

УДК 594.6

РАЗВИТИЕ И ФИЛОГЕНИЯ ФОРОНИД

Е.Н. Темерева, В.В. Малахов

Аннотация

Форониды – отдельный тип исключительно морских беспозвоночных. Изучение форонид имеет большой сравнительно-анатомический интерес, а положение группы на филогенетическом древе Bilateria до сих пор остается предметом острых дискуссий. Традиционно форонид сближают со вторичноротыми животными, однако согласно последним молекулярно-филогенетическим исследованиям, форониды стоят ближе к типичным первичноротым животным, образуя вместе с ними единую группу Lophotrochozoa. В то же время многие вопросы эмбрионального и личиночного развития форонид до сих пор остаются до конца невыясненными. В этой связи было проведено изучение эмбриогенеза и личиночного развития двух видов форонид, один из которых вынашивает яйца в эмбриональных скоплениях до стадии молодой личинки (*Phoronis ijimai*), а у второго все развитие протекает в толще воды (*Phoronopsis harmeri*).

Для обоих видов было достоверно показано, что дробление яйца протекает по радиальному типу. Для каждого вида характерны свои вариации дробления, связанные с типом развития. Мезодерма возникает из двух зачатков. Передний зачаток формируется на стадии поздней гастролы за счет выселения клеток из передней и латеральных стенок архентерона. Задний зачаток формируется на стадии молодой актинотрохи энтероцельно как выпячивание задней стеки средней кишки. У личинок формируется три ресничных шнура. Личинки обоих видов демонстрирует некоторые различия в строении целомической системы. Исходным типом, очевидно, следует считать строение целомов у личинок *Phoronopsis harmeri*, у которых имеются три отдела целома: предротовой, щупальцевый и туловищный.

Таким образом, по особенностям эмбрионального и личиночного развития форониды, несомненно, ближе к вторичноротым животным, нежели к первичноротым, для которых характерно детерминированное спиральное дробление яйца, закладка мезодермы из специализированных немногочисленных клеток – телобластов, мощное развитие соединительной ткани и паренхимы. Скорее всего, черты развития, которые демонстрируют форониды, – это исходные (плезиоморфные) для всех Bilateria признаки, и в группе Lophotrochozoa их сохранила только группа Lophophorata.

Положение форонид на филогенетическом древе Bilateria до сих пор остается спорным. Это связано с противоречиями, возникшими между классическими взглядами и современными молекулярно-филогенетическими данными. В то же время результаты классической эмбриологии также оказались весьма противоречивыми. Эти противоречия мы постарались разрешить, используя оригинальный материал.

В настоящее время считается точно доказанным существование у форонид радиального типа дробления яйца [1, 2]. Это мнение было подкреплено и в ходе

наших собственных работ по изучению эмбрионального и личиночного развития двух видов форонид, относящихся к разным родам: *Phoronis* и *Phoronopsis*. Один из видов (*P. ijimai*) вынашивает эмбрионы в кроне щупалец до стадии ранней личинки. У другого вида (*Ph. harmeri*) все развитие, начиная со стадии оплодотворенной яйцеклетки, протекает в толще воды. Действительно, у изученных видов дробление яйца в целом протекает по радиальному типу, однако существуют некоторые вариации, связанные с особенностями развития. Так, у видов, вынашивающих яйца, эмбрион на стадии 16 клеток сплюснут в направлении анимально-вегетативной оси так, что 8 анимальных бластомеров располагаются строго над вегетативными, полость бластулы отсутствует. У *Ph. harmeri* борозды четвертого деления дробления проходят не строго меридионально, а несколько под углом к анимально-вегетативной оси зародыша, в результате чего бластомеры отходят друг от друга, и уже на стадии 16 клеток формируется бластула с небольшим пространством бластоцеля внутри.

Мезодерма у обоих исследованных видов происходит из двух зачатков: переднего и заднего. Из переднего мезодермального зачатка формируется выстилка предротового и постротового целомов, а из заднего – туловищного целома. Передняя мезодерма возникает из клеток, выселившихся из передней стенки архентерона во время формирования щелевидного бластопора. Сначала передний мезодермальный зачаток представляет собой плотную массу клеток. Позднее, уже после полного замыкания бластопора, внутри наиболее массивной предротовой части подковообразного мезодермального зачатка схизоцельным способом (т. е. путем раздвигания клеток) появляется полость. Боковые края подковообразного переднего мезодермального зачатка представляют собой тяжи клеток, которые спускаются по обе стороны рта в посторальную часть личинки. У эмбрионов *P. ijimai* мезодермальные клетки в преоральной части зародыша оседают беспорядочно на базальный матрикс эпидермальных клеток, тогда как у эмбрионов *Ph. harmeri* эти клетки формируют замкнутую полость в преоральной части зародыша. На личиночной стадии из боковых тяжей клеток переднего мезодермального зачатка формируется целомическая выстилка щупалец. Задний зачаток мезодермы формируется на стадии молодой личинки как непарное дорсальное выпячивание стенки сквозного кишечника на границе средней и задней кишок. На начальных этапах формирования задний зачаток связан с кишечником, а позднее отшнуровывается от него. В результате формируется небольшой тонкостенный мешочек, который впоследствии огибает кишечник с боковых сторон и смыкается на вентральной стороне тела личинки – здесь образуется вентральный мезентерий.

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 преантенальной 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 отверстиями, которые согласно построениям 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.

Формирование типичной личинки форонид – актинотрохи – связано с появлением ресничных шнуров. Как правило, у молодых актинотрох имеется только два ресничных шнура – предротовой и постротовой. Телотрох – главный локомоторный орган – появляется на более поздних личиночных стадиях. Предротовой ресничный шнур имеет подковообразную форму. Свободные концы подковы берут начало дорсолатерально в передней части личинки. Оттуда предротовой ресничный шнур переходит на край головной лопасти. В передней части личинки дорсолатерально (приблизительно там же, где начинается предротовой ресничный шнур) берет начало и подковообразный постротовой ресничный шнур. Он спускается по боковым сторонам тела наклонно и у молодых личинок проходит очень низко впереди ануса. На более поздних стадиях у личинок формируются щупальца, и постротовой ресничный шнур проходит вдоль их латеральных сторон. У актинотрох имеется обширное оральное поле – пространство эпидермиса между входом в вестибулум и вентральной частью постротового ресничного шнура. Постротовой ресничный шнур и реснички орального поля – главный пищедобывающий аппарат личинок. Латеральные реснички щупалец личинки создают течение, направленное сверху вниз (up-stream filtration). Пищевые частички, подхваченные током воды, задерживаются латеральными ресничками щупалец и отбрасываются на реснички орального поля, которые бьют все время ко рту. Интересно, что у взрослых форонид принципиальная схема движения пищевых частиц, свойственная личинкам, сохраняется – они тоже являются «ап-стрим» фильтраторами.

У сформированных личинок форонид обнаружено два варианта организации целомической системы. У личинок рода *Phoronopsis* имеется истинная тримерия, и настоящие целомические полости обнаруживаются в преоральной лопасти (предротовой целом), щупальцах (постротовой целом) и туловище (туловищный целом). У личинок, принадлежащих роду *Phoronis*, предротовой це-

лом как замкнутая полость, выстланная со всех сторон клетками, отсутствует. Личиночный щупальцевый целом редуцирован у личинок двух видов, принадлежащих роду *Phoronis*: в этом случае у личинок имеются зачатки ювенильных щупалец, в которых и залегает щупальцевый целом – будущий щупальцевый целом взрослого животного.

Согласно последним молекулярно-филогенетическим исследованиям, форониды и брахиоподы рассматриваются как монофилетическая группа с типичными первичноротыми животными – аннелидами и моллюсками. Этим животных объединяют в единую группу – Lophotrochozoa [3, 4].

Данные молекулярных исследований противоречат существующим классическим представлениям, согласно которым форониды – группа, родственная вторичноротым животным. В пользу классических взглядов свидетельствуют полученные нами данные по эмбриональному и личиночному развитию форонид. Во-первых, для форонид, как и для других вторичноротых (иглокожие, полухордовые, хордовые), характерно радиальное дробление яйца с характерным чередованием широтных и меридиональных делений (3-е – широтное, 4-е – меридиональное, 5-е – широтное и т. д.). Во-вторых, у форонид целомическая мезодерма происходит из многоклеточных зачатков за счет выселения клеток из стенок архентерона и энтероцельным способом. Такое происхождение целомической мезодермы также характерно для вторичноротых животных и вовсе не свойственно первичноротым, у которых мезодерма закладывается из малоклеточных зачатков, из нескольких клеток – телобластов. В-третьих, формирование в личиночном развитии форонид трех отделов целома – предротового, щупальцевого и туловищного – также типичная черта развития вторичноротых животных. В-четвертых, согласно мнению Клауса Нильсена [5], для первичноротых животных характерен тип фильтрации “downstream”, тогда как для вторичноротых – “upstream” тип. Для форонид (и для личинок, и для взрослых) характерен именно “upstream” тип фильтрации, что также сближает их с вторичноротыми животными.

Таким образом, данные классической эмбриологии идут в разрез с результатами молекулярно-филогенетических исследований. Какое же решение этой проблемы можно предположить? Решение, скорее всего, состоит в том, что комплекс признаков, характерный для форонид и вторичноротых животных, а именно радиальное дробление яйца, наличие целома и его энтероцельная закладка, – это древние признаки Bilateria. Вполне вероятно, что Lophotrochozoa существует, но в этом стволе комплекс архаичных признаков сохранила группа Lophophorata и она, таким образом, ближе к корню филогенетического дерева билатерально-симметричных животных. А группа первичноротых животных с их сложным детерминированным спиральным дроблением, телобластическим типом закладки мезодермы, мощным развитием соединительных тканей и паренхимы является сильно продвинутой и далеко отошедшей от общего билатерально-симметричного предка.

Summary

E.N. Temereva, V.V. Malakhov. Development and phylogeny of phoronida.

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. Ample evidence obtained on this group, however, yet there is no agreement on the nature of egg cleavage, gastrulation and the origin of coelomic mesoderm. These questions were investigated on the *Phoronis ijimai* and *Phoronopsis harmeri*.

Egg cleavage is radial with some variations, which depend on development type. Coelomic mesoderm derives from two, the anterior and posterior, precursors. The anterior precursor forms by cell migration from the anterior wall of the archenteron, the posterior one by enterocoelic outpouching of the midgut. The lining of protocoel and mesocoel is derived from the anterior precursor, whilst the lining of metacoel originates from the posterior one. Competent larvae of *Phoronopsis harmeri* possess three coelomic cavities.

Thus the features of embryonic and larval development allow us to relate phoronids and Deuterostomia. We are supposing that radial type of egg cleavage, presence of coelom and its enterocoelic origin are plesiomorphic for all Bilateria and in Lophotrochozoa only Lophophorata retained them.

Литература

1. *Zimmer R.L.* Reproductive biology and development of Phoronida. – Michigan: Ann Arbor, 1964. – 416 p.
2. *Santagata S.* Structure and metamorphic remodeling of the larval nervous system and musculature of *Phoronisa pallida* // *Evol. Dev.* – 2002. – V. 4. – P. 28–42.
3. *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.
4. *Cohen B.L.* Monophyly of brachiopods and phoronids: reconciliation of molecular evidence with Linnaean classification (the subphylum Phoroniformea nov.) // *Proc. Royal. Soc. Lond.* – 2000. – V. 267. – P. 1–7.
5. *Nielsen C.* Structure and function of metazoan ciliary bands their phylogenetic significance // *Acta Zool. (Stoch.)*. – 1987. – V. 68. – P. 205–262.

Поступила в редакцию
28.07.07

Темерева Елена Николаевна – кандидат биологических наук; старший научный сотрудник Московского государственного университета.

E-mail: temereva@mail.ru

Малахов Владимир Васильевич – доктор биологических наук, член-корреспондент РАН, заведующий кафедрой Московского государственного университета.

E-mail: vmalakhov@inbox.ru