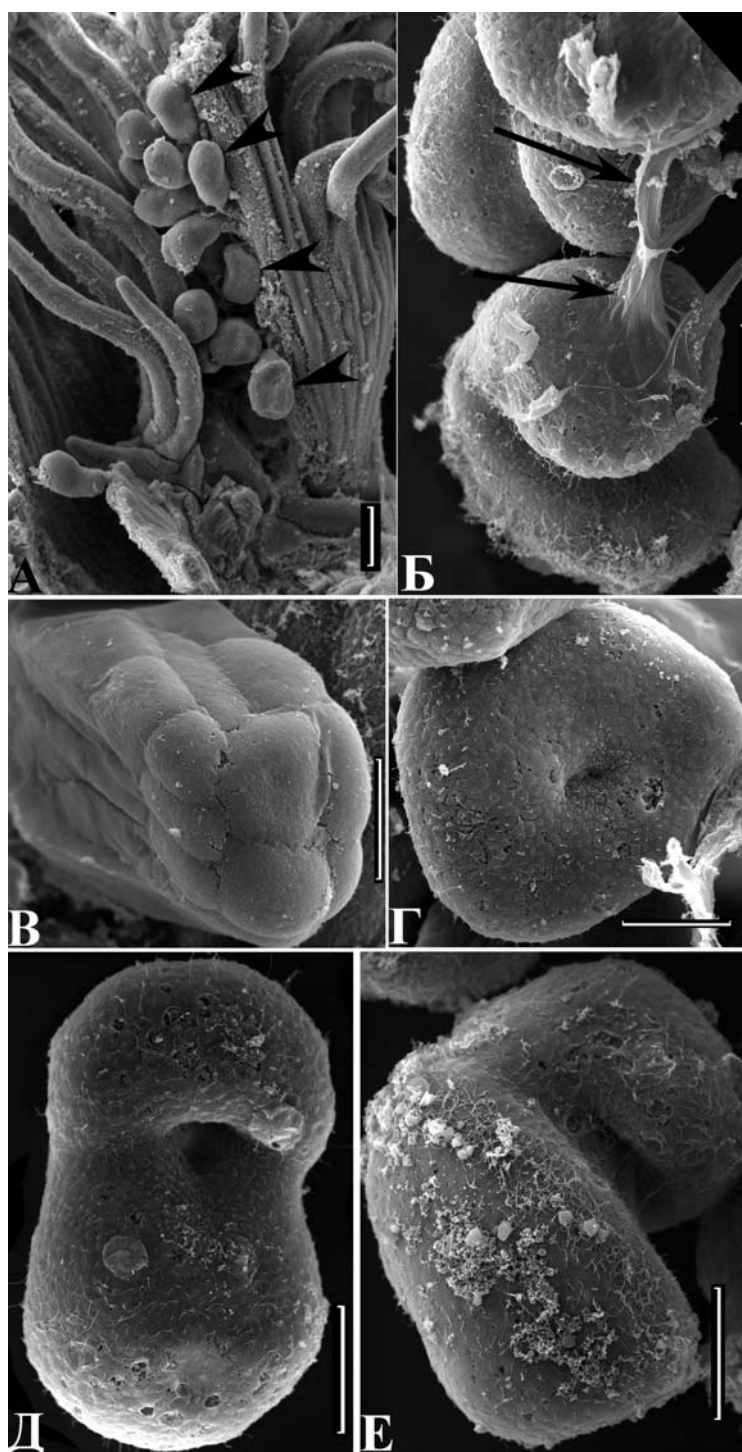


Рис. 5. Некоторые стадии развития *P. ijimai* по данным сканирующей электронной микроскопии (собственные неопубликованные данные): А – скопление эмбрионов (показаны стрелками) в кроне щупалец; Б – два эмбриона, склеенные секретом (показан стрелками) нидаментальных желез; В – эмбрион на стадии 64 клеток; Г – ранняя гастрюла; Д – эмбрион со сформированным ртом и только образующейся преоральной лопастью; Е – молодая актинотроха. Масштабы: А = 100 мкм; Б–Е = 30 мкм

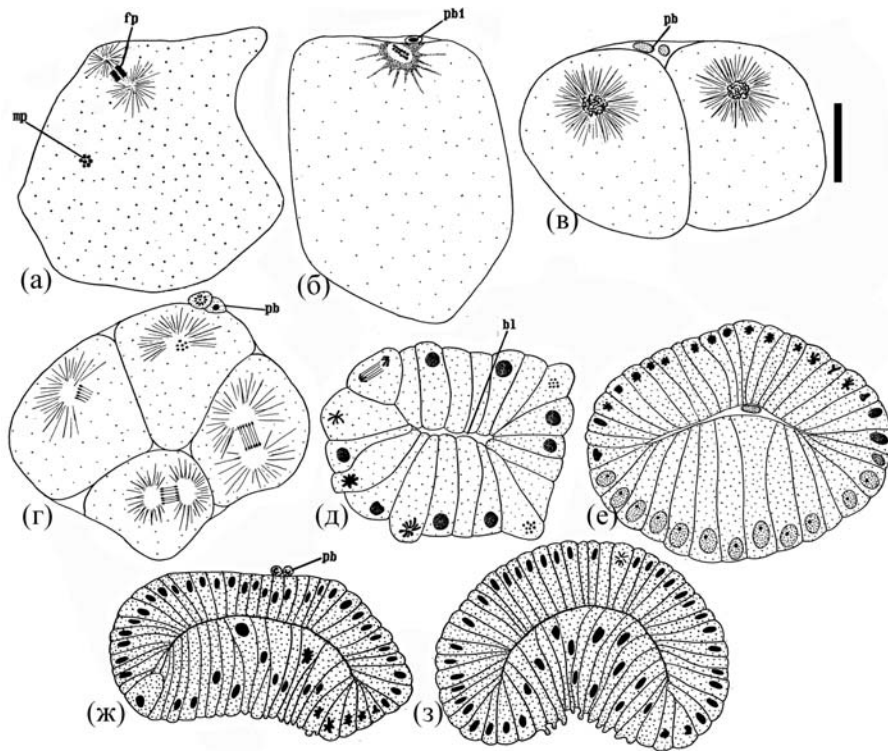


Рис. 6. Некоторые стадии развития *P. ijimai*. Рисунки с гистологических срезов (цит. по [28]): а, б – деления созревания; в – стадия двух бластомеров; г – стадия четырех бластомеров; д – стерробластула; е-з – гастрюляция. Обозначения: bc – бластоцель, fp – женский пронуклеус, mp – мужской пронуклеус, pb – полярное тельце. Масштаб 30 мкм

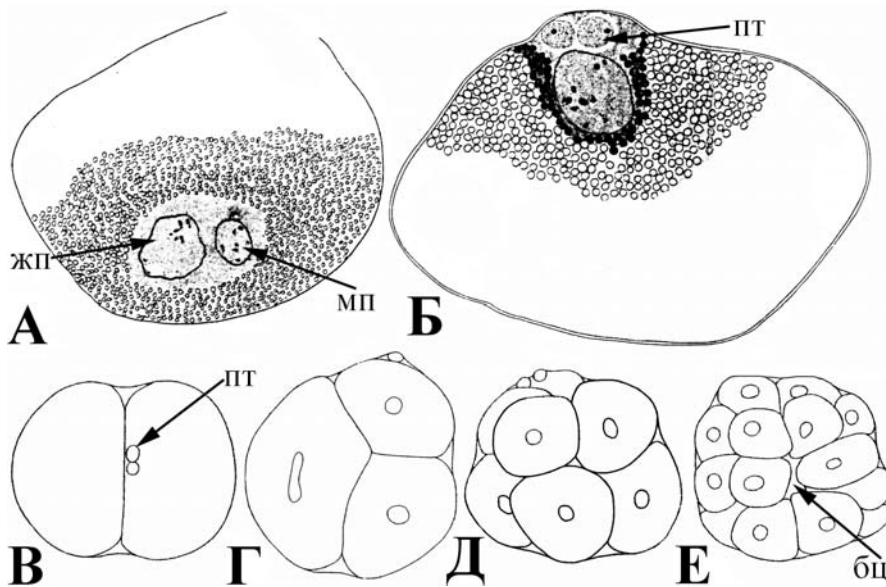


Рис. 7. Некоторые стадии развития *P. ijimai* (цит. по [24]): А, Б – деления созревания; В – стадия двух бластомеров; Г – стадия трех бластомеров; Д – стадия восьми бластомеров; Е – стадия 32 клеток. Обозначения: бл – бластоцель, жп – женский пронуклеус, mp – мужской пронуклеус, пт – полярное тельце

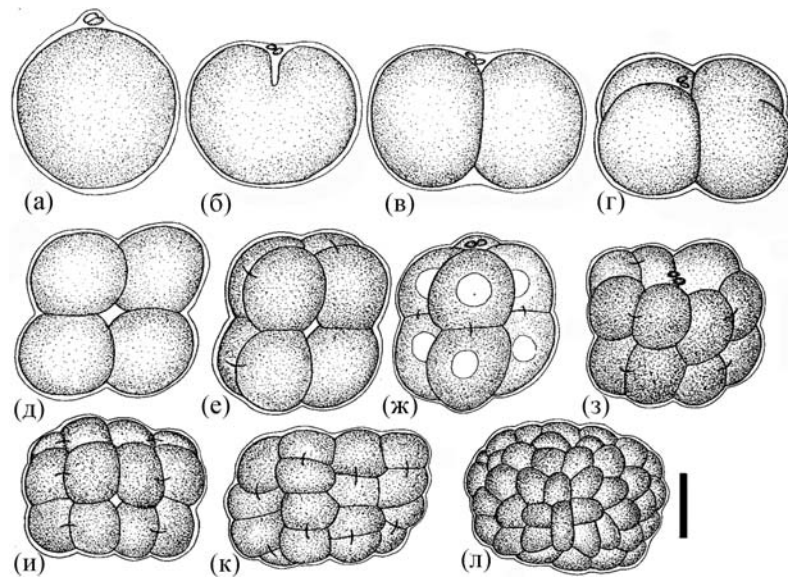


Рис. 8. Дробление *P. ijimai*, схема (цит. по [28]): а – яйцо с полярными тельцами; б – начало первого деления дробления; в – стадия двух бластомеров; г – второе деление дробления; д – стадия четырех бластомеров; е–ж – стадия восьми бластомеров с вегетативного полюса (е) и сбоку (ж); з – четвертое деление дробления; и – стадия 16 клеток (вид с вегетативного полюса); к – стадия 32 клеток (вид с вегетативного полюса); л – стерробластула

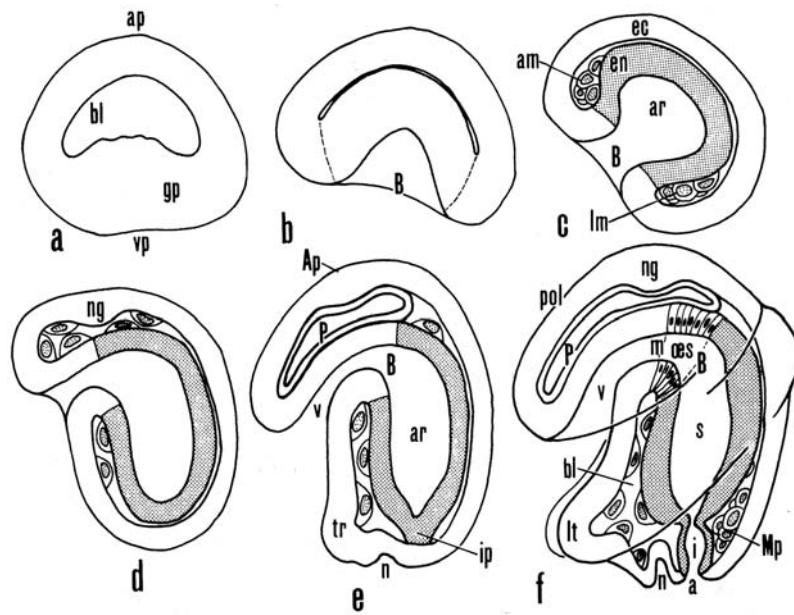


Рис. 9. Развитие *P. psammophila* (цит. по [12]): а – формирование плато гастрюлы (gp) на вегетативном полюсе (vp) зародыша; б – изгибание зародыша и формирование бластоцеля (B); с – образование энтодермального (en) впячивания – архентерона (ar) и выселение мезодермальных клеток (am, lm); д – замыкание бластопора, изменение формы зародыша и появление нервного ганглия (ng); е – образование преоральной лопасти с полостью (р), вестибулума (v), зачатков протонефридиев (n), зачатка задней кишки (ip); ф – молодая актинотроха с дифференцированным кишечником (а – анус, i – задняя кишка, m – рот, oes – пищевод, s – желудок, v – вестибулум), преоральной лопастью (pol) и полостью в ней (p), нервным ганглием, щупальцами (lt), зачатком туловищного целома (Mp)

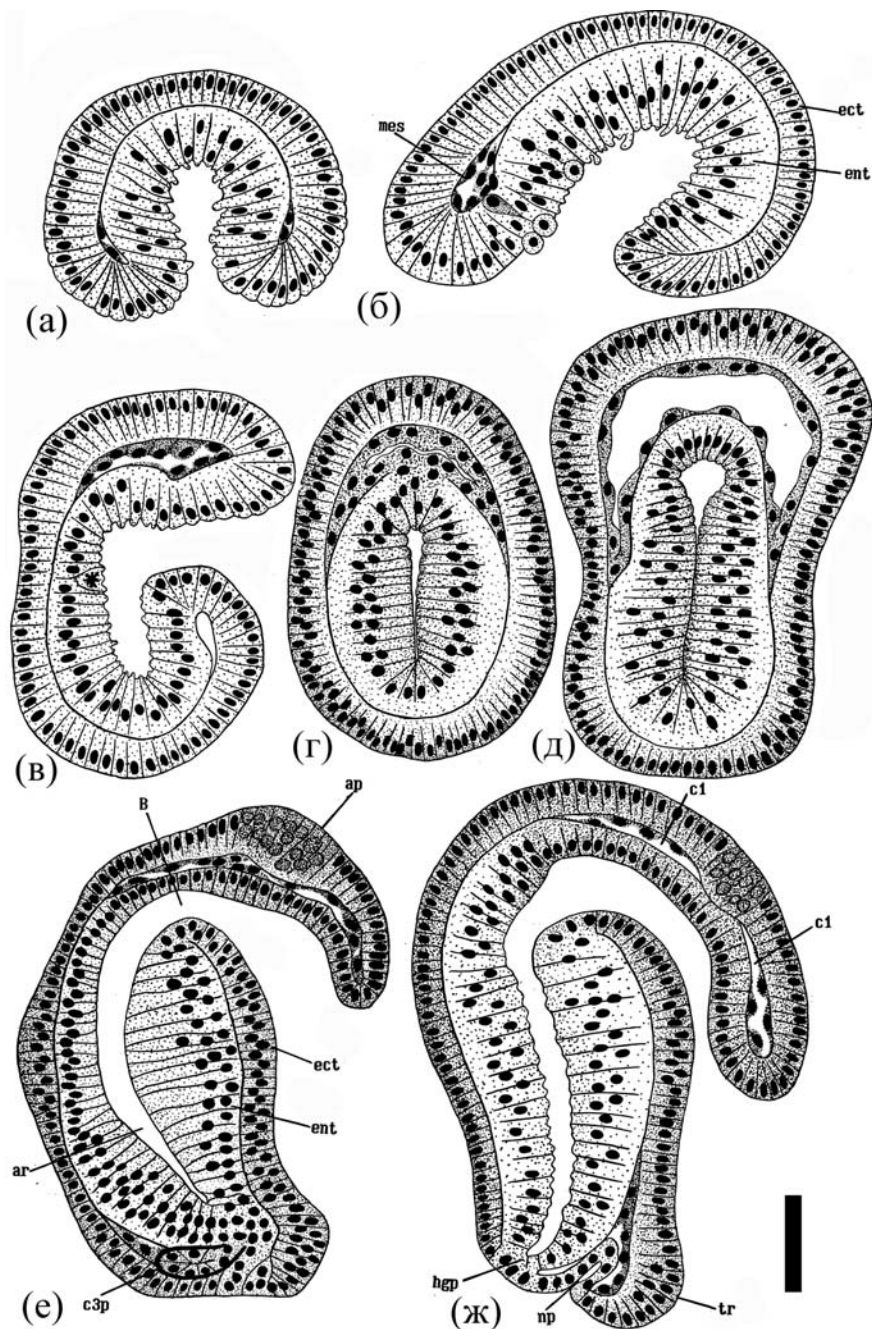


Рис. 10. Эмбриональное развитие *P. ijimai*. Рисунки с гистологических срезов (цит. по [28]): а – поперечный срез через зародыш на стадии щелевидного бластопора; б – выселение клеток передней мезодермы (сагиттальный срез); в – формирование переднего целомического зачатка (сагиттальный срез); д–е – фронтальные срезы одного и того же эмбриона на стадии формирования переднего целомического зачатка (д – ближе к спинной стороне, е – ближе к брюшной стороне); ж – сагиттальный срез позднего зародыша на стадии формирования заднего зачатка целомической мезодермы; з – парасагиттальный срез позднего зародыша. Обозначения: ар – апикальная пластинка, ar – архантерон, B – бластопор, c1 – полость преоральной лопасти, c3p – зачаток туловищного целома, ect – эктодерма, ent – энтодерма, hgp – зачаток задней кишки, mes – мезодерма, np – зачаток нефридия, tr – щупальцевый валик. Масштаб 20 мкм

По мнению Икеды ([24], fig. 26, 28), выселение клеток из эктодермы вегетативного полюса зародыша в полость бластоцеля начинается еще на стадии ранней гастрюлы. По данным Емига [22], полученным на *P. psammophila*, выселение мезодермальных клеток начинается на стадии изогнутого зародыша с глубоким архентероном. При этом клетки выселяются двумя группами: из передней и из задней части архентерона (рис. 9, с). Клетки передней группы («anterior mesoderm») дают начало выстилке головной лопасти, а клетки задней группы («lateral mesoderm») в дальнейшем сформируют выстилку щупальцевого и туловищного целомов (рис. 9, d–f).

По нашим данным [28, 29], у *P. ijimai* зачаток задней мезодермы впервые появляется у почти сформированной личинки (рис. 10, е). Задняя часть кишечника (там, где последний соединяется с эктодермой заднего конца тела) образует непарное выпячивание (рис. 10, е). Это выпячивание 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 (рис. 10, ж). В центре головной лопасти формируется утолщение эктодермы – зачаток апикальной пластинки, которая по мере роста головной лопасти также смещается вперед.

Из небольшого эктодермального выпячивания образуется задняя кишка, которая соединяется с архентероном, и кишечник становится сквозным. С дорсолатеральных сторон от ануса образуются парные выпячивания эктодермы – это зачатки каналов протонефридиев (рис. 10, ж).

Только что оторвавшиеся от скоплений эмбрионов личинки *P. ijimai* имеют длину тела 180–220 мкм. Диаметр преоральной лопасти – до 180 мкм – лишь немного уступает длине самой личинки, что придает последним характерную Г-образную форму (рис. 11). 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. Оба шнура разомкнуты на дорсальной стороне тела. Вдоль постротового шнура у личинки формируются парные выросты – щупальца (рис. 9, f).

Личинки имеют характерную окраску благодаря пигментации черного эпидермиса орального поля (ото рта до посторального шнура) (рис. 11). В центре преоральной лопасти располагается апикальный пучок ресничек, подостланный утолщением эктодермы. Полость преоральной лопасти оказывается не полностью выстланной мезодермальными клетками, и ее нельзя рассматривать как целомическую. Из отдельных мезодермальных клеток формируется клеточная септа, проходящая от задней границы апикальной пластинки к эпителию пищевода.

На этой стадии личинка имеет прозрачные покровы, что позволяет различить особенности ее анатомической организации. Под нависающей головной лопастью личинки имеется обширный вестибулум, который, сужаясь, переходит в ротовое отверстие. Рот не имеет четкой границы и продолжается в сужающийся

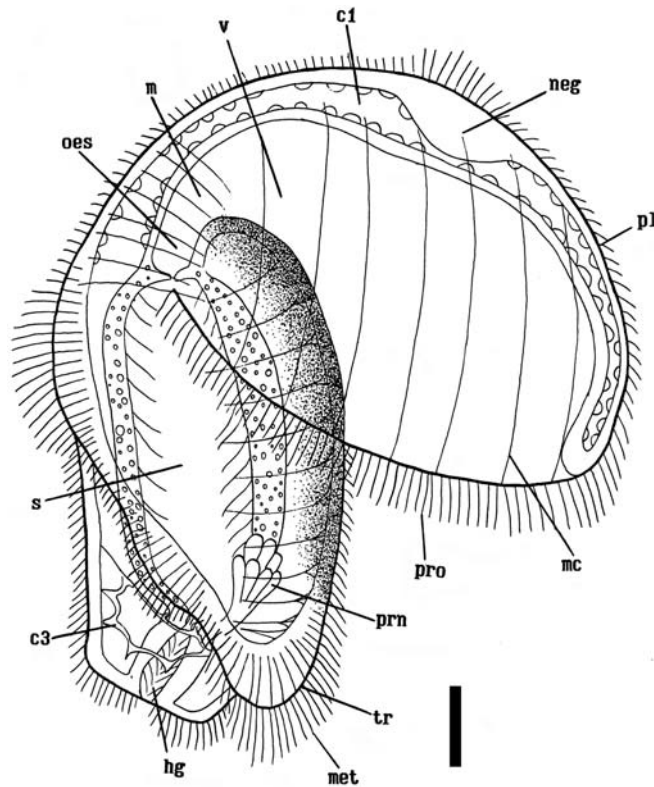


Рис. 11. Молодая личинка *P. ijimai*. Рисунок с живого животного (цит. по [28]). Обозначения: с3 – туловищный целом (метацель), hg – задняя кишка, m – рот, mc – мышечные клетки, met – посторальный ресничный шнур, neg – нервный ганглий, oes – пищевод, pl – преоральная лопасть, prn – протонефридий, pro – преоральный ресничный шнур, s – желудок, tr – щупальцевый валик, v – вестибулум

пищевода. На границе пищевода и желудка располагается хорошо выраженный кардиальный клапан (рис. 11). Утолщенные стенки желудка содержат желточные включения. Короткая задняя кишка соединяет желудок с внешней средой. Анус занимает терминальное положение на заднем конце тела личинки (рис. 11). Все отделы пищеварительного тракта выстланы ресничками.

Туловищный целом представлен небольшим пузырьком вокруг задней кишки. Его стенка образована отростчатыми клетками, псевдоподии которых тянутся к покровам тела (рис. 11). Прозрачные покровы личинок позволяют видеть протонефридии, которые представляют собой парные органы, располагающиеся вентро-латерально, справа и слева от кишки (рис. 11). Апикальная часть протонефридия образована колбовидными клетками – соленицитами.

4. Лецитотрофное развитие

Этот тип развития характерен только для одного вида форонид – *Phoronis ovalis*. Это самый мелкий вид форонид, длина тела самых крупных его представителей не превышает 2 см. Эти крошки продуцируют крупные, богатые желтком яйца, диаметр которых составляет 125 мкм. Развитие этого вида было подробно изучено и описано только в одной работе, выполненной на световом

уровне [30]. *Phoronis ovalis* – гермафродитный вид: в одном животном созревают и мужские, и женские половые клетки. Как происходит оплодотворение и является ли оно перекрестным или самооплодотворением, не известно. По данным Силена [30], перед откладкой яиц происходит отбрасывание (очевидно, аутономия) переднего конца тела со щупальцами. Через образовавшееся отверстие из полости туловищного целома выходят уже оплодотворенные яйцеклетки. Яйца приклеиваются изнутри к стенкам трубки, где и происходит их развитие. Описание ранних этапов развития в работе Силена [30] отсутствует.

На стадии гастрюлы эмбрион покидает трубку материнского животного. Начиная с этой стадии, можно проследить внешние изменения морфологии эмбриона. Гастрюла имеет овальную форму и слегка сплющена в дорсо-вентральном направлении (рис. 12, а). Она покрыта равномерным ресничным покровом и движется, как турбеллярия, за счет биения ресничек. На нижней уплощенной стороне гастрюлы различаются рот и тянущаяся от него кзади бороздка, соответствующая линии замыкания бластопора (рис. 12, а). Через два дня после того, как личинка покинула трубку материнского организма, на ее переднем конце формируется довольно крупное вздутие в виде обода или дуги (рис. 12, б). 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 разрастания переднего вздутия и заднего выпячивания (рис. 12, с). Через 7 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.

К сожалению, внутренне строение личинки и изменения, происходящие во время метаморфоза, не изучены.

5. Общие закономерности эмбрионального 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, *P. ovalis* из Белого моря имеет такую же лецитотрофную личинку, что и представители вида с побережья Флориды.

С размерами тела связаны также количество и размер выметываемых яиц. Наибольшее количество мелких, олиголецитальных яиц выметывают особи *Ph. harmeri*: до 500 яиц в день [19]. По данным Силена [31], каждая особь *P. muelleri* и *P. pallida* за сезон выметывает до 500 яиц. Все эти три вида, как указано выше, имеют голопелагический тип развития. Несколько меньшее число относительно крупных яиц выметывают форониды, для которых характерно развитие с вынашиванием: для *P. hippocrepia* это число может превышать 100 [19], а *P. ijimai* за месяц выметывает от 5 до 30 яиц [19]. Наименьшее количество (около 15–17) крупных, богатых желтком яиц выметывает *P. ovalis* [31].

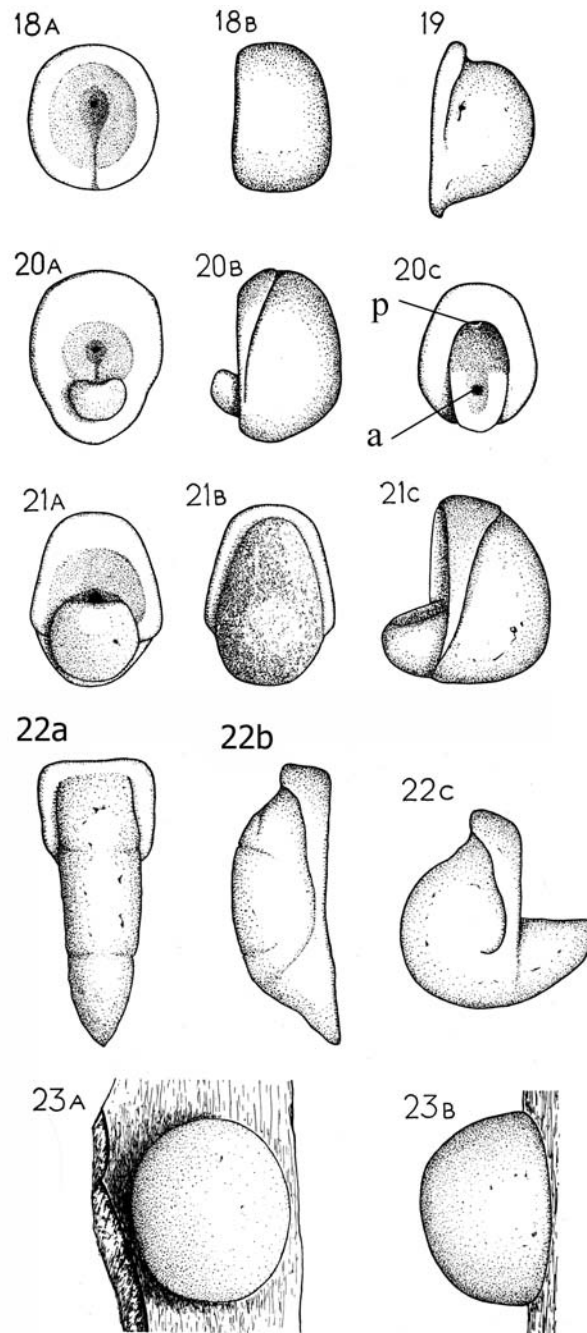


Рис. 12. Эмбриональное развитие *Phoronis ovalis* (цит по [30]). 18 – личинка, только что покинувшая трубку материнского организма (вид с вентральной (а) стороны и сбоку (b)). 19 – немного более поздняя стадия (вид сбоку). 20 а, б – личинка через 2 дня после выхода из трубки (а – вид с вентральной стороны, б – вид сбоку). 20с – та же личинка, несколько наклоненная для лучшего рассмотрения всегда скрытого рта (р) и ануса (а). 21а, б – личинка через 3 дня после выхода из трубки (вид с вентральной (а) и дорсальной (b) сторон). 21с – несколько более поздняя стадия (вид сбоку). 22а, б – ползающая личинка через 5 дней после выхода из трубки (вид с дорсальной стороны (а) и сбоку (b)). 22с – та же личинка, свернувшаяся после воздействия внешнего раздражения (вид сбоку). 23 – только что прикрепившаяся личинка, через 7 дней после выхода из трубки

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. Это мнение основывается на оригинальных работах Раттенбери [13], наблюдениях некоторых других авторов, о которых мы говорили выше [19, fig. 79, 80; 18, fig. 5a–c], и взяты за основу в некоторых теоретических выкладках [32, 33].

Согласно наблюдениям других авторов, дробление форонид – типичное радиальное [1, 17–19, 21, 25, 27–29].

Как показали результаты наших исследований [27–29], дробление форонид может быть охарактеризовано как протекающее по радиальному типу с некоторыми вариациями, зависящими от типа развития. Так, у видов с голопелагическим развитием 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. Раннее появление бластоцеля отмечено, например, у морских ежей, яйца которых тоже развиваются в толще воды [34, 35].

У видов с вынашиванием 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. Из-за правильной перпендикулярной ориентации борозд дробления на анимальном полюсе зародыша долго сохраняется отверстие [19, fig. 35b; 12 fig. 4g, h; 25, fig. 2G]. 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 [36–38] и брахиопод [39], 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.

Наиболее сложный вопрос в развитии форонид – это способ закладки мезодермы. По этому вопросу существует две точки зрения. В ранних исследованиях развития форонид закладка целомической мезодермы происходит энтеропельным путем [40, 41]. Однако в последующих работах закладка мезодермы описана как происходящая за счет выселения клеток из стенок архентерона [6, 7, 18–20, 22, 42]. Утверждается, что выселившиеся клетки формируют целомическую не только первого и второго отделов целома, но и третьего целома. Однако если формирование первого и второго целома было неоднократно описано в цитированных выше работах, то образование третьего целома (самого удаленного от места первичного выселения мезодермальных клеток) только предполагалось.

Как показали результаты наших исследований [27–29], целомическая мезодерма форонид происходит из двух зачатков – переднего и заднего. Передний зачаток образуется за счет выселения клеток из передней стенки архентерона. Эти клетки дают выстилку замкнутой полости предротового целома у личинок, принадлежащих роду *Phoronopsis*, и образуют септу в преоральной лопасти у личинок, относящихся к роду *Phoronis* (подробнее см. [23]). На более поздних

стадиях личиночного развития выселившиеся клетки формируют выстилку щупальцевого целома. Задний мезодермальный зачаток образуется энтероцельным образом как дорсальное выпячивание стенки кишечника.

Наличие у форонид переднего и заднего источников мезодермы было подтверждено экспериментами с мечением клеток в развитии *P. vancouverensis* (см. [26]). У исследованного вида мезодерма образуется из клеток, помеченных вблизи рта и вблизи ануса. Мезодерма формируется на границе эктодермы и энтодермы и происходит из обоих зародышевых листков [26].

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 [43–48]. У хордовых задняя мезодерма – это мезодерма туловищно-хвостовой почки, а передняя – это так называемая «прехордальная мезодерма» [49–51]. Два источника мезодермы характерны и для ракообразных, где основная часть мезодермы происходит в задней области зародышевого диска (см. [52–56]). В то же время в передней части зародыша у многих форм отмечено обособление так называемой преантеннальной мезодермы (см. [52–59]), которая дает мускулатуру верхней губы, пищевода, а также мышцы глазных стебельков.

У планктотрофных личинок форонид формируются три ресничных шнура: преоральный, посторальный и телотрох. Преоральный ресничный шнур проходит вдоль края преоральной лопасти. Посторальный тянется по вентральной и латеральным сторонам тела, вдоль него образуются щупальца. Телотрох окружает анус и появляется в последнюю очередь.

Мы считаем, что 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 посторальный шнур – с метатрохом. 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.

6. Общие закономерности личиночного развития форонид

В результате реализации разных типов развития у форонид образуются разные типы личинок. Соответственно типам развития можно выделить три типа личинок: крупные планктотрофные личинки форонид с голопелагическим развитием; мелкие планктотрофные личинки форонид с вынашиванием; ползающие лецитотрофные личинки.

У большинства видов с голопелагическим развитием (за исключением *Phoronis pallida*) личинки имеют относительно крупные размеры – более 1 мм, тонкие прозрачные покровы, лишенные пигментации и большие пространства бластоцеля как в преоральной лопасти, так и в туловищном отделе. У таких

личинки к моменту метаморфоза формируется большое число щупалец – минимум 24. Длинные многочисленные щупальца актинотрохи расставляют в разные стороны и парят в толще воды. По типу плавания они сходны с медлительными личинками иглокожих. Личинки форонид с голопелагическим развитием находятся в планктоне очень долго. Например, в заливе Восток Японского моря личинки *Ph. harmeri* живут в планктоне 2.5–3 месяца.

Можно предполагать, что и другие виды форонид, развитие которых пока не описано, но имеющие личинок подобного строения, тоже обладают голопелагическим типом развития. Это относится, например, к *Phoronopsis albomaculata* Gilchrist, 1907, *Ph. californica* Hilton, 1930 и *Ph. malakhovi* Temereva, 2000, личинки которых недавно были обнаружены нами в планктонных пробах, собранных у побережья Курильских о-вов, о-ва Реюнион и в Южно-Китайском море (соответственно), имеют голопелагический тип развития.

У большей части видов, для которых характерно вынашивание эмбрионов в кроне щупалец (за исключением *Phoronis psammophila*), длина тела личинок не превышает 1 мм. Такие личинки имеют плотные, непрозрачные («мясистые») пигментированные покровы тела. Пространства бластоцеля сужены. Наибольший объем имеет бластоцель преоральной лопасти, но у некоторых личинок (*Actinotrocha* sp., *A. vancouverensis*) и он облитерируется. У маленьких плотных актинотрох щупальца всегда короткие, а их число не превышает 14. У них чрезвычайно мощно развит телотрох, который образован очень длинными жгутиками и служит главным локомоторным органом. Такие личинки очень быстро плавают в воде, вращаясь вокруг своей оси, и по типу плавания напоминают трохофор полихет. Живут такие личинки в планктоне не долго – около 1 месяца.

Лецитотрофная ползающая личинка характерна для одного вида форонид. Несомненно, появление такой личинки в развитии форонид вторично и связано с уменьшением размеров тела взрослого животного и, как следствие, невозможностью продуцировать большое количество яиц.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта Роснауки № 02.740.11.0280 и Российского фонда Фундаментальных исследований (проект № 08-04-00991).

Summary

E.N. Temereva, V.V. Malakhov. Development of Phoronids (Phoronida, Lophophorata).

Phoronids comprise a separate marine invertebrate phylum of great significance from the perspective of comparative anatomy. Traditionally comparative anatomists regarded phoronids and deuterostomes as related groups. However, molecular phylogenetic evidence identified phoronids and brachiopods as a monophyletic group within the Lophotrochozoan protostomes as a sister group to Spiralia. Article represents attempt of generalization of the existing information about phoronid development. In work three types of development that depend on animals' body size and, as consequence, on the sizes of egg are described. These types are following: holopelagical, development in brood mass and lecithitotrophic development. Phoronids possess radial type of egg cleavage. There are some variations of it that are connected with type of development. Coelomic mesoderm form from two sources: anterior and posterior. Anterior rudiment forms by cell migration; posterior one by enterocoelic out-pouching of the midgut. Young phoronid larvae possess three ciliary bands: preoral, postoral

and telotroch. As a result of development type three patterns of actinotroch larvae formed. Larvae of phoronid with holopelagical development are transparent; possess big body size, numerous tentacles and slow movements. Larvae of phoronid with development in brood mass are opaque; possess small body size, few tentacles and quickly movements.

Key words: Phoronida, Lophophorata, embryology development, larvae development, larvae morphology.

Литература

1. *Masterman A.T.* On the Diplochorda // Q. J. Mic. Sci. – 1898. – V. 40. – P. 281–366.
2. *Remane A.* Die Entstehung der Metamerie der Wirbellosen // Zool. Anz. Suppl. – 1950. – B. 42. – S. 16–23.
3. *Emig C.C.* Taxonomie et systematique des Phoronidiens // Bull. Museum d'Histoire naturelle de Paris (Zoologie) – 1971. – T. 8. – P. 69–568.
4. *Emig C.C.* The systematics and evolution of the phylum Phoronida // Z. Zool. Syst. Evolut-forsch. – 1974. – Bd. 12. – S. 128–151.
5. *Emig C.C.* Phylogenesse des Phoronida, Les Lophophorates et le concept des Archimerata // Zeitsch. Zool. Syst. Evolut-forsch. – 1976. – Bd. 14. – S. 10–24.
6. *Siewing R.* Morphologische Untersuchungen zum Archicoelomatenproblem. 2. Die Körpergliederung bei *Phoronis mülleri* de Selys-Longchamps (Phoronida) // Zool. Jb. Anat. Ontog. Tiere. – 1974. – Bd. 92, H. 2. – S. 275–318.
7. *Siewing R.* Das Archicoelomatenkonzept // Zool. Jb. Anat. Ontog. Tiere. – 1980. – Bd. 103. – S. 439–482.
8. *Herrmann K.* Untersuchungen über Morphologie, Physiologie, und Ökologie der Metamorphose von *Phoronis muelleri* (Phoronida) // Zool. Jb. Anat. Ontog. Tiere. – 1976. – Bd. 95. – S. 354–426.
9. *Herrmann K.* Larvalentwicklung und Metamorphose von *Phoronis psammophila* (Phoronida, Tentaculata) // Helgolander wissenschaftliche Meeresuntersuchungen – 1979. – Bd. 32. – S. 550–581.
10. *Halanych K.M., Bacheller J.D., Aguinaldo A.M., Liva S.M., Hillis D.M.* Evidence from 18S ribosomal DNA that the lophophorates are protostome animals // Science. – 1995. – V. 267. – P. 1641–1643.
11. *Cohen B.L.* Monophyly of brachiopods and phoronids: reconciliation of molecular evidence with Linnaean classification (the subphylum Phoroniformea nov.) // Proc. Royal. Soc. Lond. B. – 2000. – V. 267. – P. 1–7.
12. *Emig C.C.* Embriology of Phoronida // Amer. Zool. – 1977. – V. 17. – P. 21–37.
13. *Rattenbury J.S.* The Embriology of *Phoronopsis viridis* // J. Morph. – 1954. – V. 95. – P. 289–334.
14. *Zimmer R.* Reproduction and development of marine invertebrates of the Northern Pacific coast. Phylum Phoronida – Seattle; London: Univ. of Washington Press, 1992. – P. 477–485.
15. *Temereva E.N., Malakhov V.V.* Embryogenesis and larval development of phoronid *Phoronopsis harmeri* Pixell, 1912: dual origin of the coelomic mesoderm // Inv. Reprod. Dev. – 2007. – V. 50, No 2. – P. 57–66.
16. *Santagata S.* The larval development, settlement, and metamorphosis of *Phoronis pallida*. – Los Angeles: Univ. of Southern California, 2001. – 260 p.
17. *Emig C.C.* British and other Phoronides // Synopsis of the British Fauna. – 1979. – V. 13. – P. 1–57.

18. Herrmann K. Ontogenesis of *Phoronis muelleri* (Tentaculata) with a special sight for differentiation of mesoderm and phylogenesis of coelom // Zool. Jb. Anat. Ontog. Tiere. – 1986. – Bd. 114, H. 4. – S. 441–463.
19. Zimmer R. Reproductive biology and development of Phoronida – Michigan: Univ. microfilm, Ann Arbor, 1964. – 416 p.
20. Selys-Longchamps, M. Developpement des *Phoronis* // Arch. Biol. – 1902. – V. 18. – P. 495–597.
21. Brooks W.K. and Cowles R.P. *Phoronis architecta*: its life history, anatomy and breeding habits // Mem. Nat. Acad. Sci. – Washington, 1905. – V. 10. – P. 72–113.
22. Emig C.C. Observations et discussion sur le developpement embryonnaire des Phoronida // Zeitsch. Morph. Tiere. – 1974. – Bd. 77. – S. 317–335.
23. Темерева Е.Н., Малахов В.В. Ответ Томасу Бартоломеусу: «Личинки форониды *Phoronopsis harmeri* имеют три отдела целома» // Зоол. беспозв. – 2006. – Т. 3, № 1. – С. 1–21.
24. Ikeda I. Observation on the development, structure and metamorphosis of Actinotrocha // J. Col. Sc. Imp. Univ. Tokyo. – 1901. – V. 13. – P. 507–591.
25. Freeman G. The bases for and Timing of Regional Specification during Larval Development in *Phoronis* // Dev. Biol. – 1991. – V. 147. – P. 157–173.
26. Freeman G. Martindale M.Q. The origin of mesoderm in Phoronids // Dev. Biol. – 2002. – V. 252. – P. 301–311.
27. Малахов В.В., Темерева Е.Н. Эмбриональное развитие форониды *Phoronis ijimai*: два источника целомической мезодермы // Докл. РАН. – 1999. – Т. 365, № 4. – С. 574–576.
28. Малахов В.В., Темерева Е.Н. Эмбриональное и личиночное развитие форониды *Phoronis ijimai* // Биол. моря – 2000. – Т. 26, № 6. – С. 391–399.
29. Темерева Е.Н., Малахов В.В. Развитие и филогения форонид // Учен. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. – 2007. – Т. 149, кн. 3. – С. 174–178.
30. Silén L. Developmental biology of Phoronidea of the Gullmar Fjord area (west coast of Sweden) // Acta Zool. (Stockh.). – 1954. – V. 35. – P. 215–257.
31. Silén L. Researches on Phoronidea of the Gullmar Fiord area (west coast of Sweden) // Ark. Zool. – 1952. – Bd. 4, H. 4. – S. 95–140.
32. Беклемишев В.Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. – М: Наука, 1964. – Т. 2. – 446 с.
33. Иванова-Казас О.М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных. – М: Наука, 1977. – Т. 5. – 311 с.
34. Bover T. Di Polarität der Oocyte, Ei und Larve von *Strongylocentrotus lividus* // Zool. Jb. Anat. Ontog. Tiere. – 1901. – Bd. 14. – S. 630–651.
35. Horstadius, S. Ueber die Determination des Kiemes bei Echinoderm // Acta Zool. – 1928. – V. 9. – P. 1–192.
36. Repiachoff W. Über die ersten embryonalen Entwicklungsvorgänge von *Tendra zostericola* // Z. Wiss. Zool. – 1878. – Bd. 30. – S. 411–423.
37. Vigelius W.J. Zur Ontogenie der marinen Bryozoen // Mitt. Zool. Stat. Neapel Zugl. Repert. Mittelmeerk.– 1886. – H. 6. – S. 499–541.
38. Pace R.M. On the early stages in the development of *Flustrella hispida* (Fabricius), and on the existence of a -yolk nucleus- in the egg of this form // Quart. J. Microsc. Sci. – 1906. – V. 50. – P. 435–478
39. Yatsu N. On the development of *Lingula anatina* // J. Coil. Sci. – Tokyo, 1902. – V. 17. – P. 1–112.

40. Caldwell W.H. Preliminary note on the structure, development and affinities of *Phoronis* // Proc. R. Soc. Lond. B. – 1882. – V. 34. – P. 371–383
41. Masterman A.T. On the Diplochorda 3: the early development and anatomy of *Phoronis buskii* McIntosh // Quart. J. Microsc. Sci. – 1900. – V. 43. – P. 375–418
42. Zimmer R. Mesoderm Proliferation and Formation of the Protocoel and Metacoel in Early Embryos of *Phoronis vancouverensis* (Phoronida) // Zool. Jb. Anat. Ontog. Tiere. – 1980. – Bd. 103. – S. 219–233.
43. Lillie F.R. The embryology of the *Unionidae* bservation // J. Morph. – 1895. – V. 10. – P. 1–100.
44. Wierzejski A. Embryologie von *Physa fontinalis* L. // Z. Wiss. Zool. – 1905. – Bd. 83. – S. 502–706.
45. Biggelaar J.A. Development of dorsoventral polarity and mesentoblast determination in *Patella vulgate* // J. Morphol. – 1983. – V. 154. – P. 157–186.
46. Boyer B.C., Henry J.J., Martindale M.Q., The cell lineage of a polyclad turbellarian embryo reveals close similarity to coelomic spiralian // Dev. Biol. – 1998. – V. 204. – P. 111–123.
47. Henry J.Q., Martindal M.Q. Conservation of the spiralian development program: Cell lineage of the nemertean *Cerebratulus lacteus* // Dev. Biol. – 1998. – V. 201. – P. 253–269.
48. Lartillot N., Le Gour M., Adoutte A. Expression patterns of fork head and gooseoid homologues in the mollusk *Patella vulgate* supports the ancestry of the anterior mesentoderm across Bilateria // Dev. Gen. Evol. – 2002. – V. 212. – P. 551–561.
49. Adelman H. The significance of the prechordal plate // Amer. J. Anat. – 1922. – V. 31. – P. 55–101.
50. Seifert R., Jacob M., Jacob H.J. The avian prechordal head region: a morphological study // J. Anat. – 1993. – V. 183. – P. 75–89.
51. Kiecker C., Niehrs C. The role of prechordal mesoderm in neural patterning // Curr. Opin. Neurobiol. – 2001. – V. 11. – P. 27–33.
52. Manton S.M. On the embryology of the crustacean *Nebalia bipes* // Curr. Opin. Neurobiol. – 1934. – V. 223. – P. 163–238.
53. Nair K.B. On the embryology of *Squilla* // Curr. Opin. Neurobiol. – 1941. – V. 14. – P. 543–576.
54. Nair K.B. On the embryology of the isopod *Irona* // J. Emb. Exp. Morph. – 1956. – V. 4. – P. 1–33.
55. Weygoldt P. Embryologische Untersuchungen an Ostracoden: Die Entwicklung von *Cyprideis litoralis* // J. Emb. Exp. Morph. – 1960. – V. 78. – P. 370–426.
56. Benesch R. Zur Ontogenie und Morphologie von *Artemia salina* // Zool. Jb. Anat. Ontog. Tiere. – 1969. – Bd. 86. – S. 307–458.
57. Nair K.B. The reproduction, oogenesis and development of *Macropodopsis orientalis* // Proc. Ind. Acad. Sci. – 1939. – V. 9. – P. 175–223.
58. Nair K.B. The embryology of *Caridina laevis* // Proc. Ind. Acad. Sci. – 1949. – V. 29. – P. 211–288.
59. Weygoldt P. Beitrag zur Kenntnis der Ontogenie der Decapoden: embryologische Untersuchungen an *Palaemonetes varians* (Lach.) // Zool. Jb. Anat. Ontog. Tiere. – 1961. – Bd. 79. – S. 223–294.

Поступила в редакцию
02.10.08

Темерева Елена Николаевна – доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник кафедры зоологии беспозвоночных Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова.

E-mail: *temereva@mail.ru*

Малахов Владимир Васильевич – доктор биологических наук, член-корр. РАН, заведующий кафедрой зоологии беспозвоночных Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова.

E-mail: *vmalakhov@inbox.ru*