

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени М.В. ЛОМОНОСОВА

На правах рукописи

Пландин Федор Александрович

**Анатомия и ультраструктура *Novocrania anomala* (Brachiopoda,
Craniiiformea)**

Специальность 1.5.12 Зоология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Москва - 2024

Диссертация подготовлена на кафедре зоологии беспозвоночных
биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова

Научный руководитель:

Темерева Елена Николаевна
доктор биологических наук, доцент,
профессор РАН

Официальные оппоненты:

Островский Андрей Николаевич

доктор биологических наук, доцент
ФГБОУ ВО Санкт-Петербургский
государственный университет,
биологический факультет, кафедра
зоологии беспозвоночных, профессор

Пахневич Алексей Валентинович

кандидат биологических наук
ФГБУН Палеонтологический
институт им. А.А. Борисяка РАН,
лаборатория высших беспозвоночных,
старший научный сотрудник

Чернышёв Алексей Викторович

доктор биологических наук, доцент
ФГБУН Национальный научный
центр морской биологии им. А.В.
Жирмунского Дальневосточного
отделения Российской академии наук,
лаборатория эмбриологии, главный
научный сотрудник

Защита диссертации состоится « 16 » декабря 2024 г. в 15 ч. 30 мин. на заседании диссертационного совета МГУ.015.8 Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова по адресу: 119234, г. Москва, ул. Ленинские горы, д. 1, стр. 12, биологический факультет, ауд. М-1.

E-mail: ksenperf@mail.ru

С диссертацией можно ознакомиться в отделе диссертаций научной библиотеки МГУ имени М.В. Ломоносова (Ломоносовский просп., д. 27) и на портале: <https://dissovet.msu.ru/dissertation/3244>

Автореферат разослан « ____ » _____ 2024 г.

Ученый секретарь
диссертационного
совета

кандидат биологических наук



К.С. Перфильева

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность и степень разработанности темы исследования. Брахиоподы (Brachiopoda) – это один из наименее изученных типов животных, представляющий большой интерес с точки зрения сравнительной анатомии и теоретических вопросов эволюции и филогении животных. Большая часть видового разнообразия брахиопод считается к настоящему моменту вымершей. В связи с большим видовым богатством в предыдущие геологические эры и повсеместной представленностью в различных системах пород и различных регионах Земли ископаемые брахиоподы изучены достаточно равномерно и детально как с точки зрения таксономии, так и морфологии раковины. Вместе с тем, палеонтологические методы в большинстве случаев не позволяют восстановить полную картину строения животного в связи с недостаточной фоссилизацией мягких тканей, и многие аспекты строения, физиологии и экологии древних брахиопод остаются непонятными. Реконструировать эти аспекты приходится путём изучения современных брахиопод, которые, несмотря на своё низкое видовое разнообразие, демонстрируют большое разнообразие как строения, так и адаптаций к различным местообитаниям и экологическим нишам. Важно также отметить, что разнообразие брахиопод в полной мере сохранилось на уровне подтипов – в современной фауне представлены все три подтипа брахиопод, ведущих свою историю с раннего палеозоя: Linguliformea, Craniiformea и Rhynchonelliformea.

Наибольшее видовое разнообразие брахиопод, как вымерших, так и современных, приходится на подтип Rhynchonelliformea; кроме того, именно этот подтип демонстрирует большое разнообразие скелетных структур, служащих для поддержания лофофора и скрепления створок раковины, а также наибольшее разнообразие форм лофофора. Неудивительно, что именно Rhynchonelliformea среди всех брахиопод изучены наиболее полно, тогда как два других подтипа – Craniiformea, рассматриваемые в данной работе, и Linguliformea, – изучены как зоологами, так и палеонтологами в меньшей степени.

Основные работы по строению кранииформных брахиопод были выполнены в конце XIX века. Стоит, однако, отметить, что в данных работах имеются значительные расхождения. Более того, последующие работы, как обзорные, так и более частные, только усилили противоречия. Данная проблема может быть решена комплексным применением современных методов исследования, таких как микротомография, трёхмерные реконструкции по данным микротомографии и по сериям срезов, и трансмиссионная электронная микроскопия.

Цель и задачи работы:

Цель работы: анализ анатомии и ультраструктуры *Novocrania anomala* для морфо-функциональных реконструкций и в свете проблемы эволюции плана строения брахиопод.

Задачи работы:

1. Изучить морфологию и анатомию систем органов *Novocrania anomala*, строение которых важно для филогенетических реконструкций и морфо-функционального анализа.
2. Изучить гистологическое и цитологическое строение систем органов с применением комплекса методов современной зоологии.
3. Провести анализ полученных данных с позиции функциональной морфологии и предположить возможные механизмы движения лофофора и раскрытия створок раковины.
4. Провести сравнительный анализ полученных результатов и предложить сценарий эволюционных преобразований плана строения брахиопод.

Объект и предмет исследования. Объектом исследования является брахиопода *Novocrania anomala* (Müller, 1776) из подтипа Craniiformea.

Предметом исследования является анатомическая, гистологическая и цитологическая структура различных систем органов *N. anomala*, строение которых имеет значение как с эволюционной точки зрения, так и с функциональной.

Научная новизна. Впервые для кранииформных брахиопод детально описаны и реконструированы целомическая и мышечная системы. Впервые для кранииформных брахиопод детально описана ультраструктура эпителиальных, нервных и мышечных тканей. Впервые предложен новый принцип номенклатуры мышц у брахиопод, основанный на их функциональной нагрузке. Впервые у кранииформных брахиопод описаны продольные мышцы стенки тела, играющие важную роль в раскрытии раковины, механизм которого для кранииформных брахиопод впервые обсуждается в настоящей работе на большом объеме фактических данных. Впервые у взрослых брахиопод показаны следы анцестрального «складывания», а также гомология заднего медиального выроста тела ножке (стебельку) других подтипов брахиопод.

Теоретическая и практическая значимость работы. Полученные в ходе исследования результаты представляются теоретически важными в свете реконструкции филогенетических взаимоотношений между различными таксонами брахиопод, эволюции плана строения брахиопод, а также функции и физиологии различных систем органов. Полученные данные могут быть полезными для проведения последующих работ по морфологии, анатомии, развитию и систематике современных брахиопод, а также создают предпосылки для улучшения понимания различных аспектов биологии множества вымерших кранииформных брахиопод. Результаты данной работы могут оказаться практически важными для палеонтологов, специализирующихся на брахиоподах.

Методология и методы исследования. Методологической основой данной диссертации является комплексный подход к изучению, прежде всего, анатомии исследуемого вида, что выражается как в большом количестве материала, так и в большом разнообразии применяемых методов исследования и визуализации:

препарирование, гистологическая техника, сканирующая и трансмиссионная электронная микроскопия, компьютерная микротомография, 3D-реконструкции. Кроме того, значительное внимание уделено обзору уже имеющихся литературных данных, что, с одной стороны, исключает возможность переописания уже известных фактов, а с другой, помогает избегать накопления ещё большего количества противоречий, связанных с игнорированием гипотез разных авторов и отсутствием их верификации.

Положения, выносимые на защиту:

1. Использование метода 3D-реконструкции позволяет по-новому описать компартментализацию целома *Novocrania anomala* и выявить в его составе ранее не описанные отделы.
2. Целомическая система *Novocrania anomala* является шестичастной (гексапартитной) и уникальна среди всех брахиопод.
3. Строение и расположение групп мышц у *Novocrania anomala* позволяет предполагать для них определенные функции. Именно функциональную нагрузку мышц следует использовать для составления номенклатуры мышечной системы у брахиопод в целом.
4. Форма отпечатков мышц у *Novocrania anomala* варьирует в широких пределах, что делает этот признак непригодным для описания новых таксономических единиц на основе изучения палеонтологического материала.
5. Краниформные брахиоподы обладают гидравлическим механизмом раскрытия створок раковины.
6. Краниформные брахиоподы обладают архаичной цитологической организацией эпителиальной, мышечной и нервной ткани.
7. У *Novocrania anomala* присутствует задний вырост туловища, который по положению и гистологическому строению может быть гомологизирован с ножкой других брахиопод.
8. В строении выделительной системы взрослых представителей *Novocrania anomala* можно выявить свидетельства «складывания» тела на вентральную сторону, которое, возможно, имело место в эволюции всего типа.

Степень достоверности работы. Достоверность полученных автором результатов подтверждается тем, что в работе применён обширный комплекс современных методов исследования на большом объеме материала. Кроме того, результаты работы опубликованы в высокорейтинговых рецензируемых международных журналах и представлены на пяти конференциях всероссийского и международного уровня.

Личный вклад автора. Автор диссертации совместно с научным руководителем разработал предварительный план и методологию исследования, уточнял и модифицировал их на всех этапах работы, самостоятельно провёл полный литературный обзор по теме диссертации. Живой материал был собран и зафиксирован автором диссертации совместно с Е.Н. Темеревой, Н.Е. Будаевой и

Н.Н. Римской-Корсаковой. Автор самостоятельно провёл постфиксацию и обратку всего собранного материала и подготовил материал для исследования различными методами. Все использованные в работе гистологические и микротомографические данные получены автором лично. Изображения ультраструктур получены автором лично при работе на трансмиссионных и сканирующих электронных микроскопах. Автор лично подготовил фотографии, рисунки, схемы и трёхмерные реконструкции. Все имеющиеся в данной работе таблицы с рисунками сделаны автором самостоятельно. Текст диссертации полностью написан автором с учётом замечаний со стороны научного руководителя, а также рецензентов статей, напечатанных по теме диссертации в различных журналах.

Апробация работы. Основные результаты работы были представлены и обсуждены на следующих конференциях:

1. IX Международная научно-практическая конференция «Морские исследования и образование» MARESEDU-2020, Москва, 24-31 октября 2020 г.) (устный доклад)
2. 2nd Young Researcher Meeting Morphology, Вена, Австрия, 24-26 февраля 2021 г.) (устный доклад на английском языке)
3. XXVIII Международная научная конференция студентов, аспирантов и молодых ученых "Ломоносов 2021", Москва, Россия, 12-23 апреля 2021 г.) (устный доклад)
4. Всероссийская научная конференция с международным участием, посвященная 85-летию Беломорской биологической станции им. Н.А. Перцова, пос. Приморский, Республика Карелия, Россия, 15-18 сентября 2023 г.) (стендовый доклад)
5. XII Международная научно-практическая конференция "Морские исследования и образование - MARESEDU 2023", Москва, Россия, 23-27 октября 2023 г.) (устный доклад)

Кроме того, результаты работы были апробированы на кафедре зоологии беспозвоночных в ходе одного научного доклада и предзащиты.

Публикации. По материалам работы опубликовано 3 статьи в научных журналах, индексируемых в международных базах данных Web of Science и Scopus. Вклад соискателя во всех опубликованных работах является определяющим и отражён в списке публикаций на стр. 23.

Структура диссертации. Текст диссертации изложен на 243 страницах и состоит из следующих глав: введение, обзор литературы, материал и методы, результаты, обсуждение, заключение, выводы и список литературы. Кроме того, диссертация включает в себя три приложения, содержащих дополнительные иллюстрации и протоколы подготовки объекта.

В тексте диссертации имеется 6 таблиц, 62 рисунка. Список литературы включает в себя 195 источников.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

1. Введение

Во Введении обоснована актуальность темы исследования, её научная новизна, теоретическая и практическая значимость, поставлены цели и задачи, сформулированы положения, выносимые на защиту.

2. Обзор литературы

Происхождение, эволюция и систематика брахиопод. В данном разделе подробно рассматриваются ранняя эволюция брахиопод (вплоть до пермско-триасового вымирания), гипотезы о происхождении и филогении брахиопод, в том числе гипотеза «складывания», дан обзор систематики брахиопод в историческом контексте.

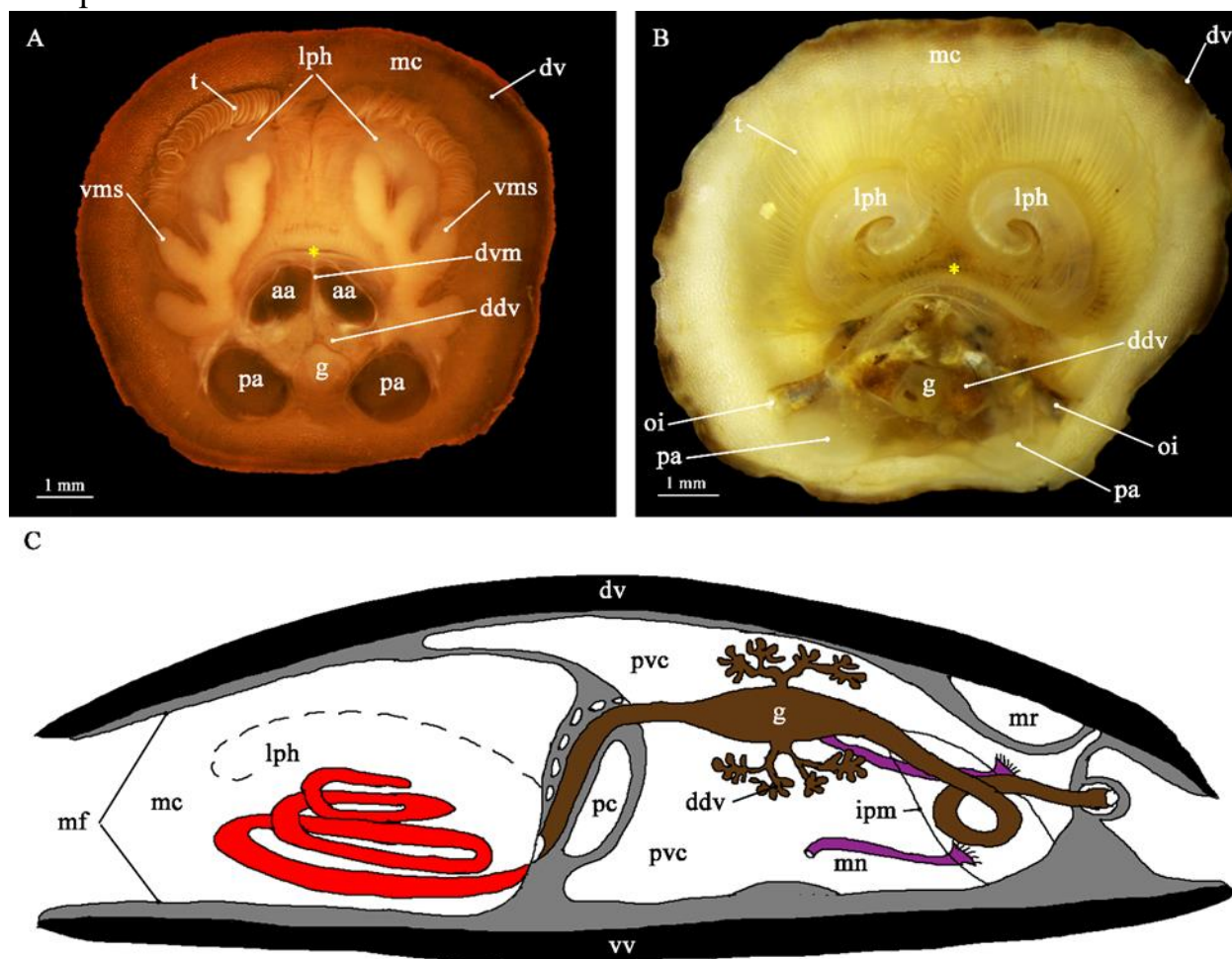


Рисунок 1. Общий план строения *Novocrania anomala*. А – вид с вентральной стороны, вентральная створка удалена; В – вид с вентральной стороны, вентральные створка и листок мантии удалены; С – генерализованная схема сагиттальной проекции. Обозначения: aa – передний аддуктор; ddv – пищеварительные дивертикулы; dv – дорсальная створка; dvm – дорсовентральный мезентерий; g – пищеварительный тракт; ipm – илеопаритальные мезентерии; lph – руки лофофора; mc – мантийная полость; mf – листки мантии; mn – метанефридий; mr – мантийный просвет; oi – внутренние косые мышцы; pa – задние аддукторы; pc – перизофагеальный целом; pvc – перивисцеральный целом; t – щупальца; vms – вентральный мантийный синус; vv – вентральная створка. Звёздочкой на Рис. 1А, В обозначено расположение рта.

Краткий обзор работ по подтипу Craniiformea. В данном разделе кратко рассмотрены основные и частные работы, выполненные на кранииформных брахиоподах с конца XIX века до наших дней.

Морфология и анатомия брахиопод. В данном разделе подробно обсуждаются известные данные по морфологии и анатомии брахиопод, в том числе строение покровов и мантии, морфология и эволюция лофофора, компартиментализация тела, анатомия и ультраструктура целомической, мышечной и нервной систем брахиопод.

3. Материал и методы

Материал. В работе было использовано 35 особей *Novocrania anomala*, собранных путём траления с каменистого субстрата на глубине около 40 м в Северном море (биостанция Эспегренн). В связи с тем, что особи данного вида вентральной створкой цементируются к субстрату, часть экземпляров была подвергнута декальцинации вместе с субстратом (фрагментами раковин двустворчатых моллюсков). Материал был зафиксирован в глутаровом альдегиде, параформальдегиде и 96% этаноле.

Методы исследования. Часть материала подвергали постфиксации тетраоксидом осмия или жидкостью Буэна. В работе использовали следующие методы: фотографии фиксированных особей, вскрытия мантийной полости, гистологическая техника, трансмиссионная (ТЭМ) и сканирующая (СЭМ) электронная микроскопия, компьютерная рентгеновская микротомография и 3D-реконструкции (по срезам и по данным томографии). При изготовлении гистологических срезов использовали окрашивание гематоксилином-эозином и по Маллори. Для проведения исследований методом СЭМ использовали как экземпляры, прошедшие предварительное микротомирование, так и целые особи, высушенные в критической точке, а также очищенные от мягких тканей дорсальные створки. Для компьютерной микротомографии использовали высушенные в критической точке особи. Микротомографические съёмки

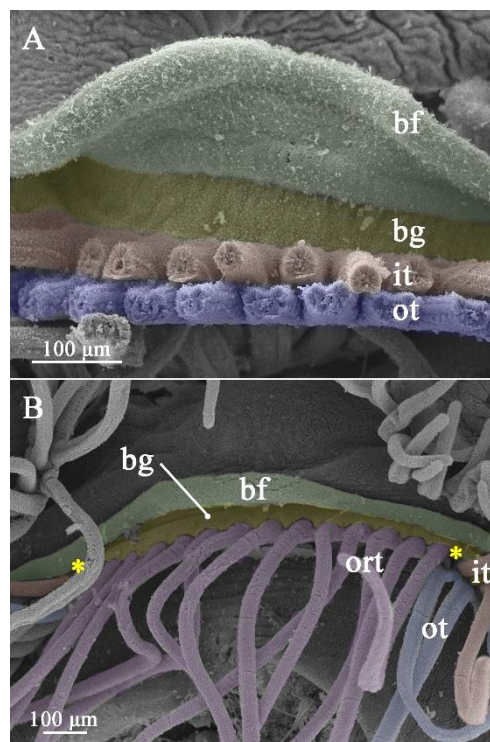


Рисунок 2. Морфология лофофора, СЭМ. А – организация брахиальной оси руки лофофора, дистальные части щупалец обрезаны; В – организация брахиальной оси в околоротовой области. Обозначения: bf – брахиальная складка; bg – брахиальный желобок; it – внутренние щупальца; ort – околоротовые щупальца; ot – наружные щупальца. Звёздочками обозначены места, латеральнее которых один ряд околоротовых щупалец разделяется на два ряда внутренних и наружных щупалец.

проводили на томографе SkyScan 1272. Для построения трёхмерных реконструкций использовали программы Imaris и Amira.

4. Результаты

Внешняя морфология мягкого тела. Мягкое тело *Novocrania anomala* заключено в двустворчатую раковину, вентральная створка которой цементируется к субстрату, и состоит из лофофора, туловища и мантии (Рис. 1). Лофофор *N. anomala* образован двумя руками, несущими щупальца, и относится к спиролофному типу. Щупальца расположены в два ряда, по-разному расположенных относительно брахиальной складки: наружный и внутренний (Рис. 2А). В околоротовой области щупальца расположены в один ряд (Рис. 2В).

Эпидермис туловища и мантии. Эпидермис как туловища, так и мантии, образован однослойным моноцилиарным микровиллярным эпителием (Рис. 3). Мантия состоит из следующих слоёв: 1) наружный мантийный эпидермис; 2) соединительная ткань; 3) внутренний мантийный эпидермис. Кроме того, в мантии проходят мантийные синусы – крупные дивертикулы перивисцерального целома (Рис. 1А). Наружный мантийный эпидермис представляет собой наиболее специализированный тип покровов: он разрастается в порах раковины, образуя мантийные цекумы (Рис. 4). В цекумах наружный мантийный эпидермис образован сердцевидными и периферическими клетками, среди которых многочисленны глобулярные клетки, заполненные крупными электронно-плотными гранулами (Рис. 4).

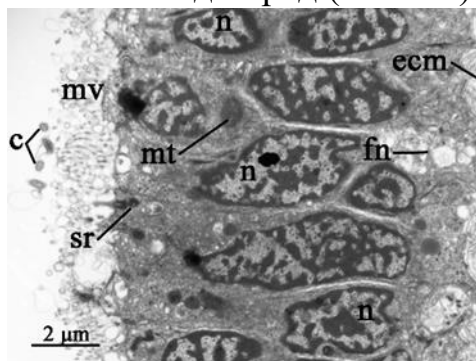


Рисунок 3. Ультраструктура фронтального эпидермиса щупалец, ТЭМ. Обозначения: с – жгутики; ecm – внеклеточный матрикс; fn – фронтальный нерв; mt – митохондрия; mv – микроворсинки; n – ядро; sr – исчерченный корешок.

Целомическая система. В составе целомической системы *N. anomala* можно выделить шесть полностью обособленных компартментов (Рис. 5):

1. Парные большие брахиальные синусы проходят в вентральных сторонах рук лофофора, не сообщаются ни между собой, ни с другими компартментами целомической системы (Рис. 5).

2. Щупальцевый целомический компартмент состоит из малых брахиальных синусов и сообщающегося с ними центрального периезофагеального целома, развитого в основном под пищеводом. В щупальцевом компартменте проходят брахиальные кровеносные сосуды. Все три части щупальцевого компартмента дают ответвления в щупальца.

3. Парные фронтальные камеры, которые описаны для брахиопод впервые и содержат брахиальные протракторы (см. ниже).

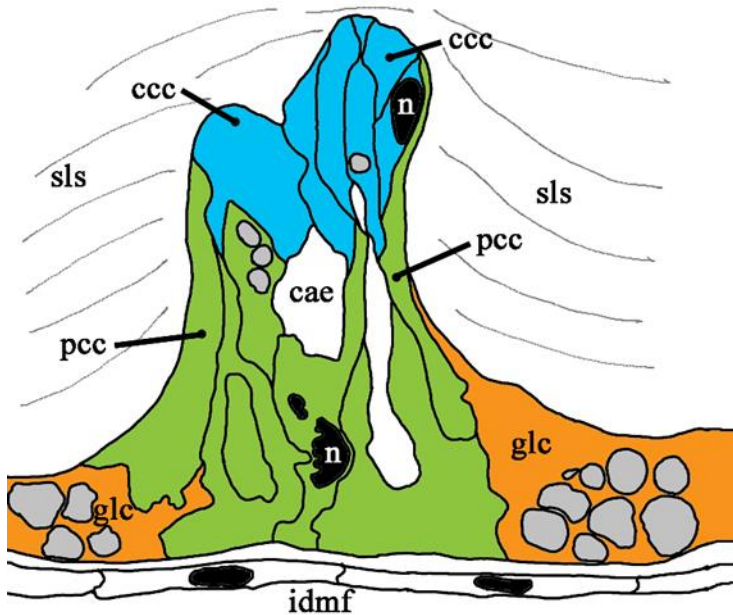


Рисунок 4. Строение мантийного цекума в дорсальной створке, схема по данным ТЭМ. Обозначения: cae – просвет цекума; ccc – сердцевинные клетки; glc – глобулярные клетки; idmf – внутренний эпидермис дорсального листка мантии; n – ядра; pcc – периферические клетки; sls – вторичный слой раковины.

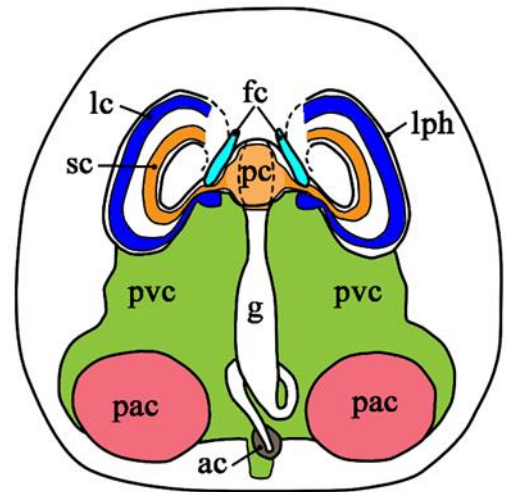


Рисунок 5. Схема организации целомической системы. Обозначения: ac – анальная камера; fc – фронтальные камеры; g – пищеварительный тракт; lc – большие брахиальные синусы; lph – руки лофофора; pac – камеры задних аддукторов; pc – перизофагеальный целом; pvc – перивисцеральный целом; sc – малые брахиальные синусы.

4. Перивисцеральный (туловищный) целом – наиболее обширный целомический компартмент *N. anomala*, окружающий большинство внутренних органов (Рис. 5). От перивисцерального целома отходят мантийные целомические синусы (Рис. 1А). Перивисцеральный целом формирует задний непарный вырост – ножку (Рис. 6В). Перивисцеральный целом разделён полным дорсовентральным мезентерием на левую и правую части (Рис. 6); кроме того, в нём проходят неполные латеральные ленты сложного строения – илеопариетальные мезентерии, вблизи желудка разделяющиеся на две ветви (Рис. 6А). На передних ветвях илеопариетальных мезентериев расположены крупные воронки метанефридиев. Каждая воронка несёт две крупные губы, которые протягиваются вдоль илеопариетальных мезентериев. Каналы метанефридиев направлены латерально вперёд и открываются нефропорами вблизи дистальных частей рук лофофора (Рис. 6А). В мантийных синусах и в области илеопариетальных мезентериев созревают половые клетки (Рис. 7В).

5. Парные камеры задних аддукторов располагаются в задней части туловища и включают соответствующие мышцы (Рис. 5).

6. Анальная камера окружает наиболее заднюю часть прямой кишки (Рис. 5, 6А). Эпителиальная выстилка всех целомических компартментов представлена преимущественно однослойным моноцилиарным миоэпителием, в котором миофиламенты расположены базально (Рис. 7А). В различных участках целома выстилка может разным образом специализироваться. Так, во внутренних

кольцевых дивертикулах перивисцерального целома расположены клетки, почти целиком заполненные миофиламентами (Рис. 7В). То же характерно и для крупных столбчатых клеток наружной выстилки перивисцерального целома, образующей продольную мускулатуру стенки тела. Плоским миоэпителием снаружи покрыты различные участки пищеварительного тракта, в том числе желудок и прямая кишка.

Мышечная система. В *N. anomala* можно выделить семь пар обособленных мышц и одну непарную мышцу (Рис. 8). С функциональной точки зрения (см. Обсуждение) мускулатуру *N. anomala* можно подразделить на две группы мышц: 1) мышцы, связанные с движениями лофофора и 2) мышцы, связанные с движениями раковины. К первой группе относятся: а) брахиальные протракторы, проходящие во фронтальных целомических камерах; б) брахиальные мышцы, проходящие в малых брахиальных синусах; в) брахиальные элеваторы, расположенные в перивисцеральном целоме рядом с передними аддукторами у основания лофофора и ориентированные таким же образом, как брахиальные мышцы (Рис. 9). Ко второй группе относятся: а) передние аддукторы, расположенные в перивисцеральном целоме по бокам от желудка и связывающие дорсальную створку с вентральной; состоят из двух частей, одна из которых заключена в другой (Рис. 9); б) внутренние косые мышцы, проходящие в перивисцеральном целоме примерно от центра вентральной створки к задним латеральным углам дорсальной; в) латеральные косые мышцы, проходящие вдоль латеральных стенок перивисцерального целома; г) задние аддукторы, проходящие в задней части туловища в обособленных целомических камерах. Непарную медиальную мышцу, которая расположена в соответствующем заднем выросте туловища, не удаётся отнести ни к одной из этих групп. Кроме того, выстилка перивисцерального целома у *N. anomala* образует развитую продольную мускулатуру стенки тела.

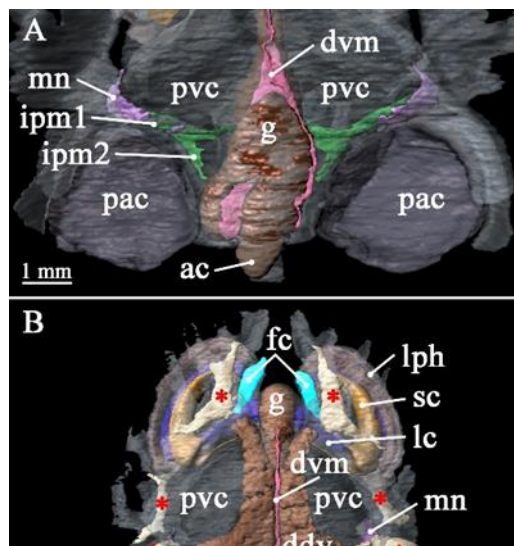


Рисунок 6. Детали анатомии перивисцерального целома, 3D-реконструкция. А – локализация мезентериев и метанефридия, вид с дорсальной стороны; В – локализация гаметогенной ткани, вид с дорсальной стороны. Обозначения: ac – анальная камера; ddy – пищеварительные дивертикулы; dvm – дорсовентральный мезентерий; fc – фронтальные камеры; g – пищеварительный тракт; ipm – илеопариетальный мезентерий; ipm1 – передняя часть илеопариетального мезентерия; ipm2 – задняя часть илеопариетального мезентерия; lc – большие брахиальные синусы; lph – руки лофофора; mn – метанефридии; pac – камеры задних аддукторов; pvc – перивисцеральный целом; sc – малые брахиальные синусы; uro – задний непарный вырост перивисцерального целома. Звёздочками обозначено расположение гаметогенной ткани.

Большая часть мускулатуры *N. anomala* является гладкой. Поперечнополосатыми миофиламентами полностью составлены только брахиальные мышцы, брахиальные элеваторы, а также фронтальная мускулатура щупалец; кроме того, каждый передний аддуктор состоит из двух частей – большей гладкой и меньшей поперечнополосатой (Рис. 9, 10В). Толстые филаменты гладкой части аддуктора достигают диаметра 80 нм. Все мышечные клетки *N. anomala* связаны с базальной пластинкой и непосредственно контактируют с целомической полостью, т.е. представляют собой миоэпителий (Рис. 10А, С). Крупные мышцы, связанные с раковиной, а именно передние и задние аддукторы, внутренние косые мышцы и непарная медиальная мышца, прикрепляясь к створкам раковины крупными пучками тонофиламентов, влияют на характер секреции вторичного слоя раковины, оставляя так называемые мышечные отпечатки, сильно различающиеся по форме и по степени выраженности (Рис. 11).

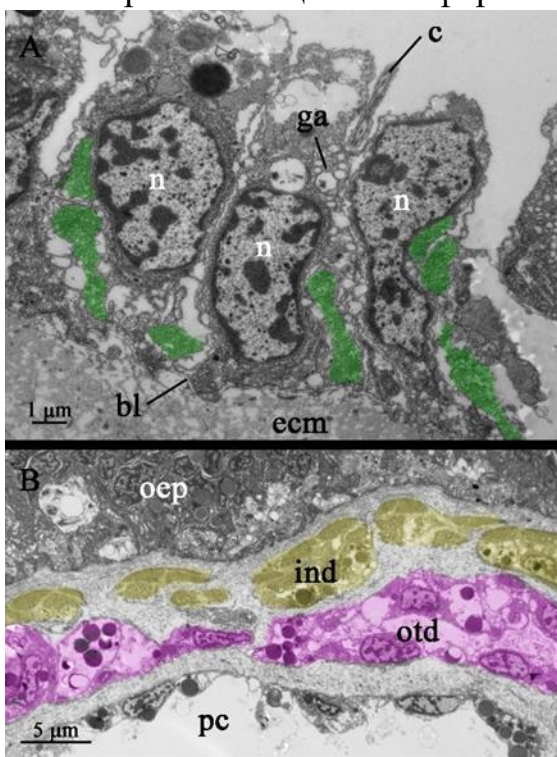


Рисунок 7. Ультраструктура целомической выстилки лофофора, ТЭМ. А – выстилка больших брахиальных синусов; В – кольцевые дивертикулы перизофагеального целома. Обозначения: bl – базальная пластинка; с – жгутик; ga – аппарат Гольджи; ecm – внеклеточный матрикс; ind – внутренний ряд дивертикулов; oep – эпителий пищевода; otd – наружный ряд дивертикулов; n – ядра; pc – перизофагеальный целом. Зелёной заливкой обозначены миофиламенты.

Нервная система. Основные и самые крупные элементы нервной системы *N. anomala* – это главные брахиальные нервы, иннервирующие руки лофофора и по расположению соответствующие надглоточному ганглию других брахиопод, и подглоточный ганглий, продолжающийся вдоль латеральных стенок туловища латеральными нервными стволами (Рис. 12). Все основные нервные элементы *N. anomala* залегают базиэпидермально, то есть проходят непосредственно в эпидермисе между телами и отростками эпителиальных клеток и базальной пластинкой (Рис. 13). Апикальный слой нейроэпидермиса составлен телами эпителиальных клеток, прикрепляющихся к базальной пластинке отростками, содержащими пучки промежуточных филаментов (Рис. 13). Средний слой составлен телами нейронов различных форм и размеров (Рис. 13); этот слой в ряде случаев, в том числе в подглоточном ганглии, может отсутствовать. Базальный слой составлен отростками нейронов (Рис. 13). Некоторые нервные пучки, служащие для иннервации мышц или щупалец, проходят в толще соединительной

ткани (Рис. 14А). Кроме того, в щупальцах развиты перитонеальные нейриты, расположенные между клетками целомической выстилки (Рис. 14В).

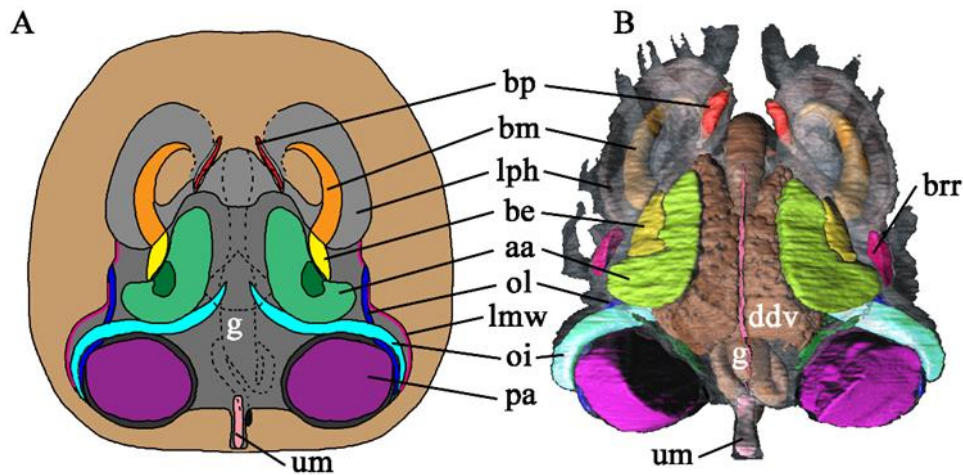


Рисунок 8. Организация мускулатуры. А – схема; В – 3D-реконструкция, вид с дорсальной стороны. Обозначения: aa – передние аддукторы; be – брахиальные элеваторы; bm – брахиальные мышцы; bp – брахиальные протракторы; brr – «брахиальные ретракторы»; ddv – пищеварительные дивертикулы; g – пищеварительный тракт; lmw – продольная мускулатура стенки тела; lph – руки лофофора; oi – внутренние косые мышцы; ol – латеральные косые мышцы; pa – задние аддукторы; um – непарная медиальная мышца.

5. Обсуждение

Ультраструктура эпидермиса и мантии. Эпидермис как туловища, так и мантии образован моноцилиарными микровиллярными клетками,

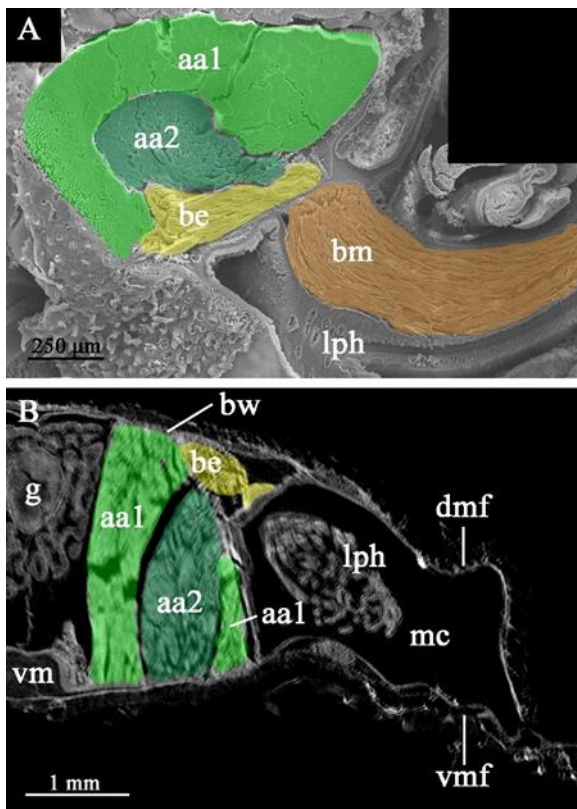


Рисунок 9. Взаимное расположение брахиальной мышцы, брахиального элеватора и двух частей переднего аддуктора. А – фронтальный разрез, СЭМ; В – поперечная проекция, микрофотография. Обозначения: aa1 – основная часть переднего аддуктора; aa2 – внутренняя часть переднего аддуктора; be – брахиальный элеватор; bm – брахиальные мышцы; bw – стенка туловища; dmf – дорсальный листок мантии; g – пищеварительный тракт; lph – рука лофофора; mc – мантийная полость; vm – вентральное возвышение соединительной ткани; vmf – вентральный листок мантии.

расположенными в один слой, что соответствует наиболее примитивному варианту, встречающемуся среди трёхслойных животных. Наиболее специализированным представляется наружный эпителий мантии в области цекумов; здесь, в частности, описаны

глобулярные клетки, встречающиеся у других брахиопод как в эпителиях, так и в соединительной ткани (Kuzmina, Malakhov, 2009; Temereva, Kuzmina, 2017;

Ратновская, 2022). Их наличие заставляет предположить у мантийных цекумов запасную функцию. В отличие от личинок и ювенилей (Temereva, 2020a), у взрослых особей *N. anomala* нервные отростки не подходят к мантийным цекумам; это можно связать с отсутствием у мантии взрослых особей сенсорной функции, эффективной в случае ювенилей ввиду небольшой толщины раковины.

Организация целомической системы и компартиментализация тела. В

данной работе обособленные фронтальные целомические камеры и камеры задних аддукторов описаны впервые, хотя существование заключённых в этих камерах мышц (брахиальных протракторов и задних аддукторов соответственно) известно с конца XIX века (Blochmann, 1892). Таким образом, *N. anomala* обладают уникальной шестичастной целомической системой, ранее не известной ни у краниид, ни у других брахиопод.

Следует подчеркнуть, что все шесть компартиментов целомической системы *N. anomala* при этом имеют различную морфологию и функции, и не являются сериальными гомологами. Такая организация целомической системы

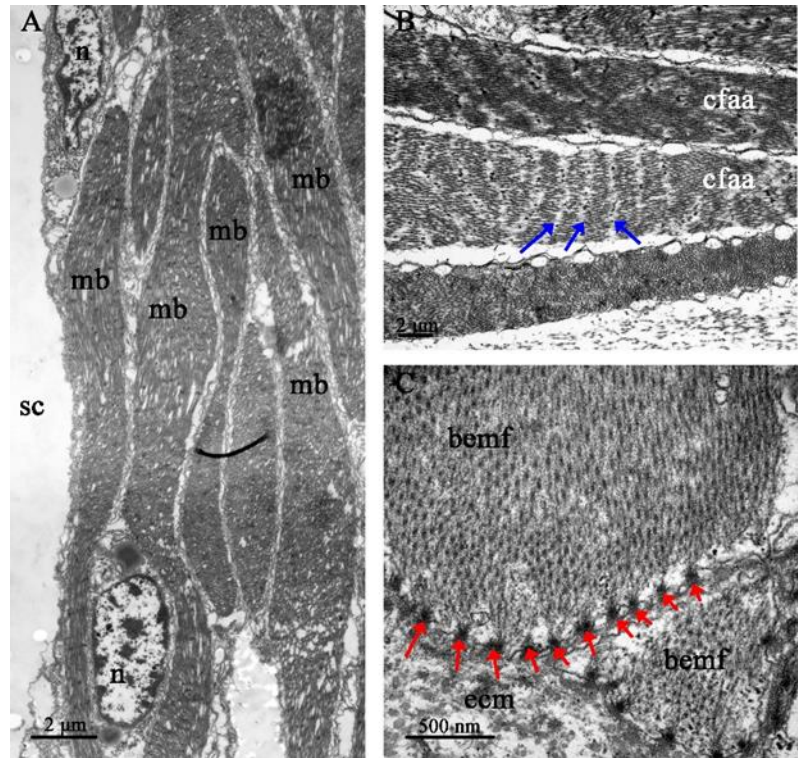


Рисунок 10. Ультраструктура мышц, ТЭМ. А – брахиальная мышца; В – внутренняя (поперечнополосатая) часть переднего аддуктора; С – прикрепление брахиального элеватора к базальной пластинке. Обозначения: bemf – мышечные волокна брахиального элеватора; cfaa – поперечнополосатые волокна переднего аддуктора; ecm – внеклеточный матрикс; mb – мышечные волокна брахиальной мышцы; sc – малый брахиальный синус. Синими стрелками обозначены Z-линии поперечнополосатой мускулатуры; красными стрелками обозначены гемидесмосомы.

затрудняет сравнение целомической системы краниид и других брахиопод, а также других трёхслойных животных, в том числе и в рамках распространённой архицеломатной гипотезы, согласно которой целомическая система трёхслойных животных состоит из трёх первичных компартиментов: протоцеля, мезоцеля и метацеля. Настоящая архицеломия была ранее отмечена у лингулиформных брахиопод, обладающих предротовым целомом (протоцелом), проходящим в брахиальной складке (Temereva et al., 2015). *N. anomala* также обладает целомическими пространствами в брахиальной складке; однако, во-первых, эти пространства не проходят во всей брахиальной складке, а приурочены к

околоротовой области, во-вторых, они явным образом связаны с перизофагеальным целомом и являются частью системы его кольцевых дивертикулов вокруг пищевода и глотки. Следует отметить, что архицеломатная концепция, хоть и с оговорками, применима и к организации целомической системы *N. anomala*, так как, по крайней мере, фронтальные камеры и камеры задних аддукторов можно считать дериватами метацеля, обособившимися для более эффективной работы заключённых в них мышц: брахиальных протракторов и задних аддукторов соответственно.

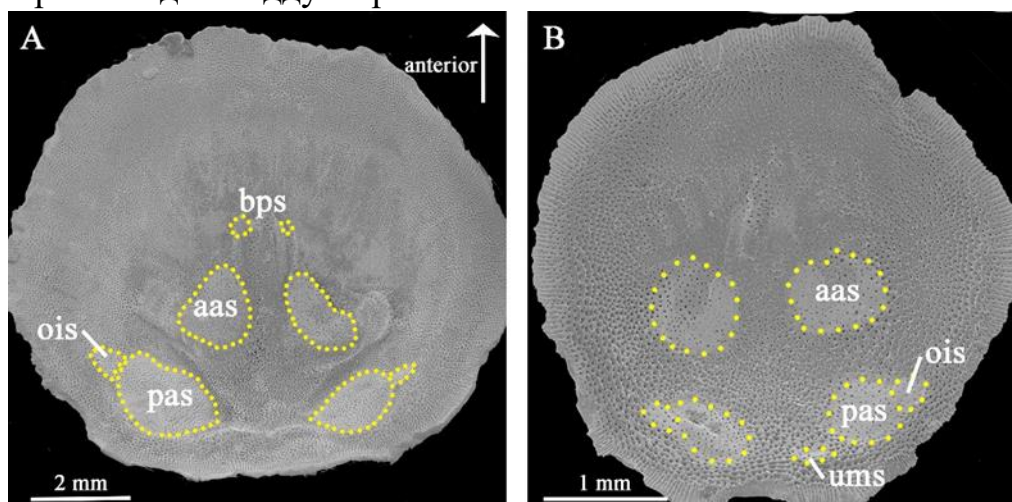


Рисунок 11. Общие виды мышечных отпечатков на дорсальной створке, СЭМ. Обозначения: aas – отпечатки передних аддукторов; bps – отпечатки брахиальных протракторов; ois – отпечатки внутренних косых мышц; pas – отпечатки задних аддукторов; ums – отпечаток непарной медиальной мышцы.

Ультраструктура целомической выстилки. Эпителиальная выстилка всех компарментов образована моноцилиарными миоэпителиальными клетками, что соответствует наиболее примитивному варианту целотелия трёхслойных животных (Rieger, Lombardi, 1987; Temereva, 2017; Kuzmina et al., 2018). Миоэпителиальные клетки также могут различным образом специализироваться; например, в больших брахиальных синусах встречаются клетки с развитым синтетическим аппаратом (Рис. 7А). Кроме того, все мышцы у *N. anomala* образованы эпителиально-мышечными клетками. В то же время, в литературе имеются отрывочные сведения о наличии у брахипод более сложных типов целомической выстилки, в том числе и о выделении из неё обособленной мышечной ткани (Mackay, Hewitt, 1978); эти данные, однако, нуждаются в верификации. В нашей работе показано сходство тонкой организации перизофагеального целома у *N. anomala* и ранее изученной ринхонеллифомной брахиоподы *Hemithiris psittacea* (Kuzmina, Malakhov, 2011). У обоих видов перизофагеальный целом образует кольцевые дивертикулы в толщу соединительной ткани, окружающей пищевод, при этом во внутреннем ряду дивертикулов мышечная выстилка, обеспечивающая перистальтику пищевода, выражена в значительно большей степени. Миоэпителиальная выстилка больших брахиальных синусов, вероятно, может способствовать перекачке

целомической жидкости из проксимальных дорсальных выростов синусов в дистальные части синусов (в руках), что, вместе с замкнутостью больших брахиальных синусов, подтверждает их гидростатическую поддерживающую функцию. Хорошо развитая миоэпителиальная выстилка стенки перивисцерального целома образует выраженную продольную мускулатуру стенки тела, которая, по-видимому, играет вспомогательную роль в механизме раскрытия створок раковины (см. ниже).

Организация мускулатуры. В связи с большой подвижностью створок и отсутствием скелетной поддержки лофофора беззамковые брахиоподы, и в том числе краниiformные, обладают сложной мускулатурой, занимающей значительную часть туловища и лофофора. Работы по мускулатуре краниiformных брахиопод немногочисленны, во многих аспектах противоречивы и используют запутанную терминологию. Функцию ретракции рук лофофора могут выполнять две пары мышц: брахиальные мышцы, расположенные непосредственно в руках, и брахиальные элеваторы, расположенные в перивисцеральном целоме у основания лофофора. Обе указанные мышцы являются поперечнополосатыми и, таким образом, обеспечивают быстрое втягивание рук лофофора при опасности, которой лофофор краниiformных брахиопод подвержен из-за выставления проксимальных витков за пределы мантийной полости при фильтрации. Впервые показано, что протракция рук и приобретение ими оптимальной позиции для фильтрации связана с работой гидроскелета больших брахиальных синусов.

Можно отметить немало противоречий в литературных данных по передним аддукторам и расположенным рядом с ними брахиальным элеваторам (Joubin, 1886; Blochmann, 1892; Robinson, 2014). В настоящей работе впервые достоверно показано, что передние аддукторы и брахиальные элеваторы являются обособленными друг от друга мышцами с различно ориентированными мышечными волокнами и разными функциями: передние аддукторы закрывают створки раковины (совместно с задними аддукторами), тогда как брахиальные элеваторы принимают участие в ретракции рук лофофора (Рис. 9). В работе впервые выдвинуто предположение о механизме раскрытия створок раковины у

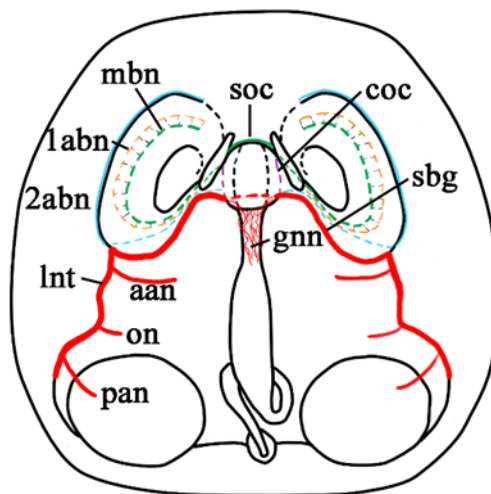


Рисунок 12. Схема организации нервной системы; мантийные нервы не показаны. Обозначения: aan – нервы передних аддукторов; soc – окологлоточные коннективы; gnn – кишечная нервная сеть; lnt – латеральные нервные стволы; mbn – главные брахиальные нервы; on – нервы косых мышц; pan – нервы задних аддукторов; soc – надглоточные комиссуры; sbg – подглоточный ганглий; labn – добавочные брахиальные нервы; 2abn – вторые добавочные брахиальные нервы.

кранииформных брахиопод: латеральные косые мышцы, а также ранее не описанные продольные мышцы стенки тела, сокращаясь, сжимают целом в передне-заднем направлении, заставляя его расширяться в дорсо-вентральном направлении ввиду неизменности объема целомической жидкости, таким образом выталкивая дорсальную створку вверх от неподвижной вентральной. В работе впервые предложена функционально-обоснованная терминология для мускулатуры кранииформных брахиопод взамен весьма противоречивой терминологии, основанной на расположении мышц (Таблица 1).

Blochmann, 1892	Williams et al., 1997a, b	Robinson, 2014	Предлагаемые термины
брахиальный протрактор	брахиальный протрактор	малая передняя мышцы	брахиальный протрактор
брахиальная	брахиальная	брахиальная	внутренний брахиальный ретрактор
брахиальный элеватор	брахиальный элеватор	передний аддуктор («быстрая» часть)	внешний брахиальный ретрактор
передний окклюзор (единый)	передний аддуктор (передняя часть)	передний аддуктор («медленная» часть)	передний аддуктор (основная часть, гладкая)
	передний аддуктор (задняя часть)	передний аддуктор («быстрая часть»)	передний аддуктор (внутренняя часть, поперечнополосатая)
верхняя косая	внутренняя косая	внутренняя косая	аджустор дорсальной створки
нижняя косая	латеральная косая	латеральная косая	продольный компрессор (сжиматель)
задний окклюзор	задний аддуктор	задний аддуктор	задний аддуктор
элеватор ануса	непарная медиальная (=элеватор ануса)	непарная медиальная	задний элеватор (подниматель)

Таблица 1. Наименования, предлагаемые для мускулатуры краниид согласно наиболее вероятным функциям различных мышц, в сравнении с названиями, принятыми в основных работах прошлых лет.

Мышечные отпечатки на исследованных дорсальных створках демонстрируют высокую вариабельность, что может быть связано с различной геометрией субстратов, к которым цементируются *N. anomala*, и ранее было отмечено применительно к вентральным створкам (Brunton, 1988). В связи со значительными различиями в мышечных отпечатках у особей одной популяции следует заключить, что этот признак нельзя использовать в диагнозах родов и видов кранииформных брахиопод, как это делается в различных палеонтологических работах.

Организация нервной системы. Взрослые особи *N. anomala* не имеют надголоточного ганглия, который был описан у ювенильных форм этого вида (Темерева, 2021), а главные брахиальные нервы контактируют друг с другом над

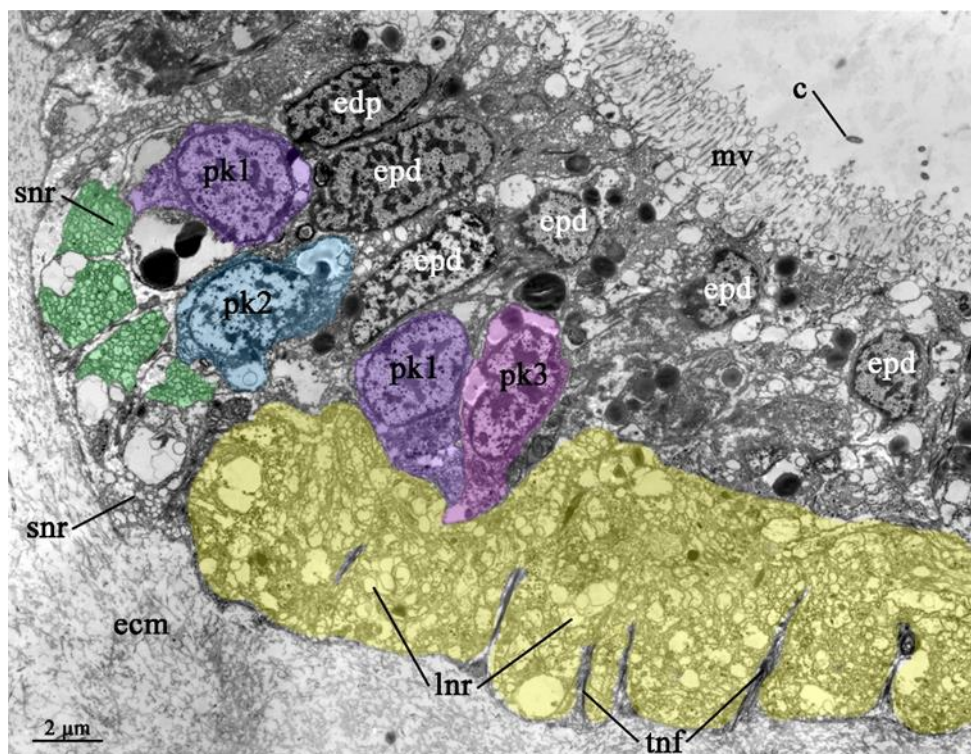


Рисунок 13. Ультраструктура главного брахиального нерва, ТЭМ. Обозначения: с – жгутики; ecm – внеклеточный матрикс; epd – эпидермальные клетки; lnr – крупные нейриты; mv – микроворсинки; pk1, pk2; pk3 – тела нейронов различных типов; snr – маленькие нейриты; tnf – пучки промежуточных филаментов.

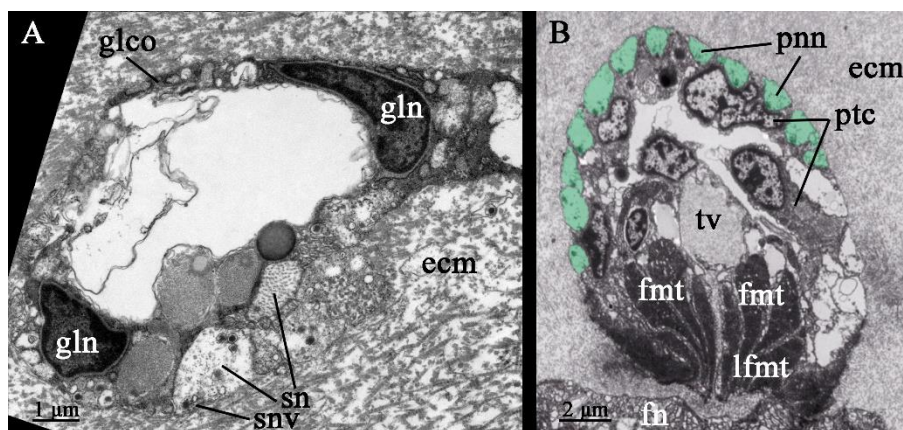


Рисунок 14. Нейриты в соединительной ткани и целотелии. А – нейриты в соединительнотканной перегородке между щупальцевым и перивисцеральным целомами; В – перитонеальные нейриты в щупальцевом канале. Обозначения: ecm – внеклеточный матрикс; fmt – фронтальная щупальцевая мускулатура; fn – фронтальный нерв щупальца; lfmt – латерофронтальная щупальцевая мускулатура; pnn – перитонеальные нейриты; ptc – перитонеальные клетки; sn – поперечные нервные отростки; snv – синаптические везикулы; tv – щупальцевый сосуд.

пищеводом посредством тонких нервных пучков. *N. anomala* демонстрирует чрезвычайно примитивную цитологическую организацию нервной системы: все

нервные центры, в том числе подглоточный «ганглий», представляют собой стратифицированный нейроэпителий, в котором тела эпидермальных клеток расположены апикально, тела нейронов занимают среднее положение, а отростки нейронов – базальное. Это очень примитивный тип организации нервной системы, характерный в том числе для двуслойных животных (Hejnol, Rentzsch,

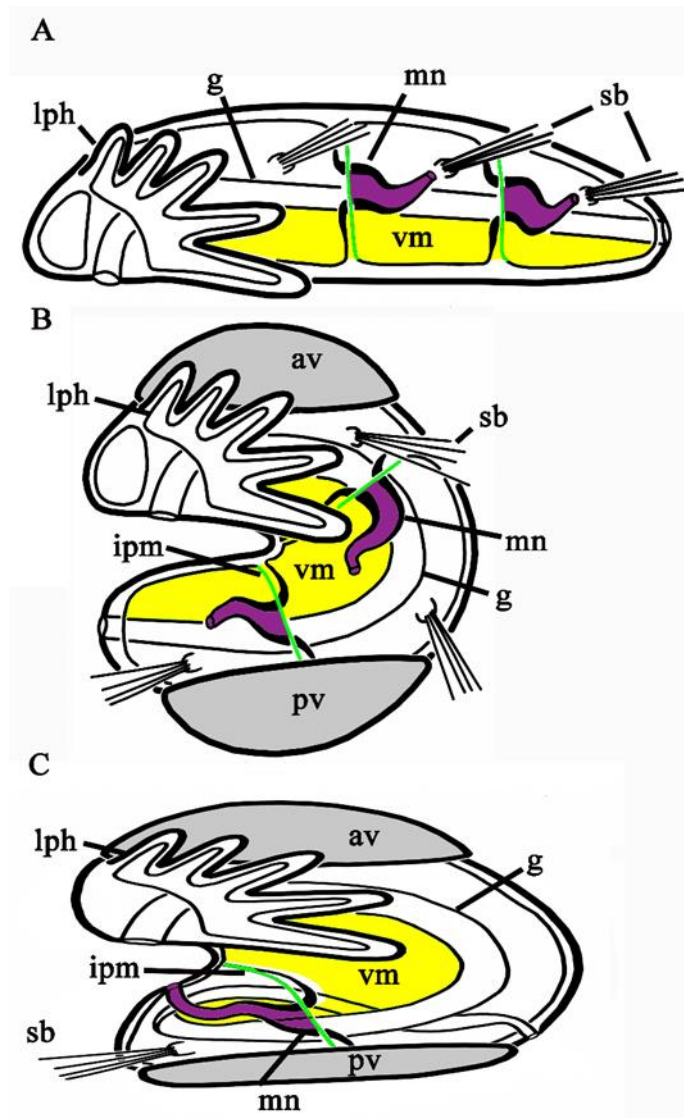


Рисунок 15. Гипотетическая реконструкция эволюции плана строения кранииформных брахиопод. А – гипотетический олигомерный предок брахиопод; В – промежуточная стадия в процессе «складывания» на вентральную сторону; С – брахиопода, близкая кранииформной, полностью «сложенная» на вентральную сторону и обладающая сниженным количеством полуотделённых сегментов. Обозначения: av – передняя (дорсальная) створка; g – пищеварительный тракт; ipm – илеопариетальный мезентерий; lph – лофофор; mn – метанефридий; pv – задняя (вентральная) створка; sb – пучок щетинок; vm – вентральный мезентерий.

2015) и свидетельствующий об архаичности иннервации кранииформных и других брахиопод (Kuzmina, Temereva, 2020). Интересно, что у всех животных с нервной системой такого уровня организации схожим образом устроены и эпидермальные клетки в области прохождения крупных нервов: они заякориваются в базальной пластинке отростками с мощными пучками опорных

промежуточных филаментов, представляя собой так называемую радиальную глию (Mashanov et al., 2015).

Данные в пользу гипотезы «складывания». Впервые гипотеза «складывания»

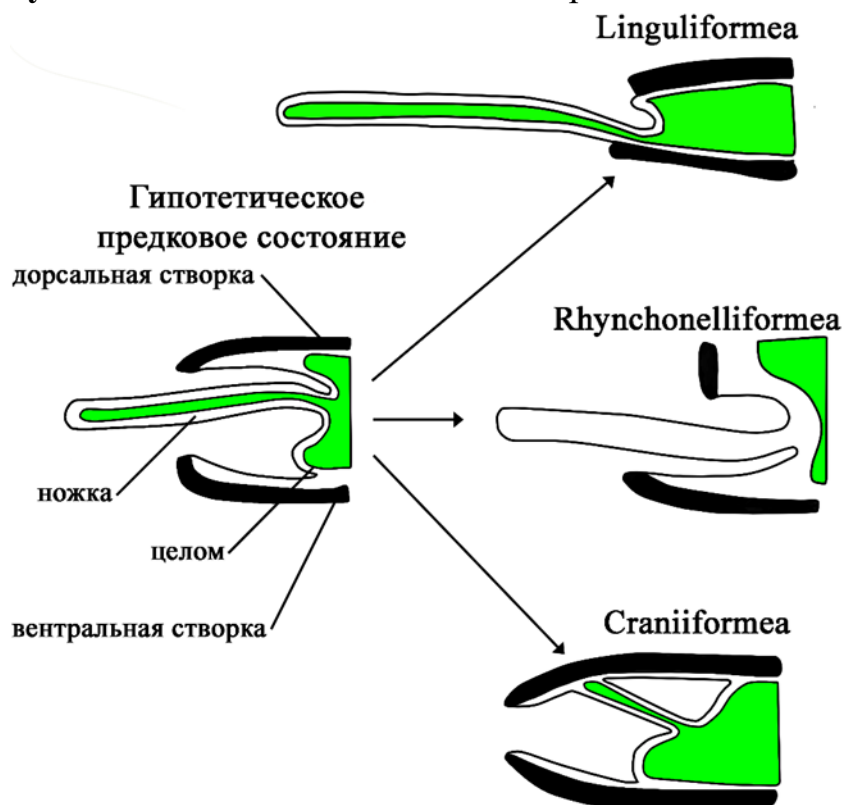


Рисунок 16. Гипотетическая схема эволюции ножки брахиопод. Чёрным цветом выделены створки раковины, зелёным – перивисцеральный (туловищный) целом.

брахиопод была предложена в 1991 году (Nielsen, 1991). Эта гипотеза предполагает, что предок всех брахиопод сложился на вентральную сторону, таким образом, что всё тело представляет собой разрастание дорсальной стороны. У *N. anomala* илеопариетальные мезентерии, вероятно, являются гомологами диссепиментов гипотетического метамерного предка Brachiopoda (Temereva, Malakhov, 2011). Диссепименты протягиваются не в поперечной плоскости, а вдоль кишечника под острым углом, что может быть свидетельством изгиба передней-задней оси туловища в филогенезе. Взаимное расположение илеопариетальных мезентериев и метанефридиев у *N. anomala* так же свидетельствует в пользу гипотезы «складывания». Проксимальная часть метанефридиев *N. anomala* прикрепляется к илеопариетальным мезентериям, а каналы метанефридиев направлены вперёд, что резко отличает характер расположения метанефридиев данного вида от такового у типичных метамерных животных, например, аннелид, у которых канал метанефридиев направлен назад и открывается во внешнюю среду в последующем сегменте (Рис. 15).

О происхождении и эволюции ножки брахиопод. У брахиопод из подтипов Linguliformea и Rhynchonelliformea имеется выраженный задний вырост туловища – ножка, служащая либо для зарывания в субстрат, либо для прикрепления к нему. У Craniiformea ножка обычно считается редуцированной,

либо её возникновение предполагается апоморфией лингулиформных и ринхонеллиформных брахиопод, возникшей независимо в обеих группах (Старобогатов, 1979; Gorjansky, Popov, 1986; Малахов, 1995; Williams et al., 1997a). Мы предлагаем альтернативную гипотезу, согласно которой гомологом ножки у *Craniiformea* является задний непарный вырост туловища, который, как и ножки других брахиопод, происходит от заднего непарного выроста туловища анцестральной формы (Рис. 16).

6. Заключение

В ходе реализации диссертационной работы проведено анатомическое, гистологическое и цитологическое исследование систем органов *Novocrania anomala*, имеющих значение в контексте морфо-функционального анализа, эволюции и филогении брахиопод. Описаны фронтальные целомические камеры и камеры задних аддукторов – целомические компартменты, ранее не описанные у брахиопод. Впервые показано, что целомическая система *N. anomala* является шестичастной. Такая компартментализация тела является уникальной и, хотя и позволяет сравнение с планом строения других животных в рамках архицеломатной концепции, значительно затрудняет его. На основании полученных данных о морфологической и ультраструктурной организации больших брахиальных синусов предположен гидростатический механизм протракции рук лофофора. Впервые описаны миоэпителиальные выстилки периэзофагеального и перивисцерального целомов и анальной целомической камеры. Впервые в исследовании по брахиоподам проведена детальная реконструкция мускулатуры. Уточнены и прояснены многие аспекты, касающиеся функциональной нагрузки мышц. В частности, установлено, что ретракция лофофора осуществляется совместно работающими брахиальными мышцами и брахиальными элеваторами. Установлено, что передний аддуктор состоит из двух частей – большей гладкой и меньшей поперечнополосатой, а брахиальные элеваторы являются отдельными мышцами, принимающими участие в ретракции рук лофофора и не связанные с вентральной створкой. Детально описан механизм раскрытия створок у кранииформных брахиопод, основанный на совместном действии латеральных косых мышц и впервые описанных продольных мышц тела. Впервые предложено физиологическую нагрузку использовать для пересмотра номенклатуры мускулатуры беззамковых брахиопод. Впервые достоверно показано, что форма мышечных отпечатков на дорсальной створке *N. anomala* в широких пределах варьирует в пределах одной популяции, что делает этот признак непригодным для описания новых таксономических единиц. Подробное исследование ультраструктуры систем органов *N. anomala* позволило выявить их примитивную цитологическую организацию: покровный эпителий, нервная система, мускулатура, целомическая выстилка демонстрируют архаичное строение, которое, вероятно, было характерно для общего предка *Bilateria* и сохранилось у брахиопод, форонид и

некоторых вторичноротых. У *N. anomala* впервые показано наличие заднего непарного выроста туловища, который по положению и гистологическому строению соответствует ножке ринхонеллиформных и лингулиформных брахиопод. В строении взрослых *N. anomala* обнаружены достоверные свидетельства «складывания»: выделительные органы занимают задне-переднее положение, а не передне-заднее как у типичных метамерных (олигомерных) Triploblastica. Полученные анатомические и ультраструктурные результаты могут быть полезны для широкого филогенетического анализа брахиопод, и в частности, для тестирования основных гипотез филогенетических отношений между брахиоподами: «Inarticulata» и «Calciata».

7. Выводы

1. В составе тела *Novocrania anomala* описаны целомические компартменты, ранее не упоминаемые в литературе: фронтальные целомические камеры и камеры задних аддукторов.
2. Впервые методами 3D-реконструкций показано, что целомическая система *Novocrania anomala* является шестичастной (гексапартитной), что является уникальным среди брахиопод. Возможно, впервые описанные обособленные целомические камеры являются дериватами метацеля.
3. Впервые для брахиопод проведена детальная реконструкция мускулатуры на примере *Novocrania anomala*. Предложено использовать функциональную нагрузку мышц для составления номенклатуры мышечной системы у брахиопод.
4. Обнаружено, что у особей одного вида (*Novocrania anomala*) форма отпечатков мышц варьирует в широких пределах, что делает этот признак непригодным для описания новых таксономических единиц.
5. Анализ расположения и функционирования мускулатуры *Novocrania anomala* впервые позволил предположить механизм раскрытия створок у кранииформных брахиопод. Это гидравлический механизм, основанный на совместном действии латеральных косых мышц и впервые описанных продольных мышц стенки тела. Расслабленные мышцы-аддукторы могут поддерживать раковину в раскрытом состоянии.
6. Детальное исследование ультраструктуры систем органов *Novocrania anomala* позволило выявить примитивное строение покровного эпителия, нервной системы, целомической выстилки и мускулатуры, что может быть свидетельством анцестральной цитологической организации.
7. Использование метода 3D-реконструкции позволило выявить у *Novocrania anomala* задний непарный вырост туловища, который по положению и гистологическому строению может быть гомологизирован с ножкой лингулиформных и ринхонеллиформных брахиопод.
8. Обнаружены достоверные свидетельства «складывания» в строении современных взрослых брахиопод на примере *Novocrania anomala*: задне-

переднее расположение метанефридиев является свидетельством изгибания передне-задней оси тела гипотетического олигомерного предка.

Благодарности

Я выражаю свою искреннюю благодарность научному руководителю – Елене Николаевне Темеревой. Я глубоко признателен Т.В. Кузьминой за полезные обсуждения брахиопод в ходе моего обучения в аспирантуре и за замечания, высказанные при подготовке работы к предзащите. Я благодарен П.А. Кузнецову, Б.В. Осадченко, Н.Е. Будаевой, Н.Н. Римской-Корсаковой, М.А. Кобелецкой, В.В. Малахову, Е.В. Богомоловой, Ф.В. Большакову, Л.П. Корзуну, Н.А. Пояркову, Е.О. Щербакову, Е.К. Дегтярёвой, Е.Д. Никитенко, А.В. Ратновской, Ю.Ю. Пландиной и А.С. Пландину.

ПУБЛИКАЦИИ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в рецензируемых научных журналах, индексируемых в международных базах данных Scopus, Web of Science, RSCI

1. **Plandin F.A.**, Temereva E.N. Anatomy of the coelomic system in *Novocrania anomala* (Brachiopoda, Craniiformea) and relationships within brachiopods // *Zoology*. – 2021. – Vol.144, No.125884. – P.1-11. 1,3 п.л./1,0 п.л. JCR 1,6.
2. **Plandin F.A.**, Temereva E.N. Anatomical data on *Novocrania anomala* (Brachiopoda: Craniiformea) support the “brachiopod fold” hypothesis // *Invertebrate Zoology*. – 2023 – Vol.20, No.3. – P. 269-279. 1,3 п.л./1,0 п.л. SJR 0,569.
3. **Plandin F.A.**, Temereva E.N. Revision of the muscular system in the brachiopod *Novocrania anomala* using 3D reconstruction: functional and paleontological significance // *Journal of Morphology*. – 2024. – Vol.285, No.3. – P. 1-16, e21685. 1,8 п.л./1,6 п.л. JCR 1,5.