

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени М.В. ЛОМОНОСОВА
БИОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ

На правах рукописи

Пландин Федор Александрович

**«Анатомия и ультраструктура *Novocrania anomala* (Brachiopoda,
Craniiformea)»**

Специальность 1.5.12 Зоология

ДИССЕРТАЦИЯ

на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
доктор биологических наук, доцент, профессор РАН
Темерева Елена Николаевна

Москва – 2024

Оглавление

1. ВВЕДЕНИЕ.....	4
1.1. Актуальность и степень разработанности темы исследования.....	4
1.2. Цель и задачи работы	6
1.3. Объект и предмет исследования.....	7
1.4. Научная новизна исследования	7
1.5. Теоретическая и практическая значимость исследования	8
1.6. Методология исследования.....	8
1.7. Положения, выносимые на защиту	9
1.8. Личный вклад автора.....	10
1.9. Апробация результатов диссертации.....	11
1.10. Публикации на тему диссертации	12
1.11. Структура и объём диссертации.....	12
2. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ.....	14
2.1. Происхождение, эволюция и систематика брахиопод.....	14
2.1.1. Палеонтологические свидетельства ранней истории брахиопод ...	14
2.1.2. Гипотезы о происхождении плана строения брахиопод	18
2.1.3. Филогения и систематика брахиопод	23
2.2. Краткий обзор работ по подтипу Craniiformea	28
2.3. Морфология и анатомия брахиопод.....	30
2.3.1. Мантия и эпидермис	30
2.3.2. Лофофор.....	35
2.3.3. Целомическая система и компарментализация тела	42
2.3.4. Мышечная система	55

2.3.5. Нервная система.....	63
3. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ	72
3.1. Сбор материала	72
3.2. Методы исследования.....	72
3.2.1. Фиксация, постфиксация, декальцинация и мацерация материала.	72
4. РЕЗУЛЬТАТЫ	86
4.1. Внешняя морфология мягкого тела	86
4.2. Эпидермис туловища и мантии	89
4.3. Целомическая система.....	99
4.3.1. Общая анатомия целомической системы	99
4.3.2. Целомическая система лофофора	99
4.3.3. Целомическая система туловища и мантии	117
4.4. Мышечная система	136
4.4.1. Мышцы, связанные с лофофором	136
4.4.2. Мышцы, связанные с раковиной.....	142
4.4.3. Непарная медиальная мышца	151
4.4.4. Мышечные отпечатки	151
4.5. Нервная система.....	157
4.5.1. Иннервация лофофора.....	157
4.5.2. Иннервация мускулатуры	166
5. ОБСУЖДЕНИЕ	169
5.1. Ультраструктура эпидермиса туловища и мантии.....	169
5.2. Организация целомической системы и компартментализация тела ...	171
5.3. Ультраструктура целомической выстилки.....	179
5.3.1. Функциональные аспекты.....	179

5.3.2. Сравнение организации целомической выстилки в разных группах брахиопод.....	184
5.4. Организация мускулатуры	185
5.4.1. Проблема терминологии, связанной с мускулатурой	186
5.4.2. Движения лофофора	187
5.4.3. Движения раковины	191
5.4.4. Задняя непарная мышца	194
5.4.5. Предлагаемая терминология.....	195
5.4.6. Значение мышечных отпечатков.....	197
5.4.7. Проблема гетерогенности мышц.....	198
5.5. Организация нервной системы	199
5.5.1. Сравнение анатомии нервной системы в разных подтипах брахиопод	200
5.5.2. Сравнение ультраструктуры нервов у различных Triploblastica ...	200
5.6. Данные в пользу гипотезы «складывания»	202
5.7. О происхождении и эволюции ножки брахиопод	204
6. ЗАКЛЮЧЕНИЕ	209
7. ВЫВОДЫ	213
БЛАГОДАРНОСТИ	214
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	215
ПРИЛОЖЕНИЕ I. Дополнительные иллюстрации	234
ПРИЛОЖЕНИЕ II. Протоколы изготовления фиксаторов, красителей и других растворов	237
ПРИЛОЖЕНИЕ III. Протоколы подготовки объекта.....	239

1. ВВЕДЕНИЕ

1.1. 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. Всего в истории Земли насчитывается, по разным оценкам, от 12000 (Harper et al., 2017; Carranza, Carlson, 2019) до 30000 видов брахиопод (Human, 1959; Emig et al., 2021), при этом современную фауну составляет только около 400 видов (Emig et al., 2013, 2021). Таким образом, 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 (Curry, Brunton, 2007) 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 (Rudwick, 1965; Emig, 1997). 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 (Williams et al., 1996, 1997). Филогения брахиопод довольно противоречива (Williams et al., 1996): помимо традиционного деления брахиопод на замковых (Rhynchonelliformea) и беззамковых (Linguliformea и Craniiformea) существуют и другие гипотезы; согласно одной из них, Rhynchonelliformea и

Craniiformea объединяются в одну кладу (Gorjansky, Popov, 1986; Williams et al., 1996).

Наибольшее видовое разнообразие брахиопод, как вымерших, так и современных, приходится на подтип Rhynchonelliformea (Emig et al., 2013); кроме того, именно этот подтип демонстрирует большое разнообразие скелетных структур, служащих для поддержания лофофора и скрепления створок раковины (Williams et al. 1996); они же демонстрирует наибольшее разнообразие форм лофофора (Rudwick, 1970; Emig, 1992; Kuzmina, Temereva, 2019; Kuzmina et al., 2021). Неудивительно, что именно Rhynchonelliformea среди всех брахиопод изучены наиболее полно, тогда как два других подтипа – Craniiformea, рассматриваемый 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 (Joubin, 1886, Blochmann, 1892). Авторы данных работ проявили высокую наблюдательность и внимательность к объекту своих исследований, детально описав все системы органов *Novocrania anomala* (Müller, 1776), применяя при этом только доступные на тот момент методы прижизненного наблюдения, вскрытия, изготовления гистологических срезов и световой микроскопии. Стоит, однако, отметить, что в двух упомянутых работах имеются значительные расхождения. Более того, последующие работы, как более частные, посвящённые конкретным аспектам строения и физиологии кранииформных брахиопод (например, Vulman, 1939; Robinson, 2014), так и обзорные, например, известный трактат по палеонтологии брахиопод (Williams et al., 1997), 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.

Таким образом, настоящая работа представляет собой третью попытку дать комплексное описание тканей и систем органов кранииформных брахиопод на примере *Novocrania anomala* (Müller, 1776) после диссертации Л. Жубена (Joubin, 1886) и монографии Ф. Блохманна (Blochmann, 1892) с пересмотром старых взглядов с помощью современных методов и в современном зоологическом контексте. Особенное внимание в работе уделяется строению систем органов, традиционно используемых для филогенетического и морфо-функционального анализов (Masterman, 1898; Remane, 1950; Siewing, 1980; Rieger, Lombardi, 1987; Малахов, 1995; Nielsen, 2002; Harzsch, Wanninger, 2010; Temereva, Kuzmina, 2022).

1.2. 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.

1.3. Объект и предмет исследования

Объектом исследования является брахиопода *Novocrania anomala* (Müller, 1776) из семейства Craniidae отряда Craniida класса Craniata подтипа Craniiformea. Синонимия рода показана в работе Ли и Брантона (Lee, Brunton, 1986).

Предметом исследования является анатомическая, гистологическая и цитологическая структура различных тканей и систем органов *N. anomala*, строение которых традиционно используется для филогенетического и морфо-функционального анализов: покровного и целомического эпителиев, целомической, мышечной и нервной систем. Кроме того, в работе затрагиваются вопросы морфологии исследуемого вида (компарментализация тела, морфология лофофора, мышц и других органов), а также некоторые физиологические аспекты (в контексте функциональной морфологии).

1.4. Научная новизна исследования

Впервые для кранииформных брахиопод детально описана и реконструирована анатомия целомической и мышечной систем. Впервые для кранииформных брахиопод детально описана ультраструктура эпителиальных, нервных и мышечных тканей во всех органах и отделах тела.

В настоящей работе предлагается принцип пересмотра терминологии мышечной системы брахиопод. Впервые подробно обсуждается ранее описанная гетерогенность мышц, связанных с раковиной (кроме того, впервые гетерогенность мускулатуры показана для кранииформных брахиопод). Впервые подробно и на большом наборе фактических данных обсуждается механизм раскрытия створок раковины кранииформных брахиопод, а также механизмы ретракции и расправления рук лофофора.

Впервые для взрослых брахиопод показано задне-переднее расположение выделительных органов, свидетельствующее об изгибании передне-задней оси тела олигомерного предка брахиопод.

1.5. Теоретическая и практическая значимость исследования

Полученные в ходе исследования результаты представляются теоретически важными в свете реконструкции эволюции плана строения брахиопод, а также функционирования 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 работы могут быть включены в обширный филогенетический анализ современных и вымерших брахиопод.

Результаты и выводы данной работы могут быть использованы при прохождении студентами различных курсов, связанных с зоологией беспозвоночных, как общих, так и специальных. Результаты данной работы закрывают пробел, имеющийся в учебных пособиях по зоологии беспозвоночных и касающийся кранииформных брахиопод, и могут быть включены в будущие учебные пособия. Кроме того, комплексные реконструкции различных систем органов, полученные в настоящей работе, могут послужить наглядным демонстрационным материалом для ознакомления студентов с анатомией брахиопод.

Результаты данной работы могут оказаться практически важными для палентологов, специализирующихся на изучении брахиопод.

1.6. Методология исследования

Методологической основой данной диссертации является комплексный подход к изучению, прежде всего, анатомии исследуемого вида, что выражается как в большом количестве материала (так, для изучения

гистологической организации и получения трёхмерных реконструкций получено восемь полных серий гистологических срезов), так и в большом разнообразии применяемых методов исследования и визуализации (препарирование, гистология, 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.

1.7. 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. Кранииформные брахиоподы обладают гидравлическим механизмом раскрытия створок раковины.

6. Кранииформные 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.

1.8. Личный вклад автора

Автор диссертации совместно с научным руководителем разработал предварительный план и методологию исследования и лично уточнял и модифицировал их на всех этапах работы, самостоятельно провёл полный литературный обзор по теме диссертации.

Автор диссертации собрал и зафиксировал живой материал, используемый в диссертации, совместно с Е.Н. Темеревой, Н.Е. Будаевой и Н.Н. Римской-Корсаковой. Автор самостоятельно провёл постфиксацию и обработку всего собранного материала, подготовил материал для исследования методами микроскопической техники, ультратонкой резки, сканирующей и трансмиссионной электронной микроскопии, компьютерной микрофотографии.

Все использованные в работе гистологические и микрофотографические данные получены автором лично. Вклад автора в изготовление ультратонких срезов (для последующего исследования методом ТЭМ) составляет около 3/4, остальные ультратонкие срезы были изготовлены Е.Н. Темеревой. 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.

1.9. Апробация результатов диссертации

Отдельные результаты диссертационного исследования доложены на 5 научных конференциях в форме четырёх устных докладов (трёх на русском языке и одного на английском) и одного стендового доклада (на русском языке):

1. Пландин Ф.А., Темерева Е.Н. Анатомия целомической системы брахиоподы *Novocrania anomala* (IX Международная научно-практическая конференция «Морские исследования и образование» MARESEDU-2020, Москва, 24-31 октября 2020 г.) (устный доклад)

2. Plandin F.A. The first 3D reconstruction of the coelomic system in *Novocrania anomala* (Brachiopoda, Craniiformea) (2nd Young Researcher Meeting Morphology, Вена, Австрия, 24-26 февраля 2021 г.) (устный доклад на английском языке)

3. Пландин Ф.А., Темерева Е.Н. Старая гипотеза происхождения брахиопод в свете новых данных о строении *Novocrania anomala* (Brachiopoda, Craniiformea) (XXVIII Международная научная конференция студентов, аспирантов и молодых ученых "Ломоносов 2021", Москва, Россия, 12-23 апреля 2021 г.) (устный доклад)

4. Пландин Ф.А., Темерева Е.Н. Новые данные по организации мускулатуры *Novocrania anomala* (Brachiopoda, Craniiformea) в сравнении с классическими работами (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. Пландин Ф.А., Темерева Е.Н. Ультраструктура эпителиев лофофора и щупалец *Novocrania anomala* (Brachiopoda, Craniiformea) (XII Международная научно-практическая конференция "Морские исследования и образование - MARESEDU 2023", Москва, Россия, 23-27 октября 2023 г.) (устный доклад)

1.10. Публикации на тему диссертации

По теме диссертации опубликовано три статьи в журналах, входящих в базы данных Web of Science и Scopus.

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.

Во всех вышеуказанных публикациях вклад автора диссертации является определяющим. Автор диссертации самостоятельно выполнил все шаги исследования, включая подготовку материала, изготовление серий срезов и томографических съёмки, микроскопические исследования, подготовку таблиц с рисунками и написание текстов статей. Обсуждение результатов, правка рукописей и иллюстраций к ней осуществлялась совместно с соавтором (во всех случаях – Е.Н. Темеревой).

1.11. Структура и объём 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 195 источника, из которых 14 – на русском языке, 181 – на иностранных (включая английский, немецкий и французский языки).

2. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

2.1. Происхождение, эволюция и систематика брахиопод

2.1.1. Палеонтологические свидетельства ранней истории брахиопод

Брахиоподы появляются в палеонтологической летописи в кембрийском периоде палеозойской эры (Bitner, Cohen, 2013), при этом уже в нижнем кембрии они демонстрируют большое таксономическое разнообразие, в связи с чем предполагается, что история этого типа началась ещё до кембрия (Bitner, Cohen, 2013). В результате Кембрийского взрыва биоразнообразие появились брахиоподы, принадлежащие к подтипам Rhynchonelliformea и Linguliformea, а также Craniopsida из подтипа Craniiformea (Bitner, Cohen, 2013). Эти первые брахиоподы занимали уже в кембрийских морях разнообразные экологические ниши: отмечается, что ринхонеллиформные брахиоподы того времени занимали в основном мелководные местообитания, а лингулиформные брахиоподы обитали более глубоко, зачастую на песчаных грунтах (Harper et al., 2017), подобно современным представителям родов *Lingula* и *Glottidia*. Стоит, однако, отметить, что современные лингулиды обитают в основном на мелководьях и в литоральной зоне. Заселение лингулиформными брахиоподами мелководий происходило уже в ордовикском периоде; вместе с тем отмечается и продолжение расселения их в глубоководьях, в том числе в эвтрофных зонах с недостатком кислорода (Harper et al., 2017). Что касается ринхонеллиформных брахиопод, в кембрии они ещё не включали в себя современные отряды (Rhynchonellida, Terebratulida и Thecideida), а были представлены ортидами, протортидами, биллингселлидами и пентамеридами, а также «базальными» группами Kutorginida, Obollesida и Chileida, сейчас выделяемыми в отдельные классы (Williams et al., 1996; Bitner, Cohen, 2013; Harper et al., 2017).

В ордовикском периоде происходит существенное увеличение разнообразия брахиопод как на уровне классов и отрядов, так и на родовом

уровне (Harper et al., 2017). В особенности это касается замковых брахиопод (*Rhynchonelliformea*); так, в ордовике появляется отряд *Strophomenida*, который быстро занимает доминирующее положение в бентосных сообществах, а также первый из современных отрядов – *Rhynchonellida* (класс *Rhynchonellata*) (Williams et al., 1996; Harper et al., 2017). Дальнейшее увеличение разнообразия и диверсификация замковых брахиопод связаны с такими приспособлениями, как различные модификации ножки для приспособления её к различным субстратам (Richardson, 1981; Harper et al., 2017), развитие замкового аппарата (Harper et al., 2017), а позднее, в среднем и позднем палеозое – усложнение морфологии лофофора для увеличения площади фильтрующей поверхности и более эффективной сортировки частиц (Harper et al., 2017; Kuzmina, Temereva, 2019). Кроме того, в ордовике появляется ещё один современный отряд брахиопод – *Craniida* (Bitner, Cohen, 2013; Harper et al., 2017). Поначалу кранииды были, впрочем, только минорным компонентом фауны (Harper et al., 2017). Связь кранииформных брахиопод с какой-либо из вымерших кембрийских или ордовикских групп установить не удаётся; предполагается, однако, что кранииформные брахиоподы (включая появившийся уже в кембрии отряд *Craniopsida*) могли иметь общего предка с замковыми *Chileata*; предполагается их педоморфное происхождение (Harper et al., 2017).

В конце ордовика происходит вымирание; отмечается, что для брахиопод оно прошло относительно «мягко» и не было таксоноспецифичным (Harper et al., 2017), в отличие от пермско-триасового вымирания (см. ниже). Наибольшего разнообразия брахиоподы достигают в девонском периоде (Bitner, Cohen, 2013); в частности, в девоне появляется отряд *Terebratulida*, составляющий наибольшее разнообразие современных брахиопод (Harper et al., 2017; Emig, 2021).

Уже к каменноугольному периоду вымирают некоторые отряды брахиопод; так, уже к этому времени среди «беззамковых» (то есть

лингулиформных и кранииформных) брахиопод остаются только современные отряды Lingulida и Craniida. Однако наиболее катастрофически разнообразие брахиопод уменьшилось в результате массового пермско-триасового вымирания (Carlson, 2016; Harper et al., 2017), в результате которого вымерло шесть отрядов брахиопод, в частности, замковые Spiriferida, считающиеся одним из самых морфологически «продвинутых» отрядов брахиопод (Harper et al., 2017). Некоторые другие отряды замковых брахиопод (Productida, Athyridida) пережили пермско-триасовое вымирание, значительно сократив своё разнообразие, однако полностью исчезли к концу триаса или к началу юры. Вместе с тем, именно в триасе появляется последний из доживших до настоящего времени отрядов брахиопод – Thecideida; предполагается, что они имеют пedomорфное происхождение (Bitner, Cohen, 2013).

Как видно из данных, представленных в обзорных работах (Carlson, 2016: Fig. 8; Harper et al., 2017: Fig.7), пермско-триасовое вымирание повлияло не только (и, возможно, не столько) на разнообразие на уровне классов и отрядов, но и в значительной степени на родовое и видовое разнообразие (Shu-Zhong, Shi, 2002). Особенно сильно пермско-триасовое вымирание затронуло замковых брахиопод (Curry, Brunton, 2007).

Важно отметить, что после пермско-триасового вымирания брахиоподы не смогли восстановить это разнообразие, что резко отличает это вымирание в сравнении с позднеордовикским (Harper et al., 2017), позднесилурским и позднедевонским (Carlson, 2016). Это факт в литературе объясняется по-разному, большинство гипотез, впрочем, связывает вымирание брахиопод с одновременным увеличением разнообразия двустворчатых моллюсков (Bivalvia).

Наиболее распространённая в широких кругах гипотеза постулирует снижение разнообразия брахиопод в результате прямой конкуренции с Bivalvia, занимающими сходные экологические ниши (Liow et al., 2015) и

обладающими преимуществом в физиологических аспектах – более высоким общим уровнем метаболизма и темпами роста (Steele-Petrovic, 1979; Liow et al., 2015). Однако, это не согласуется с сравнительными анализами разнообразия двустворчатых моллюсков и брахиопод в позднем палеозое и раннем мезозое, согласно которым прямой корреляции между ростом разнообразия двустворчатых моллюсков и снижением разнообразия брахиопод не существует (Guo et al., 2023) и, более того, прямой конкуренции между этими группами не задокументировано в палеонтологической летописи (Carlson, 2016). Предполагается также, что такая конкуренция маловероятна из-за того, что экологические ниши брахиопод и двустворчатых моллюсков в действительности перекрываются только частично (Carlson, 2016). Эти данные подтверждают предположение, высказанное в классической работе Гулда и Кэллоуэя (Gould, Calloway, 1980), о том, что увеличение разнообразия двустворчатых моллюсков было лишь следствием вымирания брахиопод, а не его причиной. Отмечается, что наилучшим образом пережили пермско-триасовое вымирание замковые брахиоподы с астрофической раковиной и развитой ножкой (Carlson, 2016).

Поскольку пермско-триасовое вымирание затронуло в основном замковых брахиопод (Curry, Brunton, 2007), альтернативные гипотезы, касающиеся судьбы брахиопод после этого вымирания, касаются в большей степени именно замковых брахиопод, и связаны с характером их питания. Отмечается, что к началу мезозоя значительно снизилось содержание в воде взвешенной органики (McCammon, 1969), что подставило под удар тех замковых брахиопод, которые были приспособлены именно к питанию органической суспензией. Кроме того, в то же время большого разнообразия и численности достигли организмы, представляющие так называемый «толстостенный» планктон (shelly plankton) – к ним относятся диатомовые, динофитовые водоросли и кокколитофорида (Zezina, 2008). Предполагается, что это в значительной степени воспрепятствовало восстановлению

палеозойского уровня видового разнообразия брахиопод и осложнило их существование на мелководьях, в зоне наибольшего разнообразия «толстостенного» планктона (Zezina, 2008), хотя и не послужило причиной самого вымирания.

2.1.2. Гипотезы о происхождении плана строения брахиопод

Проблемы происхождения брахиопод и их плана строения, вероятных связей брахиопод с другими группами Triploblastica были рассмотрены в множестве работ, выполненных как на палеонтологическом материале (Conway Morris, Peel, 1995; Holmer et al., 2002, 2008, 2011; Cohen et al., 2003; Couso, 2009; Skovsted et al., 2009; Bitner, Cohen, 2013; Murdock et al., 2014; Zhang et al., 2014; Butler, 2015; Carlson, 2016; Harper et al., 2017; Moysiuk et al., 2017; Liu et al., 2020; Guo et al., 2022), так и на материале современных брахиопод (Gutmann et al., 1978; Nielsen, 1991; Малахов, 1995; Cohen et al., 2003; Малахов, Кузьмина, 2006; Sperling, 2011; Temereva, Malakhov, 2011a; Bitner, Cohen, 2013; Schiemann et al., 2017; Kuzmina et al., 2019). Ни среди палеонтологов, ни среди биологов нет консенсуса по проблемам, обозначенным выше; можно, однако, выделить несколько основных гипотез, которые будут детально рассмотрены далее: это гипотеза первичной метамерии брахиопод, гипотеза «складывания» и гипотеза происхождения брахиопод от парафилетической группы Tommotiida путём постепенной перестройки склеритома.

В работе, посвящённой происхождению брахиопод в целом, и замковых брахиопод в частности, Гутманн и соавторы (Gutmann et al., 1978) впервые отметили гомологию латеральных мезентериев брахиопод (гастропариетального и илеопариетального) диссепиментам аннелид, и предположили, что брахиоподы произошли путём олигомеризации подвижного предка и возникновения у него специфических приспособлений, связанных с переходом к сидячему образу жизни: разрастанием фильтрующего аппарата, возникновением мантии и дальнейшей

минерализацией покровов, изменением формы пищеварительного тракта на U-образную. Таким образом, авторы данной работы впервые высказали гипотезу о первичной метамерии брахиопод. В дальнейшем в пользу данной гипотезы были представлены данные по другим брахиоподам (Малахов, Кузьмина, 2006; Temereva, Malakhov, 2011a); кроме того, гипотеза о первичной метамерии была распространена также на филогенез Phoronida и Bryozoa (Temereva, Malakhov, 2011a).

Гипотеза «складывания» брахиопод (brachiopod fold hypothesis) была окончательно сформулирована и получила своё название относительно недавно (Nielsen, 1991; Cohen et al., 2003); несмотря на это, она наиболее хорошо разработана как палеонтологами, так и зоологами (что, впрочем, не должно указывать на преобладание этой гипотезы среди специалистов по брахиоподам в настоящее время). История этой гипотезы начинается с работы Нильсена (Nielsen, 1991), посвящённой развитию *N. anomala*. Отмечается, что при метаморфозе личинка *N. anomala* подвергается складыванию на вентральную сторону таким образом, что створки раковины, обыкновенно обозначаемые как дорсальная (=брахиальная) и вентральная (=педальная), по своему происхождению обе являются дорсальными (Nielsen, 1991): с онтогенетической точки зрения дорсальная створка является передне-дорсальной, а вентральная створка задне-дорсальной. Исходная вентральная сторона тела вследствие этого становится сильно укороченной.

Данная гипотеза в дальнейшем получила своё распространение на всех брахиопод: следы складывания обнаруживаются также в онтогенезе Rhynchonelliformea и Linguliformea; в первом случае, по мнению разных авторов, складывание проявляется либо в инверсии («выворачивании») мантийной лопасти при метаморфозе (Cohen et al., 2003), либо ориентации щетинок и щетинконосных мешков у личинок (Малахов, 1995; Kuzmina et al., 2019); во втором случае в пользу гипотезы «складывания» интерпретируются данные по развитию *Lingula*, согласно которым раковина секретируется

только аборальной стороной и складывается пополам при превращении эмбриона в планктонную ювениль (Yatsu, 1902; Малахов, 1995; Cohen et al., 2003). Во всех случаях (Nielsen, 1991; Малахов, 1995; Cohen et al., 2003) онтогенетическое складывание экстраполируется на филогенетическое складывание, согласно биогенетическому закону Геккеля–Мюллера. В связи с неоднозначностью этого закона одних только онтогенетических данных недостаточно для дальнейшего развития этой гипотезы и превращения её в теорию; дальнейшие подтверждения гипотезы «складывания» требуется искать в анатомических и палеонтологических данных.

Доказательством гипотезы складывания с анатомической стороны является наличие латеральных мезентериев, отмеченных у всех брахиопод (James, 1997; Williams et al., 1997) и гомологизируемых с диссепиментами типичных метамерных животных, каких как аннелиды, по характеру расположения и прикреплению к ним воронок метанефридиев (Gutmann et al., 1978; Малахов, Кузьмина, 2006; Temereva, Malakhov, 2011a). Отмечается, что у брахиопод эти диссепименты ориентированы под острыми углами к оси тела, традиционно считающейся продольной (Малахов, Кузьмина, 2006; Temereva, Malakhov, 2011a).

История палеонтологической аргументации в пользу гипотезы складывания начинается с открытия в 1995 году раннекембрийских ископаемых *Halkieria*; было высказано предположение, что *Halkieriida* являются сестринской группой к брахиоподам (Conway Morris, Peel, 1995). Поскольку *Halkieria* обладает склеротизированными покровами, включающими два крупных склерита спереди и сзади, была проведена гомологизация этих склеритов со створками брахиопод, и была высказана гипотеза о том, что брахиоподы произошли в результате укорочения передне-задней оси и «складывания» *Halkieria*-подобного предка на вентральную сторону таким образом, что два крупных склерита образовали брахиальную и pedalную створки (Holmer et al., 2002). «Промежуточными» стадиями такой

филогенетической реконструкции являются томмотииды *Micrina* и *Mickwitzia* (Holmer et al., 2002). Сообщается также, что томмотииды обладали щетинками и щетинконосными фолликулами (Butler, 2015), что предполагает общее происхождение для брахиопод и аннелид через томмотиид (Guo et al., 2022). В палеонтологическом контексте, таким образом, гипотеза «складывания» предполагает, во-первых, происхождение брахиопод от подвижного предка, а во-вторых, появление минерализованных склеритов до формирования сидячего образа жизни, «складывания» и появления двустворчатого плана строения (Harper et al., 2017; Guo et al., 2022).

За недавнее время гипотеза «складывания» была расширена также на Phoronida и Bryozoa (Temereva, Malakhov, 2011a); форониды и мшанки, однако, «складываются» на дорсальную сторону, а не на вентральную, как брахиоподы. По совокупности эмбриологических, анатомических и палеонтологических данных, гипотеза «складывания» представляется хорошо разработанной и, что самое главное, хорошо объясняющей происхождение необычного плана строения брахиопод. Однако, в литературе существуют как палеонтологические, так и эмбриологические данные, которые можно интерпретировать против данной гипотезы. Так, *Halkieria*, на которой строилось обоснование гипотезы «складывания» со стороны палеонтологии, была признана моллюском (Vinther, Nielsen, 2005). Кроме того, многие палеонтологические работы предполагают происхождение брахиопод от томмотиид, не касаясь вопроса «складывания» или прямо отвергая «складывание» брахиопод в филогенезе (Skovsted et al., 2009; Holmer et al., 2011; Harper et al., 2017). Считается, что сидячий образ жизни мог быть исходным для Lophotrochozoa (Zhuravlev et al., 2015), минерализация произошла уже после деления краун-группы Brachiozoa на брахиопод и форонид (Zhang et al., 2014; Harper et al., 2017), которое произошло ещё в эдиакарском периоде (Sperling et al., 2011). Наиболее базальные («Camenella-подобные») томмотииды уже обладали трубчатым модусом строения и вели

сидячий образ жизни (Holmer et al., 2011; Murdock et al., 2014). Согласно некоторым филогенетическим реконструкциям предполагается, что брахиоподы произошли от томмотиид в результате сперва последовательного слияния множества склеритов в трубку (на этой стадии от них томмотиид отделяется общий предок форонид, потерявший минерализацию), а затем формирования полужакрытой фильтрационной камеры и двустворчатой раковины (Holmer et al., 2011; Murdock et al., 2014). Впрочем, и сам факт происхождения брахиопод от томмотиид и правильности филогенетических построений, приведённых выше, подвергается сомнениям на том основании, что для данных филогенетических построений не был проведён предварительный анализ полярности признаков (Murdock et al., 2014), хотя последние данные (Butler, 2015; Guo et al., 2022) всё же подтверждают родство брахиопод и томмотиид. Кроме того, до сих пор не были предложены альтернативные гипотезы (Harper et al., 2017). В пользу первичной седентарности предков брахиопод и других Lophophorata также говорит тот факт, что среди Lophophorata крайне неравномерное развитие получают мышцы стенки тела: они хорошо развиты у покрыторотых мшанок (Phylactolaemata), форонид (Phoronida) и лингулиформных брахиопод (Linguliformea), тогда как у других групп мшанок, а также у кранииформных (Craniiformea) и замковых (Rhynchonelliformea) брахиопод либо отсутствуют, либо развиты очень слабо (Nyman, 1959; Schwaha, Wanninger, 2012; Harper et al., 2017). Это можно объяснить, либо предположив изначальное отсутствие этих мышц (в таком случае предок лофофорат едва ли мог вести подвижный образ жизни), либо допустив, что в разных группах лофофорат мышцы стенки тела редуцировались независимо друг от друга, что представляется маловероятным совпадением (Harper et al., 2017).

Поскольку гипотеза «складывания» была сформулирована на основании данных по развитию *N. anomala*, основными онтогенетическими доводами против гипотезы являются новые данные по развитию этого вида и экспрессии

генов на ранних личиночных стадиях (Altenburger, Wanninger, 2013, 2017; Martín-Durán et al., 2016). Современные данные по метаморфозу *N. anomala* не подтверждают секрецию обеих створок дорсальным эпителием личинки (Altenburger, Wanninger, 2013). Кроме того, было обнаружено, что гены, ответственные за разметку передне-задней оси тела у личинок *N. anomala*, экспрессируются в полном соответствии с тем, что известно для других билатерий (Martín-Durán et al., 2016), на основании чего гипотеза «складывания» отвергается (Altenburger, Wanninger, 2017).

Помимо вышеупомянутых гипотез, в недавних работах появилась гипотеза о родстве брахиопод и других Lophophorata с загадочной раннекембрийской группой Hyolitha и, соответственно, попытки реконструировать происхождение плана строения брахиопод с учётом этих животных (Moysiuk et al., 2017; Sun et al., 2018), однако эти данные позднее были поставлены под сомнение (Liu et al., 2020).

2.1.3. Филогения и систематика брахиопод

Как и вопрос происхождения плана строения брахиопод, проблема их филогенетического положения всё ещё не решена до конца, хотя решение этой проблемы значительно продвинулось с появлением молекулярно-генетических методов. Долгое время брахиопод относили к моллюскам, выделение их в качестве отдельного типа появилось только во второй половине XIX века (Williams et al., 1996). С начала XX века появилась идея об объединении брахиопод, форонид и мшанок в надтиповой таксон Lophophorata на основании наличия у всех них специфического фильтрационного аппарата – лофофора с рядом (или рядами) щупалец, окружающих рот, но не анус (Human, 1959; Emig, 1992). Такое объединение повлекло за собой новые вопросы, в частности, о принадлежности лофофорат к какой-либо из двух основных групп билатерий, выделяемых в середине XX века – первичноротым (Protostomia) или вторичноротым (Deuterostomia). Долгое время в литературе, в том числе и учебной, преобладало отнесение

лофофорат к вторичноротым на основе данных раннего развития (Nyman, 1959; Nielsen, 1991, 1995; Малахов, 1995), поскольку лофофораты, за исключением мшанок (Nielsen, 1995) характеризуются многоклеточной энтероцельной закладкой целомов (Percival, 1960; Малахов, 1995; Lüter, 2000; Kuzmina, Temereva, 2024б), радиальным дроблением яйца (Малахов, 1995) и редукцией аборального нервного центра (Малахов, 1995), а также фильтрацией по upstream-механизму (Malakhov et al., 2021). Альтернативная точка зрения, согласно которой лофофорат следует относить к первичноротым, появилась в 80-х годов XX века сперва на основании морфологии (Emig, 1984), а затем на основании молекулярно-генетических данных (Field et al., 1988; Halanuch et al., 1995), и, за редкими исключениями (Nielsen, 2002), возобладала в литературе XXI века. Схожесть онтогенетических характеристик Lophophorata и Deuterostomia объясняется гомоплазией или плезиоморфностью этих характеристик (Bitner, Cohen, 2013).

Несмотря на консенсус в том, что брахиоподы и прочие лофофораты относятся к первичноротым животным, сведения об их связях с другими первичноротыми, а также о монофилии группы Lophophorata, остаются противоречивыми. Монофилия Lophophorata была опровергнута во многих работах, опирающихся на исследование последовательностей ДНК и РНК (Halanuch et al., 1995; Paps et al., 2009) и транскриптома (Kocot et al., 2017), при этом зачастую подчёркивается монофилия группы, включающей только форонид и брахиопод – Brachiozoa (Hausdorf et al., 2010; Cohen, 2013; Schiemann, 2017), а иногда форониды помещаются внутрь брахиопод (Cohen, 2013; Carlson, 2016). Другие молекулярные данные интерпретируются в пользу монофилии Lophophorata (Nesnidal et al., 2013; Marlétaz et al., 2018; Zverkov et al., 2019; Laumer et al., 2019). В пользу монофилии Lophophorata говорят и многие последние анатомические данные, в частности, сравнительный анализ организации нервной системы лофофора брахиопод, форонид и мшанок (Temereva, Tsitrin, 2014, 2015; Temereva, Kosevich, 2016,

2018; Temereva, 2017a, b, 2020). Данные как молекулярных, так и морфологических работ оказываются не вполне достоверными из-за того, что какие-либо группы регулярно не включаются в анализ (Harper et al., 2017). Кроме того, остаётся проблема выбора аут-группы, от которого сильно зависит топология филогенетического древа, и недостаток анализа полярности различных признаков (Harper et al., 2017; Temereva, 2022).

Определённые проблемы, пусть и меньшего масштаба, наблюдаются во «внутренней» филогении брахиопод и в их систематике, несмотря на то, что высшую таксономию брахиопод следует признать сейчас вполне устоявшейся (Williams et al., 1996; Carlson, 2016). Уильямс и соавторы (Williams et al., 1996) отмечают, что противоречия в таксономии брахиопод следует признать «результатом исторически сложившегося разделения труда» (имеется в виду получение результатов палеонтологами и биологами независимо друг от друга).

Исторически брахиоподы разделялись на два подтипа – *Articulata* и *Inarticulata* (Huxley, 1869), соответственно, замковые и беззамковые, на основании наличия замка, скрепляющего створки. В начале XX века была также популярна классификация, основанная на характере отверстия для выхода ножки (дельтирия); такая классификация используется во многих обзорных работах (например, Vulman, 1939), однако в связи с тем, что характер выхода ножки многократно и независимо менялся в эволюции брахиопод, такая классификация довольно быстро вышла из употребления (Williams et al., 1996). В то же время разделение брахиопод на замковых и беззамковых было в использовании до 1996-го года, а в учебных пособиях такое разделение остаётся в употреблении и по настоящее время. Вместе с тем, на протяжении XX века некоторые исследователи обращали внимание на то, что так называемые беззамковые брахиоподы отличаются друг от друга по многим деталям (Hennig, 1966; Горянский, Попов, 1985; Gorjansky, Popov, 1986), и была сформулирована гипотеза о родстве замковых брахиопод с одной из

групп беззамковых – краниидами, в составе предположительно монофилетической группы «Calciata». Гипотеза «Calciata» остаётся спорной (см. ниже), однако выделение краниид в группу, обособленную от всех прочих брахиопод, было в итоге зафиксировано в ревизии таксономии брахиопод, увидевшей свет в 1996-м году (Williams et al., 1996) и по настоящее время принимающейся за основу. Таким образом, брахиоподы (включая вымерших), разделяются сейчас на три подтипа: *Linguliformea*, *Craniiformea* и *Rhynchonelliformea*, с хорошо обоснованными различиями как в морфологии раковины, так и в строении мягких тканей и особенностях онтогенеза. Каждый из этих подтипов включает в себя только по одному современному классу, а необходимость выделения именно подтипов обоснована присутствием в палеонтологической летописи отрядов и надсемейств, демонстрирующих одновременно принадлежность к одному из этих подтипов и очень специфические признаки, нехарактерные для современных брахиопод – такие группы, как, например, *Paterinida*, образуют в современной системе брахиопод отдельные, полностью вымершие, классы (Williams et al., 1996).

Положение кранииформных брахиопод на филогенетическом древе является ключевой проблемой филогении типа (Williams et al., 1996). Замечено, что их положение сильно зависит от выбора аут-группы (Williams et al., 1996). Существуют различные данные как в поддержку близости *Craniiformea* к *Linguliformea* (здесь и далее – гипотеза «*Inarticulata*»), так и в поддержку близости их к *Rhynchonelliformea* (гипотеза «*Calciata*»). В качестве основных аргументов в пользу гипотезы «*Calciata*» указывалось расхождение трёх основных подтипов брахиопод ещё до появления минерализации (Горянский, Попов, 1985; Gorjansky, Popov, 1986; Holmer et al., 2011) и, в связи с этим, маловероятность независимого возникновения кальцитовой минерализации у *Craniiformea* и *Rhynchonelliformea* (Горянский, Попов, 1985; Gorjansky, Popov, 1986). Однако Карлсон (Carlson, 2016), подтверждая маловероятность такого события, указывает на то, что кальцитовая

минерализация могла сохраниться и у Rhynchonelliformea, и у Craniiformea как плезиоморфная черта и, таким образом, один этот признак не позволяет рассматривать Rhynchonelliformea и Craniiformea как сестринские таксоны. Согласно наиболее свежему филогенетическому древу (Carlson, 2016), основанному на молекулярных данных с учётом морфологических, Linguliformea и Craniiformea родственны друг другу (и форонидам), а Rhynchonelliformea занимают на древе обособленное положение. Хотя филогенетические анализы, проведённые на основе морфологических и анатомических признаков (Popov et al., 1993; Holmer et al., 1995; Temereva, 2022), дают небольшое преимущество гипотезе «Calciata», в целом нужно отметить, что совокупность анатомических данных, просуммированных в вышеприведённых анализах и в нескольких других крупных обзорах (Williams et al., 1996; Carlson, 2016; Harper et al., 2017), скорее уравнивают обе представленные гипотезы и не дают сделать выбор в пользу какой-либо из гипотез, учитывая особенно неясное филогенетическое значение многих признаков (Harper et al., 2017).

В литературе отмечаются значительные противоречия между палеонтологическим (геологическим) и биологическим подходами к изучению систематики и филогении брахиопод (Carlson, 2016). Основным палеонтологическим материалом в случае брахиопод являются раковины, а основные признаки, позволяющие различать таксоны брахиопод, связаны, соответственно, с морфологией и химическим составом раковины. Таким образом, палеонтологи в своей работе исходят из того, что изменение морфологии раковины репрезентативно в смысле таксономии и эволюции брахиопод. По крайней мере таксономическая значимость такого подхода иногда подвергается сомнению (Carlson, 2016). По словам Эмига (Emig, 1992), «брахиоподы – это больше, чем раковина»; таким образом он обосновывает необходимость изучения мягких тканей как ныне живущих, так и fossilized брахиопод и применения признаков мягких тканей в

таксономии. Лютер (Lüter, 2007), помимо этого, обосновывает необходимость изучения онтогенеза брахиопод. Отмечается, что таксономия и филогения, основанные на палеонтологическом материале, подвержены «генерификации» (generification), то есть рода разделяются гораздо надёжнее, чем виды, и именно рода целиком зачастую используются в филогенетическом анализе (Hendricks, 2014). В свою очередь, основным недостатком биологического подхода к систематике и филогении брахиопод является крайне ограниченное количество ныне живущих видов (Carlson, 2016). Из-за низкого разнообразия ныне живущих брахиопод любые филогенетические построения без учёта палеонтологического материала имеют мало смысла. Нужно также отметить, однако, что в последнее время достигнуты большие успехи в палеонтологии мягких тканей, которые относительно хорошо фоссилизируются в лагерштеттах (Harper et al., 2017), что заставляет предполагать и дальнейшие успехи не только в палеонтологии брахиопод как таковой, но и в сближении между палеонтологическим и биологическим взглядами на их таксономию и филогению (Carlson, 2016).

2.2. Краткий обзор работ по подтипу Craniiformea

История систематического изучения кранииформных брахиопод начинается с диссертации Л. Жубена (Joubin, 1886), в которой он относительно кратко, но детально рассматривает все системы органов *N. anomala*. Всего через несколько лет в монографии Ф. Блохманна по кранииформным брахиоподам (Blochmann, 1892) многие взгляды Жубена были пересмотрены; Блохманн указал на множество ошибок в интерпретации результатов, сделанных Жубеном. С тех пор в свет не вышло ни одного крупного труда по морфологии и анатомии кранииформных брахиопод, за исключением разделов в нескольких обзорах, таких как «Беспозвоночные: малочисленные целоматные группы» (Human, 1959), «Микроскопическая анатомия» (James, 1997) и «Трактат по палеонтологии беспозвоночных» (Williams et al., 1997a, b; Emig, 1997; Lüter, 2007).

Во многом эти данные в этих обзорах, касающиеся кранииформных брахиопод, опираются на результаты, полученные в XIX веке Жубеном и Блохманном; стоит, однако, отметить, что Э. Уильямс и сам внёс большой вклад в изучение мантии и раковины кранииформных брахиопод, и его результаты по этой теме также включались в обзорные работы, в том числе и в «Трактат...» (Williams et al., 1997a). В остальном на протяжении XX века небольшое количество работ по кранииформным брахиоподам было посвящено частным аспектам их морфологии, анатомии и онтогенеза: мышечной системе (Bulman, 1939), морфологии и функционированию лофофора (Atkins, 1962; Chuang, 1974), анатомии пищеварительной системы (Chuang, 1960), мантии и раковине (Williams, Wright, 1970), строению и ультраструктуре метанефридиев (Lüter, 1995), раннему эмбриональному и личиночному развитию (Nielsen, 1991; Freeman, Lundelius, 1999; Freeman, 2000). При этом можно отметить сравнимое количество теоретических, гипотезо-ориентированных работ (Старобогатов, 1979; Горянский, Попов, 1985; Gorjansky, Popov, 1986; Малахов, 1995; Lüter, 2000), в которых кранииформные брахиоподы находятся в фокусе внимания.

В XXI веке стало появляться больше работ, посвящённых кранииформным брахиоподам. Это, с одной стороны, работы Робинсона (Robinson, 2014a, b, 2017), посвящённые анатомии мышечной и пищеварительной систем и выполненные классическими анатомическими методами. С другой стороны, стали появляться работы, выполненные с помощью методов, которые стали развиваться только во второй половине XX века. Это, например, работы по развитию *N. anomala*, выполненные с использованием конфокальной лазерной сканирующей микроскопии и *in-situ* гибридизации (Altenburger, Wanninger, 2013, 2017; Martín-Durán, 2016 и др.), и работы по организации нервной системы того же вида (Temereva, 2020a, 2022).

2.3. Морфология и анатомия брахиопод

2.3.1. Мантия и эпидермис

У всех брахиопод раковина подостлана мантией, наружный эпидермис и краевая зона которой и секретируют все слои раковины (Williams et al., 1997a). Наружный эпидермис мантии переходит в эпидермис стенки тела; в связи с этим мантия и покровы туловища в обзорных работах зачастую рассматриваются вместе, и различий между внутренним эпидермисом мантии и эпидермисом стенок тела не проводится (James et al., 1992; James, 1997; Williams et al., 1997; Кузьмина, Мадисон, 2024).

Мантия представляет собой складки (дорсальную и вентральную) мягкого тела, секретирующие раковину и окружающие мантийную полость, свободно сообщающуюся с внешней средой. Расположение мантии относительно туловища различается в разных группах современных брахиопод (Williams et al., 1997a, б): у Craniida и Discinida мантия и раковина растут голопериферически (во все стороны), у Lingulida – гемипериферически (вперёд и латерально), у Rhynchonellata – миксопериферически, то есть мантийные складки направлены исключительно вперёд и занимают большую часть площади тела, оставляя мягкому телу только около одной трети пространства в задней части раковины.

Интересно, что у краниIFORMных брахиопод мантийная полость располагается не только спереди, по бокам и сзади от туловища, но и между дорсальной створкой и туловищем (Chuang, 1974), образуя так называемый мантийный просвет (mantle recess), связывающий заднюю часть мантийной полости с передней через дорсальную сторону (Chuang, 1974). Предполагается, что через мантийный просвет сзади вперёд проходят направляемые ресничками мантийного эпидермиса токи воды.

Дорсальная и вентральная складки мантии устроены принципиально похоже у всех брахиопод и состоят из следующих элементов (James et al., 1992;

Williams et al., 1997a): 1) внутренний эпидермис (контактирующий с мантийной полостью и переходящий в покровы туловища и лофофора); 2) соединительнотканый слой; 3) мантийные целомические синусы в пределах соединительнотканного слоя; 4) наружный эпидермис; 5) эпидермис краевой зоны мантии (переход между внутренним и наружным эпидермисом со специфическим гистологическим строением). Большая часть данных по анатомическому и гистологическому строению мантии получена на замковых брахиоподах, а точнее представителях отряда Terebratulida; по остальным группам брахиопод данные ограничены.

Внутренний эпидермис мантии состоит из кубических моноцилиарных клеток с плотным гликокаликсом из микроворсинок (микровиллей), среди которых много слизистых клеток (James et al., 1992; Ратновская, 2022). Предполагается, что слизистые ресничные клетки нужны для обеспечения токов воды в мантийной полости (Rudwick, 1970; Chuang, 1974; Williams, 1977), хотя основную функцию создания токов воды выполняет лофофор (напр., Atkins, Rudwick, 1962). Ближе к краю мантии во внутреннем мантийном эпидермисе замковых брахиопод отмечен переход от кубических клеток к более вытянутым (Williams et al., 1997a). Эпидермис стенок тела имеет принципиально похожее строение, однако следует отметить сильную специализацию эпидермиса лофофора и щупалец в связи с выполняемыми ими функциями, и разделение его на различные функциональные зоны (Reed, Cloney, 1977; Reynolds, MacCammon, 1977; Hoverd, 1986). Данные аспекты будут рассмотрены в следующем подразделе.

Соединительная ткань мантии составлена волокнистым коллагеном (Williams et al., 1997a), в у некоторых представителей отрядов Terebratulida и Theseida отмечается наличие кальцитовых спикул (Williams et al., 1997a). Со стороны наружного эпидермиса соединительная ткань мантии приобретает характер запасающей ткани с лакунами, заполненными включениями гликогена и гликопротеинов (Haro, 1963). В тех местах, где через

соединительную ткань проходит мантийный синус, тот слой соединительной ткани, который прилегает к наружному эпидермису, обычно толще (Hago, 1963; James et al., 1992), хотя и не у всех брахиопод (Ратновская, 2022). У теребратулид в соединительной ткани отмечены колонноподобные уплотнения коллагена, проходящие дорсовентрально от базальной пластинки внутреннего эпидермиса до базальной пластинки наружного эпидермиса (James et al., 1991). По всей видимости, они усиливают опорную функцию соединительной ткани мантии (James et al., 1991). Также в соединительной ткани встречаются глобулярные клетки с крупными электронно-плотными включениями, имеющие эпителиальное происхождение (Kuzmina, Malakhov, 2009; Ратновская, 2022). Подобные глобулярные клетки описаны также в соединительной ткани лофофора (Kuzmina, Malakhov, 2011; Temereva, Kuzmina, 2017).

Мантийные синусы (мантийные целомические каналы) во всех случаях являются выростами перивисцерального целома в мантию (Williams et al., 1997a). Характер расположения и ветвления мантийных синусов сильно различается в разных группах брахиопод (Williams et al., 1997a). Предполагается, что помимо созревания гамет, отмеченного в мантийных синусах у *Rhynchonelliformea* (Williams et al., 1996) и *Craniiformea* (Joubin, 1886; Williams et al., 1996), в мантийных синусах может происходить газообмен с мантийной полостью (Williams et al., 1997a). Мантийные синусы выстланы в основном плоским моноцилиарным целотелием, который может состоять из эпителиально-мышечных или перитонеальных клеток (James et al., 1992; Kuzmina, Malakhov, 2009).

Наружный эпидермис мантии образован кубическими клетками, лишёнными жгутиков, укреплёнными тонофиламентами и содержащими включения гликопротеидов (Owen, Williams, 1969; Williams et al., 1997; Ратновская, 2022). Он секретировывает первичный и вторичный слои раковины (James et al., 1992). Поскольку наружный эпидермис топологически и

функционально тесно связан с раковиной, он теряет свою полярность; так, тонофиламенты наружного эпидермиса прикрепляются гемидесмосомами не только к базальной пластинке, но и к белковой «подложке» вторичного слоя раковины (Williams et al., 1997). В случае большой концентрации тонофиламентов (в местах прикрепления мышц) характер синтеза вторичного слоя раковины изменяется (Williams et al., 1997а, б) и формируется мышечный отпечаток.

Примечательной модификацией наружного эпидермиса мантии являются цекумы. Цекумы есть только у так называемых эндопунктатных (или просто пунктатных) брахиопод, обладающими одновременно пунктами – порами в раковине, в которые и заходят цекумы), при этом признак наличия или отсутствия пор и цекумов неравномерно распределён среди различных групп современных и вымерших брахиопод (Rudwick, 1970). Большинство современных брахиопод являются эндопунктатными; исключением являются представители отрядов Rhynchonellida и Lingulida (в раковине лингулид, впрочем, есть закрытые поры, но цекумов не отмечено); таким образом этот признак, по-видимому, не имеет филогенетического значения в рамках всего типа Brachiopoda (Rudwick, 1970), хотя и используется в таксономических целях (Williams, 1956). Наиболее хорошо строение цекумов изучено у Terebratulida (Owen, Williams, 1969; Williams, 1977; James et al., 1992; Williams et al., 1997а) и Craniida (Williams, Wright, 1970); есть также некоторые данные по Thecideida (Williams et al., 1997а). Таким образом, имеются данные по строению цекумов всех эндопунктатных брахиопод.

У всех изученных брахиопод цекумы представляют собой каналы, образованные узкими локальными поднятиями наружного эпидермиса, устроенными таким образом, что цекум проходит через вторичный и первичный слои раковины, вплотную подходя к периостракуму (Owen, Williams, 1969; Williams, Wright, 1970; Williams et al., 1997а). Внутри этого поднятия находится пространство, отчасти заполненное длинными

микроворсинками и продуктами секреции эпителия, составляющего стенки цекума (Owen, Williams, 1969; Williams, Wright, 1970; Williams et al., 1997a). Эпителий стенки цекума у замковых брахиопод разделяется на две сильно различающиеся зоны (Owen, Williams, 1969; James et al., 1992): 1) периферические клетки, выстилающие латеральные, дорсальные и вентральные стенки цекума – плоские, с небольшим количеством белковых включений; 2) сердцевинные клетки (core cells), выстилающие дистальную часть цекума – столбчатые, с большим количеством электронно-плотных включений в базальной части и развитым синтетическим аппаратом. У *Thecideida* сердцевинные клетки располагаются более проксимально и у них отсутствуют микроворсинки (Williams et al., 1997a). У кранииформных брахиопод резкое деление клеток цекума на периферические и сердцевинные отсутствует, хотя и можно установить гомологии между соответствующими клетками (Williams, Wright, 1970). Помимо этого, у замковых брахиопод дистальнее сердцевинных клеток цекума есть «щётка» из обызвествлённых белковых трубочек, отделяющих цекум от периостракума (Owen, Williams, 1969; James et al., 1992); у кранииформных брахиопод такая структура отсутствует, и цекум практически не отделён от периостракума, подходя к нему вплотную и разветвляясь на множество каналов вплоть до 4-го и 5-го порядка, при этом каналы целиком заполнены отростками клеток (Williams, Wright, 1970). Дистальные части данных каналов отделены от периостракума только тонкой мембраной, по-видимому, белковой природы (Williams, Wright, 1970). Принципиальные различия в строении цекумов кранииформных и ринхонеллиформных брахиопод сведены в Таблице 1.

У *Linguliformea* цекумы в мантии отсутствуют, однако есть тонкие множественные каналы с нерегулярным расположением, заполненные запасными включениями и ответвляющиеся от себя горизонтальные галереи (Williams et al., 1997a). Такая система каналов не считается гомологичной цекумам теребратулид, тецидеид и краниид (Williams et al., 1997a).

Признак	Rhynchonelliformea	Craniiformea
Разветвлённость	+ (не у всех)	+
Дифференциация сердцевинных и периферических клеток	+ (хорошо различимы)	+ (различие плохо выражено)
Наличие «щётки»	+	-

Таблица 1. Сравнение организации цекумов в мантии Rhynchonelliformea и Craniiformea (по данным Owen, Williams, 1969; Williams, Wright, 1970; James et al., 1992; Williams et al., 1997a).

Функция цекумов не вполне ясна, и на этот счёт выдвигаются различные гипотезы. Прежде всего, цекумы, как и подлежащая соединительная ткань, могут являться местами запасания веществ, циркулирующих в мантии (Owen, Williams, 1969; James et al., 1992). Замечено, что интенсивность запасания веществ в мантии, в том числе и в цекумах, может коррелировать с циклами гаметогенеза (James et al., 1992). Кроме того, для цекумов предполагается сенсорная функция (Thayer, 1986); это предположение поддерживается тем, что у ювенилей *N. anomala* к цекумам подходят нервные отростки (Temereva, 2020a); Радвик, однако, считает сенсорную функцию цекумов маловероятной (Rudwick, 1970).

Строение края мантии и переходной зоны между внутренним и наружным эпидермисом является важным признаком, позволяющим понять характер секреции раковины в различных группах Brachiopoda (James et al., 1992; Williams et al., 1997a, б; Ратновская, 2022). В рамках настоящей работы строение краевой зоны мантии не рассматривается.

2.3.2. Лофофор

Лофофор – это фильтрующий щупальцевый орган, являющийся общим признаком Brachiopoda, Phoronida и Bryozoa (Nyman, 1959; Emig, 1992), однако именно у брахиопод он устроен наиболее сложно и демонстрирует

наибольшее богатство типов строения (Beecher, 1897; Rudwick, 1970; Emig, 1992; Kuzmina, Temereva, 2019; Kuzmina et al., 2021). Эволюция лофофора в основном приходится проследивать на современном материале (Emig, 1992; Кузьмина, Малахов, 2007; Kuzmina, Temereva, 2019), хотя есть и палеонтологические данные (Kuzmina et al., 2021). При этом, для получения адекватных результатов, следует сравнивать не только внешнюю морфологию лофофоров, но и, главным образом, морфологию так называемой брахиальной оси, включающую в себя в типичном случае ряд щупалец, состоящий из чередующихся наружных и внутренних щупалец, один или два целомического канала, брахиальную складку и брахиальный, или пищевой желобок (Кузьмина, Малахов, 2007; Kuzmina, Temereva, 2019; Kuzmina et al., 2021).

Наиболее примитивным типом лофофора для всех Lophophorata считается таксолофный лофофор, или таксолоф (далее для краткости будут использоваться усечённые формы терминов), брахиальная ось которого состоит из ряда щупалец одинаковой морфологии и одного целомического канала и не распространяется далее области вокруг рта (Kuzmina, Temereva, 2019). Такой тип лофофора не отмечен у взрослых особей современных брахиопод (Emig, 1992; Kuzmina, Temereva, 2019), однако наблюдается у ранних ювенилей (Emig, 1992).

Трохолоф обладает такой же брахиальной осью из ряда одинаковых щупалец и одного целомического канала; его принципиальные отличия от таксолофа заключаются в большем относительном размере и форме, переходной к шизолофу (Emig, 1992; Кузьмина, Малахов, 2007; Kuzmina, Temereva, 2019; Kuzmina et al., 2021). Трохолоф соответствует наиболее примитивному овальному лофофору взрослых *Phoronis ovalis* (Kuzmina, Temereva, 2019), однако у взрослых брахиопод встречается, как и таксолоф, в основном на ювенильных стадиях (Emig, 1992). Реликтом таксолофной и трохолофной организации в лофофорах взрослых брахиопод является расположение щупалец подо ртом в один ряд – признак, характерный для всех

брахиопод (Harper et al., 2017), хотя ранее отмечалось, что у лингулиформных брахиопод щупальца расположены в два ряда (Williams et al., 1997a).

Шизолоф отличается от трохолофа большими относительными размерами, но главным образом – резким усложнением брахиальной оси (Кузьмина, Малахов, 2007), которая у шизолофа включает чередующиеся наружные и внутренние щупальца (внутренний и наружный) и два целомических синуса (малый, дающий ответвления в щупальца и гомологичный единственному целомическому синусу таксолофа, трохолофа и лофофоров Phoronida и Bryozoa, и большой). Это наиболее примитивный тип лофофора, встречающийся у взрослых особей современных брахиопод (Emig, 1992; Кузьмина, Малахов, 2007), хотя в основном всё же свойственен для ювенильных стадий (Кузьмина, Малахов, 2007). В области рта у всех брахиопод остаётся один ряд щупалец (Harper et al., 2017), либо схожих по морфологии со внутренними (Blochmann, 1892; Temereva, 2020a), либо с наружными (Lüter, 2007) щупальцами двухрядной брахиальной оси, либо обладающих примитивной морфологией без резкой специализации отдельных участков (так называемые «форонидоподобные» щупальца) (Temereva, 2020a; Kuzmina, Temereva, 2024a).

Предполагается, что от шизолофа происходят более сложные типы лофофора современных брахиопод – птихолоф, спиролоф, зиголоф и плектолоф (Kuzmina, Temereva, 2019; Kuzmina et al., 2021). Помимо перечисленных типов лофофора, происходящих от шизолофа, есть ещё два, морфологию которых можно вывести только из предыдущей, трохолофной стадии (Kuzmina, Temereva, 2019) – модифицированный зиголоф и модифицированный спиролоф. Эти два типа лофофора имеют независимое происхождение и представляют собой отдельную эволюционную линию (Kuzmina, Temereva, 2019).

Птихолоф представляет собой дальнейшее усложнение шизолофа (Кузьмина, Малахов, 2007; Kuzmina, Temereva, 2019; Kuzmina et al., 2021), в

котором руки образуют несколько петель. Брахиальная ось при этом остаётся такой же, как в шизолофе (Кузьмина, Малахов, 2007). Птихолоф прирастает к передней части дорсального листка мантии (Rudwick, 1970).

Спиролоф – это альтернативное усложнение шизолофа (Kuzmina, Temereva, 2019), в котором вместо нескольких петель в одной плоскости руки образуют дорсально закрученные спирали, поднятые в мантийную полость (Кузьмина, Малахов, 2007; Kuzmina, Temereva, 2019).

Зиголоф – ещё одно усложнение шизолофа (Kuzmina, Temereva, 2019), в котором проксимальные части брахиальных осей разворачиваются на вершине руки и образуют дистальные части, которые вновь подходят ко рту (Кузьмина, Малахов, 2007), сближаясь на дорсальной стороне (Rudwick, 1970). При этом происходит объединение больших синусов проксимальной и дистальной части брахиальной оси каждой руки (Rudwick, 1970).

Плектолоф считается дальнейшим усложнением зиголофа (Kuzmina, Temereva, 2019). Его отличие от зиголофа выражается в том, что дистальные части брахиальных осей, сближенные у рта, частично срастаются между собой и формируют третью руку – медиальную, которая закручивается спирально аналогично латеральным рукам спиролофного лофофора (Кузьмина, Малахов, 2007). В латеральных руках существенным отличием от зиголофа является появление третьего целомического синуса – брахиального кармана, являющегося выростом перивисцерального целома (Rudwick, 1970; Кузьмина, Малахов, 2007; Ратновская, Кузьмина, 2022).

«Модифицированный» зиголоф – особый тип строения лофофора, отмеченный по настоящее время только в роде *Pelagodiscus atlanticus* (Kuzmina, Temereva, 2019). Отличается от обычного зиголофа тем, что проксимальные части рук направлены назад, а не вперёд; это связано с голопериферическим ростом мантийной полости у *P. atlanticus* и

рациональным использованием образующихся в ней латеральных пространств (Kuzmina, Temereva, 2019).

«Модифицированный» спиролоф – особый тип строения лофофора, который предполагается для отряда Discinida (Kuzmina, Temereva, 2019). В отличие от обычного спиролофа, обладает выраженным разделением рук на проксимальную и дистальную часть, из которых первая соответствует проксимальной части руки *Pelagodiscus*, а дистальная закручивается в спираль (Kuzmina, Temereva, 2019).

В литературе встречаются два возможных сценария эволюции лофофора: согласно преобладающему мнению, лофофор эволюционирует исключительно маленьких форм к большим и от более простых к более сложным (Rudwick, 1970; Emig, 1992; Кузьмина, Малахов, 2007); согласно альтернативному мнению, в эволюции лофофора, как и в эволюции брахиопод в целом, была возможна гетерохрония, и в частности педоморфоз, что продемонстрировано на примере Discinida (Kuzmina, Temereva, 2019). На основании анализа данных по современным и ископаемым брахиоподам предполагается, что простой спиролофный лофофор является плезиоморфной чертой брахиопод (Kuzmina et al., 2021).

Как было отмечено в разделе 2.3.2, эпидермис лофофора, и в частности, щупалец, обладает особенной гистологической организацией, связанной с функциональным разделением различных зон щупалец брахиопод (Storch, Welsch, 1976; Reed, Cloney, 1977; Reynolds, McCammon, 1977; Temereva, Kuzmina, 2017; Temereva, 2022). Наиболее обстоятельно описан щупальцевый эпидермис у *Terebratalia* (Reed, Cloney, 1977), *Hemithiris* (Kuzmina, Temereva, 2024a) и *Lingula* (Storch, Welsch, 1976).

Наружные и внутренние щупальца обладают различной морфологией: наружные несут на фронтальной поверхности желобок, отсутствующий на внутренних щупальцах, и потому называются также желобчатыми;

внутренние щупальца, в свою очередь, обычно несут на абфронтальной поверхности небольшой гребень и поэтому называются также гребенчатыми (Williams et al., 1997a; James et al., 1997). Эти различия объясняются, прежде всего, различным строением эпидермиса этих двух типов щупалец.

Эпидермис наружных щупалец столбчатый с фронтальной стороны и кубический с абфронтальной, с латеральных сторон наблюдается постепенный переход одного в другой (Reed, Cloney, 1977). В одном случае (Reynolds, McCammon, 1977) эпидермис щупалец у замковых брахиопод был описан как стратифицированный, однако это не подтверждается другими данными (Reed, Cloney, 1977; Temereva, Kuzmina, 2017; 2021). Наибольшая концентрация жгутиков наблюдается на латерофронтальной и фронтальной сторонах (Reed, Cloney, 1977). Во всём эпидермисе щупалец много слизистых и железистых клеток; особенно много их в основании (Reed, Cloney, 1977; Reynolds, McCammon, 1977) и на латероабфронтальных сторонах наружных щупалец (Temereva, Kuzmina, 2017, 2021). Эпидермис внутренних щупалец обычно описывается как столбчатый (Reed, Cloney, 1977); согласно другим данным, латеральный (Temereva, Kuzmina, 2021) и абфронтальный эпидермис внутренних щупалец может быть образован и более низким эпителием, близким к кубическому (Kuzmina, Temereva, 2021a; Temereva, Kuzmina, 2021; Temereva, 2022). Цилиация у внутренних щупалец также больше выражена на фронтальной и латерофронтальных сторонах (Reed, Cloney, 1977; Temereva, Kuzmina, 2021).

Соединительная ткань щупалец не содержит клеток, в отличие от соединительной ткани рук лофофора, описывается как хрящеподобная, хотя и не окрашивается как хрящ (Storch, Welsch, 1976; Reed, Cloney, 1977). Хрящеподобная соединительная ткань отмечается также в других частях лофофора и в ножке (Chuang, 1956; Nyman, 1959; Rudwick, 1970; Кузьмина и др., 2006). Отмечается, что коллаген в соединительной ткани щупалец уложен в два слоя – продольный внешний и кольцевой внутренний (Reed, Cloney,

1977). Предполагается (Reed, Cloney, 1977), что такая организация, с одной стороны, препятствует растяжению (за счёт продольных волокон), а с другой стороны, поперечному сжатию (за счёт кольцевых волокон). В работе Рейнольдс и МакКаммон (Reynolds, McCammon, 1977) клетки в хрящеподобной соединительной ткани отмечены; следует отметить, что данная работа была выполнена на световом уровне, без использования трансмиссионной электронной микроскопии.

Эпидермис рук лофофора представлен в основном моноцилиарными микровиллярными клетками, среди которых есть железистые (James, 1997); на микроворсинки секретируется гликокаликс из мукополисахаридов и гликозаминогликанов (James, 1997).

Соединительная ткань рук лофофора составлена аморфным матриксом с редкими клеточными включениями неправильной формы (James, 1997); во многих источниках соединительная ткань рук лофофора описывается как хрящеподобная (Blochmann, 1892; Rudwick, 1970; Storch, Welsch, 1976).

Механизмы создания ресничных водных токов в мантийной полости и в особенности направление этих токов довольно разнообразны среди брахиопод и сильно зависят от морфологии лофофора (Кузьмина, Малахов, 2007). В рамках данного обзора я ограничусь описанием потоков воды через мантийную полость у кранииформных брахиопод по данным Эткинс и Радвика (Atkins, Rudwick, 1962).

Фронтальные реснички *N. anomala* в нормальном режиме работы бьют в направлении к основанию щупалец, подгоняя к пищевой бороздке частицы, захваченные ресничками соседних щупалец (Atkins, Rudwick, 1962). Возможно, однако, и реверсивное биение ресничек для избавления от нежелательных крупных частиц (Atkins, Rudwick, 1962). Латеральные реснички создают ток воды с фронтальных сторон на абфронтальную (Atkins, Rudwick, 1962; Strathmann, 1973). Абфронтальные реснички гораздо короче

фронтальных и латеральных, и обычно неподвижны; вероятнее всего, они выполняют сенсорную функцию (Atkins, Rudwick, 1962).

Согласно морфологии лофофора и ориентации щупалец, мантийную полость *N. anomala* можно разделить на вводную (inhalant) и выводную (exhalant) «камеры» (Atkins, Rudwick, 1962). Вводная камера занимает вентральную половину мантийной полости и пространство, ограниченное дорсальными спиралями рук; именно в эти стороны ориентированы фронтальные стороны щупалец (Atkins, Rudwick, 1962). Выводная камера занимает большую часть дорсальной половины мантийной полости и небольшое пространство позади и вентральнее рта; в эти стороны ориентированы абфронтальные стороны щупалец, в направлении которых бьются реснички (Atkins, Rudwick, 1962). Вода входит в мантийную полость с передне-латеральных сторон вентрально, выходит спереди с дорсальной стороны, а также с задне-латеральных сторон. Чуангом (Chuang, 1974) показано также, что мантийные водные токи проходят также через пространства между дорсальной стенкой тела и мантией в тех местах, где они отходят друг от друга (mantle recess по терминологии Chuang, 1974).

2.3.3. Целомическая система и компартиментализация тела

Все брахиоподы являются целомическими животными, с развитыми целомическими полостями, каналами и синусами как в лофофоре, так и в туловище и мантии (James, 1997; Williams et al., 1997a). Анатомия целомической системы изучена на отдельных видах, представляющих все пять отрядов современных брахиопод: краниид (Blochmann, 1892), ринхонеллид (Кузьмина и др., 2006; Kuzmina, Malakhov, 2009, 2011), теребратулид (Ратновская, Кузьмина, 2022) и лингулид (Temereva et al., 2015). Ультраструктура целомической выстилки подробно изучена у лингулиформных (Temereva, 2017c; Kuzmina, Temereva, 2021a) и ринхонеллиформных (Reed, Cloney, 1977; Kuzmina, Malakhov, 2011; Kuzmina et al., 2018; Kuzmina, Temereva, 2021a) брахиопод. Данные по ультраструктуре

целомической системы кранииформных брахиопод в литературе отсутствуют, за исключением описания ультраструктуры щупальцевых каналов (Kuzmina, Temereva, 2021a) и метанефридиев (Lüter, 1995) *N. anomala*.

В лофофоре целомическая система представлена одним или двумя целомическими компартментами в зависимости от морфологии лофофора: в таксолофных и трохолофных лофофорах ювенильных стадий существует только один целомический канал, дающий ответвления в щупальца (Кузьмина, Малахов, 2007). В более сложно устроенных типах лофофора имеются два целомических канала в каждой руке: это, во-первых, малые брахиальные синусы (малые каналы лофофора), содержащие брахиальные (или лофофоральные) сосуды (Blochmann, 1892; Kuzmina et al., 2024), дающие ответвления в каждое щупальце и, таким образом, гомологичные единственному брахиальному каналу форонид или ювенилей брахиопод (Kuzmina, Temereva, 2019), и во-вторых, большие синусы (большие каналы лофофора), вероятнее всего выполняющие функцию гидроскелета (Kuzmina et al., 2018; Ратновская, Кузьмина, 2022). Гидростатическая функция предполагается также у целомических каналов щупалец, являющихся ответвлениями малых синусов (Clark, 1964).

Малые брахиальные синусы у всех исследованных брахиопод связаны друг с другом посредством перизофагеального целома (Blochmann, 1892, 1900; Нуман, 1959; Pross, 1980; Кузьмина и др., 2006; Kuzmina, Malakhov, 2011; Temereva, 2017c), который также называется центральным синусом (Blochmann, 1892) или малой передней камерой (Robinson, 2014). Перизофагеальный целом расположен около глотки и пищевода, отдаёт вырост, заходящий внутрь вентрального мезентерия (Blochmann, 1892), от него отходят каналы в оральные щупальца, расположенные в один ряд в области рта (Kuzmina, Malakhov, 2011). Примечательными особенностями перизофагеального целома различных брахиопод являются, во-первых, множество соединительнотканых перегородок (Кузьмина и др., 2006;

Kuzmina, Malakhov, 2011), а во-вторых, множественные дивертикулы, окружающие пищевод (Blochmann, 1892; Kuzmina, Malakhov, 2011; Ratnovskaya, Kuzmina, 2022) – так называемые периэзофагеальные пространства (по терминологии Blochmann, 1892 и Human, 1959). Большие брахиальные синусы у всех исследованных брахиопод представляют собой со всех сторон замкнутые целомические полости; они не сообщаются ни между собой, ни с какими-либо другими целомическими компартментами, что, вероятно, усиливает их гидростатическую функцию (Ратновская, Кузьмина, 2022). Дополнительным аргументом в пользу гидростатической функции больших брахиальных синусов являются дорсальные выросты, отмеченные у краниид (Blochmann, 1892) и ринхонеллид (Кузьмина и др., 2006) и являющиеся, скорее всего, резервуарами целомической жидкости (Кузьмина и др., 2006). У краниид также отмечены вентральные выросты больших синусов меньшего размера (Blochmann, 1892).

Ультраструктура лофофоральных целомов наиболее детально показана на примере *Hemithiris psittacea* из отряда Rhynchonellida (Kuzmina, Malakhov, 2011; Kuzmina et al., 2018; Kuzmina, Temereva, 2021a) и *Lingula anatina* из отряда Lingulida (Storch, Welsch, 1976; Temereva, 2017c; Kuzmina, Temereva, 2021a); в пределах щупалец – также у Terebratulida (Reed, Cloney, 1977; Kuzmina, Temereva, 2021a), Craniida и Discinida (Kuzmina, Temereva, 2021a).

В общих чертах, выстилка лофофоральных целомов у изученных видов состоит из миоэпителиальных (эпителиально-мышечных) и перитонеальных клеток (Kuzmina et al., 2018). Миоэпителиальные клетки обладают следующей полярностью: апикальная часть содержит ядро и большинство органелл, базальная заполнена миофиламентами и прикрепляется к базальной пластинке гемидесмосомами (Kuzmina et al., 2018). Перитонеальные клетки не содержат миофиламентов, могут быть различной формы и в той или иной степени выполняют секреторную функцию (Kuzmina et al., 2018).

У *H. psittacea* стенка малых брахиальных синусов может быть подразделена на четыре области, отличающихся строением клеток (Kuzmina et al., 2018): 1) область у оснований щупалец, в том числе у оснований щупальцевых сосудов, выстлана перитонеальными клетками, образующими переплетающиеся отростки; 2) переходная область с абфронтальных сторон щупалец, выстланная преимущественно плоскими перитонеальными клетками с изредка попадающимися миоэпителиоцитами; 3) поперечная мышца в задней части малого синуса, образованная псевдостратифицированным (Temereva, 2017c) эпителием из миоэпителиоцитов и перитонеальных клеток, перекрывающих миоэпителиоциты своими отростками; 4) продольная мышца в области перегородки между малым и большим синусами, составленная исключительно миоэпителиальными клетками. Брахиальный сосуд в данном случае находится в перегородке между большим и малым синусами и с дорсальной стороны выстлан миоэпителиальными клетками (Kuzmina et al., 2018). У *L. anatina* продольная мускулатура оформлена в виде крупной брахиальной мышцы из высоких клеток миоэпителиального происхождения, которые прикрепляются к базальной пластинке отростками (Temereva, 2017c); помимо обычных клеток брахиальной мышцы, заполненных хорошо распознаваемыми миофиламентами, встречается второй тип клеток с гомогенным содержимым средней электронной плотности (Temereva, 2017c).

Периэзофагеальный целом у *H. psittacea* также образован отростчатыми перитонеальными, в том числе подоцитоподобными клетками, и миоэпителиоцитами, притом отростки перитонеальных клеток отчасти перекрывают миоэпителиоциты (Kuzmina, Malakhov, 2011). Дивертикулы периэзофагеального целома отходят как в стенку тела, так и в соединительную ткань вокруг пищевода (Kuzmina, Malakhov, 2011). Дивертикулы в стенке тела выстланы плоскими перитонеальными клетками (Kuzmina, Malakhov, 2011). Дивертикулы вокруг пищевода организованы в трёхмерную сеть, в которой

можно выделить три слоя каналов: внешние, ориентированные поперечно, средние, ориентированные продольно, и глубокие, окружающие пищевод (Kuzmina, Malakhov, 2011). Внешние каналы выстланы только подоцитоподобными клетками, а средние и глубокие каналы образуют мышечную обкладку пищевода, наружную продольную и внутреннюю концентрическую соответственно (Kuzmina, Malakhov, 2011). Наличие подоцитоподобных клеток позволяет предположить у перизофагеального целома выделительную функцию (Kuzmina, Malakhov, 2011).

Щупальцевые каналы внутренних и наружных щупалец имеют сходную ультраструктурную организацию (Reed, Cloney, 1977; Temereva, 2017c; Kuzmina et al., 2018). В целомической выстилке щупальца можно выделить фронтальную мускулатуру, латеральную перитонеальную зону, а также абфронтальную зону, строение которой сильно различается в разных отрядах брахиопод (Reed, Cloney, 1977; Temereva, 2017c; Kuzmina et al., 2018; Kuzmina, Temereva, 2021a). С фронтальной стороны щупальцевого канала проходит щупальцевый сосуд, не имеющий внутренней выстилки (эндотелия), а снаружи выстланный отчасти столбчатыми миоэпителиоцитами фронтальной мышцы, а отчасти – плоскими миэпителиальными клетками (Reed, Cloney, 1977; Kuzmina et al., 2018). Предполагается, что присутствие отростков и тел миоэпителиальных клеток в стенках сосуда нужно для снабжения мышц питательными веществами (Temereva, 2017c), что подтверждается также данными по аннелидам (Иванов, Цетлин, 1997). Фронтальная мускулатура щупалец поперечнополосатая у всех изученных видов (Kuzmina et al., 2018; Kuzmina, Temereva, 2021a), кроме *L. anatina* (Chuang, 1956; Kuzmina, Temereva, 2021a). Интересно, что у *Terebratalia transversa*, живущих в литоральной зоне, фронтальная мускулатура также гладкая, при том, что особи предположительно того же вида, обитающие в сублиторали, имеют в щупальцах поперечнополосатую фронтальную мускулатуру (Reed, Cloney, 1977). Латерофронтальная мускулатура во всех

случаях гладкая (Kuzmina, Temereva, 2021a). В сосудах отмечены клетки-амёбоциты (Kuzmina et al., 2018). Абфронтальная зона выстилки щупальцевого канала образована у *Lingulida* хорошо выраженной гладкой абфронтальной мышцей (Temereva, 2017c; Kuzmina, Temereva, 2021a), у *Discinida*, *Rhynchonellida* и *Terebratulida* – слабо выраженной абфронтальной мышцей, также гладкой (Kuzmina et al., 2018; Kuzmina, Temereva, 2021a), а у *Craniida* абфронтальная мышца отсутствует, и абфронтальная зона щупальцевого канала покрыта исключительно перитонеальными клетками (Kuzmina, Temereva, 2021a). Считается, что фронтальные мышцы щупалец нужны, чтобы ретрагировать и сворачивать щупальца при опасности, поэтому они хорошо развиты у всех брахиопод (Kuzmina, Temereva, 2021a). Абфронтальная мускулатура большинству брахиопод нужна для медленного обратного расправления щупалец и для поддержания их в расправленном состоянии во время фильтрации (Reed, Cloney, 1977; Kuzmina, Temereva, 2021a); у *Lingulida*, ведущий роющий образ жизни, абфронтальная мускулатура особенно развита потому, что они изгибают их и на фронтальную, и на абфронтальную стороны (Chuang, 1956), очищая от песчинок, что для других брахиопод нехарактерно (Kuzmina, Temereva, 2021a). Наконец, у *Craniida* абфронтальные мышцы, по-видимому, отсутствуют, хотя и отмечены Блохманном (Blochmann, 1892), так как расправление щупалец осуществляется за счёт упругости толстой соединительной ткани щупалец (Kuzmina, Temereva, 2021a); считается, что упругость внеклеточного матрикса играет вспомогательную роль в расправлении щупалец и у других брахиопод (Kuzmina, Temereva, 2021a). Непосредственной же причиной редукции абфронтальной мускулатуры в щупальцах *Craniida*, вероятно, послужило мощное развитие перитонеальных нейритов, нужное для быстрой ретракции щупалец при опасности (Kuzmina, Temereva, 2021a), поскольку, как неоднократно было замечено, кранииды исключительно далеко выставляют свои щупальца при фильтрации, настолько, что они выходят за пределы мантийной полости (Atkins, Rudwick,

1962; Kuzmina, Temereva, 2021a; Temereva, 2022). Плезиоморфным считается вариант строения щупальцевой мускулатуры, в котором фронтальные мышцы развиты сильно, а абфронтальные – слабо (Kuzmina, Temereva, 2021a), поскольку данный вариант организации щупальцевой мускулатуры был отмечен также у форонид и мшанок (Temereva, Malakhov, 2004; Schwaha, Wanninger, 2018).

В выстилке больших брахиальных синусов *H. psittacea* можно выделить четыре ультраструктурно различные области (Kuzmina et al., 2018): 1) дорсально-передняя область, примыкающая к брахиальному сосуду, образована кубическими перитонеальными клетками; 2) передняя миоэпителиальная выстилка, миофиламенты которой ориентированы продольно; 3) латеральная миоэпителиальная выстилка, миофиламенты которой ориентированы как продольно, так и поперечно; 4) задняя (нижняя) миоэпителиальная выстилка, миофиламенты которой ориентированы продольно. Большие синусы *L. anatina* выстланы преимущественно также миоэпителием с вкраплениями подоцитоподобных клеток (Temereva, 2017c).

Туловищный (перивисцеральный) целом у брахиопод представляет собой наиболее обширный компартмент, заключающий большую часть пищеварительного тракта и места созревания гамет (Williams et al., 1997a). Он поделен различными мезентериями: дорсовентральным, прикрепляющим пищеварительный тракт к дорсальной и вентральной стенкам тела и таким образом разделяющим перивисцеральную полость на левую и правую половины, а также латеральными мезентериями – гастропариетальными спереди и илеопариетальными сзади (Williams et al., 1997a). Известно, что полным дорсовентральным мезентерий является только у Craniida (Blochmann, 1892), у остальных брахиопод он так или иначе прерывается (Williams et al., 1997a); латеральные мезентерии во всех случаях являются неполными (Williams et al., 1997a). У Craniida присутствует только пара илеопариетальных мезентериев, гастропариетальные отсутствуют (Blochmann, 1892). При этом

стоит отметить, что илеопариетальные мезентерии Craniida имеют сложное строение, разветвляясь в районе перехода тонкого кишечника в прямую кишку и подходя к стенкам тела двумя отдельными «листочками»: передним, ориентированным в поперечной плоскости и несущим воронки нефридиев, и задним, подходящим к стенке тела у задних аддукторов практически во фронтальной плоскости и связанным с развитием гаметогенной ткани (Blochmann, 1892). Гастропариетальные и илеопариетальные мезентерии, по крайней мере у ринхонеллид, соединены идущей латерально вдоль пищеварительного тракта «перепонкой» (Кузьмина и др., 2006). У краниид имеется аналогичная «перепонка» (Blochmann, 1892), хотя и нет гастропариетальных мезентериев; в их случае предполагается гомология этой «перепонки» гастропариетальным мезентериям (Blochmann, 1892); с другой стороны, в той же публикации данная структура описывается как ещё одна, третья часть илеопариетальных мезентериев (Blochmann, 1892). Известно, что у ринхонеллиформных и лингулиформных брахиопод латеральные мезентерии также несут воронки нефридиев (James, 1997; Кузьмина и др., 2006). От перивисцерального целома отходят мантийные синусы (Williams et al., 1997a), подробно обсуждающиеся в разделе 2.3.2. Кроме того, в плектолофном лофофоре Terebratulida проходят так называемые брахиальные карманы, также являющиеся выростами перивисцерального целома (Кузьмина, Малахов, 2007; Kuzmina, Temereva, 2019; Ратновская, Кузьмина, 2022; Kuzmina et al., 2022). В литературе встречается также упоминание связи перивисцерального целома с брахиальными каналами, в частности у Lingulida (Trueman, Wong, 1987). У Lingulida перивисцеральный целом продолжается в ножку (Chuang, 1964; Trueman, Wong, 1987; Williams et al., 1997a).

В перивисцеральном целоме всех брахиопод располагаются метанефридии: у Rhynchonelliformea и Craniiformea – одна пара, у Linguliformea – две пары (James, 1997). Крупные воронки метанефридиев закреплены на латеральных (гастропариетальных и илеопариетальных)

мезентериях (Human, 1959; James, 1997), каналы метанефридиев ориентированы, как правило, латерально или вентрально и открываются нефропорами в мантийную полость по бокам туловища (Lüter, 1995; James, 1997). Предполагается, что метанефридии, помимо выделительной функции, выполняют также функцию выведения гамет в мантийную полость и далее во внешнюю среду (Lüter, 1995; James, 1997; Williams et al., 1997a); иногда предполагается также, что это главная функция метанефридиев у брахиопод (James, 1997), так как в качестве основного пути выделения предполагается диффузия через эпидермис мантии и лофофора (James, 1997; Kuzmina, Malakhov, 2011). Ультраструктура метанефридиев известна для *Terebratulina retusa* и *Novocrania anomala* (Lüter, 1995), представляющих, соответственно, отряды Terebratulida и Craniida. Показано, что воронка метанефридиев образована целотелием перивисцерального целома, постепенно (при переходе на воронку) меняющим свою форму от кубической до столбчатой без резкого перехода (Lüter, 1995). При переходе выстилки в канал метанефридия её клетки значительно удлиняются, также без резкого перехода, в связи с чем можно предположить не только эктодермальное, но и мезодермальное (как производное той же целомической выстилки) происхождение канала метанефридия (Lüter, 1995).

Организация целомической выстилки туловищного целома брахиопод изучена гораздо в меньшей степени и в основном на гистологическом уровне. Известно, что целотелий в туловищном целоме составлен моноцилиарными клетками, местами, например, на латеральных мезентериях, миоэпителиальными (James et al., 1992; Lüter, 1995; James, 1997; Williams et al., 1997a). Так, в разных работах упоминаются продольные мышцы стенки перивисцерального целома и спирально-продольные мышцы ножки, обеспечивающие, совместно с оформленной дорсовентральной мускулатурой, функционирование гидроскелета у *L. anatina*, в том числе раскрытие створок и роющую активность (Blochmann, 1900; Gutmann et al., 1978;

Trueman, Wong, 1987), однако нет упоминаний о природе этих мышц, в частности о том, являются ли они настоящими мышцами или сильно разросшимся миоэпителием. Некоторые данные по ультраструктуре ножки, в том числе и целомической выстилки, представлены в других работах (MacKay, Hewitt, 1978; Williams et al., 1997a). Согласно процитированным работам, в частности, выстилка целомической полости у *Lingulida* представляет собой перитонеум, под которым находится полностью отделённый мышечный слой, составленный одним рядом спиральных мышц у *Lingula* (Williams et al., 1997a) и тремя рядами у *Glottidia* (MacKay, Hewitt, 1978).

Только у кранииформных брахиопод и только по одной работе (Blochmann, 1892) известен отдельный целомический компартмент, окружающий наиболее заднюю часть прямой кишки – анальная камера. Это небольшая целомическая полость, спереди проходящая на том же уровне, что и задняя часть перивисцерального целома, как бы пронизывая дорсовентральный мезентерий, разделяющий перивисцеральный целом на левую и правую половины, как с дорсальной, так и с вентральной стороны, а сзади заканчивающаяся в области ануса (Blochmann, 1892).

Ультраструктура целомической выстилки может быть использована в филогенетических анализах (Ruppert, Smith, 1987; Koch et al., 2014; Temereva, 2017c). Эволюция целомической выстилки в различных таксонах *Triploblastica* представляет большой теоретический интерес в контексте филогении животных (Rieger, Lombardi, 1987; Temereva, 2017c). Ригером и Ломбарди (Rieger, Lombardi, 1987) на основании сравнительного анализа организации целомической выстилки в различных группах *Echinodermata* предложена филогенетическая схема, которая затем была распространена, с некоторыми модификациями, в других работах по иглокожим (Dolmatov et al., 2007), а также по аннелидам (Bartholomaeus, 1994), форонидам (Temereva, 2015a) и другим животным. Согласно данным Ригера и Ломбарди (Rieger, Lombardi, 1987), позднее поддержанным Темеревой, Кузьминой и Малаховым

(Temereva, 2017c; Kuzmina et al., 2018), наиболее примитивным для Triploblastica типом организации целомической выстилки является простой миоэпителий (тип «А»; здесь и далее – обозначения типов целотелиев по Rieger, Lombardi, 1987, Fig. 19); вторым эволюционным этапом является появление в целомической выстилке чисто перитонеальных (не заполненных миофиламентами) клеток, чередующихся с миоэпителиоцитами (тип «В»); в дальнейшем происходит апикальное сужение миоэпителиальных клеток и базальное сужение перитонеальных клеток (тип «С») таким образом, что миоэпителиальные клетки перестают контактировать с целомической полостью, будучи прикрыты перитонеальными клетками, а перитонеальные клетки остаются связанными с базальной пластинкой только отростками (тип «D») – образуется так называемый псевдостратифицированный миоэпителий; далее миоэпителий постепенно теряет полярность, превращаясь в настоящую мышечную ткань, всё ещё чередующуюся с отростками перитонеальных клеток (тип «Е»); последний этап – это окончательное разделение перитонеальных и мышечных клеток с возникновением второй базальной пластинки, разделяющей два слоя бывшего миоэпителия (тип «F»). У брахиопод, по данным, приведённым выше (Temereva, 2017c; Kuzmina et al., 2018), встречаются все типы «А», «В», «С» и «D», «Е» но никогда «F», что говорит о примитивности организации (Kuzmina et al., 2018). В связи с этим следует выделить несколько соображений. Во-первых, у брахиопод отмечена также чисто перитонеальная выстилка без миоэпителиальных клеток и без подлежащей мышечной ткани (Kuzmina et al., 2018); вероятно, она представляет собой альтернативное направление эволюции целомической выстилки (Kuzmina et al., 2018, Fig. 10), не вписывающееся в линейную схему, предложенную Ригером и Ломбарди (Rieger, Lombardi, 1987). Во-вторых, есть данные, указывающие на то, что целомическая выстилка ножки Lingulida полностью стратифицирована на апикальный (примыкающий к целомической полости) перитонеальный и базальный мышечный слои (MacKay, Hewitt, 1978; Williams et al., 1997a), то есть соответствует типу «F». Аналогичные данные

были представлены и по выстилке щупалец (Reynolds, McCammon, 1977), однако, они не были подтверждены более поздними исследованиями (Reed, Cloney, 1977; Kuzmina et al., 2018; Kuzmina, Temereva, 2021a), тогда как более новых данных по ультраструктуре ножки у *Lingula* в литературе нет. Этот факт, в совокупности с разнообразием типов целомической выстилки, представленном в недавних работах (Temereva, 2017c; Kuzmina et al., 2018), свидетельствует о том, что эволюция целомической выстилки может не коррелировать с эволюцией и филогенией самих животных (Kuzmina et al., 2018).

Компартментализация целомов, то есть разделение целомов на сериально гомологичные метамеры или негомологичные компартменты, является важным и исторически имеет большое значение в контексте установления компартментализации тела и филогенетических отношений между различными группами брахиопод, а также брахиопод и других билатерий (Горянский, Попов, 1985; Малахов, 1995; Lüter, 2000, 2007). Поскольку брахиоподы и другие Lophophorata традиционно связывались общим происхождением и родством со вторичноротыми животными (Nielsen, 1991, 1995; Малахов, 1995; Williams et al., 1996), их целомы рассматривались в контексте так называемой архицеломатной концепции, согласно которой целомическая система исходных билатерально-симметричных животных разделялась на три компармента – протоцель, мезоцель и метацель (обзор этой и других концепций – Малахов, 2004); такая компартментализация целомов наблюдается у современных Ambulacraria (Малахов, 2004). У брахиопод мезоцель обычно ассоциируется с целомами лофофора, а метацель – с туловищным целомом (Nielsen, 1991; Temereva et al., 2015), хотя есть и другие способы сопоставления целомов брахиопод с целомами амбулакрарий, зачастую весьма оригинальные и не предусматривающие простого сопоставления целомических компартментов по месторасположению и функциям даже среди самих брахиопод (Старобогатов, 1979; Pross, 1980;

Горянский, Попов, 1985; Gorjansky, Popov, 1986). Сопоставление целомической организации брахиопод, форонид и мшанок неоднократно проводилось различными исследователями. По меньшей мере брахиоподы из отряда Lingulida демонстрируют наличие архимерии целомов (Temereva et al., 2015), поскольку у них, помимо «мезоцеля» (брахиальные синусы в руках лофофора) и «метацеля» (туловищного целома), есть также и «протоцель» (целом в брахиальной складке, не связанный с брахиальными синусами). Впрочем, другие данные, в том числе ультраструктурные, не поддерживают существование протоцеля у *Lingula* (Lüter, 1998, 2007). Кроме того, Лютер обращает внимание на то, что в литературе отсутствуют прямые доказательства тримерии или архицеломии и в развитии брахиопод, и в строении взрослых особей (Lüter, 2007). Развитие мезодермы и целомов из трёх парных зачатков было отмечено у личинок *N. anomala* Нильсеном (Nielsen, 1991); более поздние исследования предполагают, что вся мезодерма *N. anomala* развивается из единого нестратифицированного зачатка, который только слегка передавливается щетинконосными мешками, из-за чего и создаётся впечатление компарментализации целомов (Freeman, 2000). В архицеломатную концепцию не укладывается и предполагаемая связь брахиальных синусов с перивисцеральным целомом у *L. anatina* (Blochmann, 1900; Trueman, Wong, 1987); таким образом, при сопоставлении известных работ по лингулам оказывается, что их целомическая система может состоять из разного количества полностью отделённых друг от друга компарментов – от одного до трёх (Trueman, Wong, 1987; Lüter, 1998; Temereva et al., 2015). Единое происхождение целомических полостей у ринхонеллифомных и кранииформных брахиопод обсуждается в обзорных работах и работах по онтогенезу (Nyman, 1959; Percival, 1960). Наконец, в связи с установлением того факта, что наиболее «базальными» билатерально-симметричными животными являются ацеломические Xenacoelomorpha (Canon et al., 2016), архицеломатная организация общего предка представляется сомнительной, хотя и не потеряла своей теоретической важности для установления

филогении Nephrozoa. Гипотеза первичной метамерии билатерий, также предполагающая наличие у всех билатерально-симметричных животных общего целомического предка (Малахов, 2004, Temereva, Malakhov, 2011a), обсуждается поэтому в разделе 2.1.2 в контексте происхождения именно брахиопод, а не всех билатерально-симметричных животных.

Неоднократно проводился также анализ целомической компартиментализации других Lophophorata – форонид и мшанок (Bartolomaeus, 2001; Gruhl et al., 2005, 2009; Темерева, Малахов, 2006; Temereva, Malakhov, 2011b; Temereva, 2015a). Согласно различным работам, целомическое пространство в эпистоме (гомолог брахиальной складки брахиопод) обнаруживается как у обоих родов форонид (Gruhl et al., 2005; Темерева, Малахов, 2006; Temereva, Malakhov, 2011b; Temereva, 2015a), так и у мшанок из класса Phylactolaemata (Gruhl et al., 2009). У мшанок, однако, этот целом соединён с остальными целомическими пространствами так, что вся целомическая система Phylactolaemata представляет собой единый целомический компартмент (Gruhl et al., 2009), а у форонид может быть как отдельным целомом (Темерева, Малахов, 2006; Temereva, 2015a), так и ответвлением от целома лофофора (Gruhl et al., 2005; Temereva, 2011). Таким образом, данные по форонидам и мшанкам также не дают однозначного решения проблемы исходной компартиментализации целомической системы Lophophorata, хотя в литературе на основании данных по различным форонидам подчёркивается плезиоморфность именно тримерной (архицеломатной) организации конкретно в этой группе (Temereva, Malakhov, 2011b; Temereva, 2015a).

2.3.4. Мышечная система

Мышечная система – это одна из наиболее изученных систем органов у брахиопод, поскольку её изучение доступно не только на современном материале, но и по мышечным отпечаткам на раковинах ископаемых брахиопод. Строение мускулатуры брахиопод рассматривается в нескольких

общих обзорах (Hyman, 1959; Rudwick, 1970; James et al., 1992; James, 1997; Williams et al., 1997a, б; Кузьмина, Мадисон, 2024). Мускулатура кранииформных брахиопод изучена в работах Жубена (Joubin, 1886), Блохманна (Blochmann, 1892) и Робинсона (Robinson, 2014); обзор имеющихся данных по беззамковым брахиоподам, в том числе краниидам, представлен в работе Балмана (Bulman, 1939). Немало данных по мышечным отпечаткам не только вымерших (Rosenkrantz, 1964; Lee, Brunton, 1986; Smirnova, 1997), но и современных (Lee, Brunton, 1986; Robinson, 2018) краниид. В совокупности эти работы дают хорошее представление о мускулатуре краниид, и в частности *N. anomala*. В некоторых работах содержится обсуждение функциональной морфологии краниид (Atkins, Rudwick, 1962; Горянский, Попов, 1985; Gorjansky, Попов, 1986), хотя мускулатура и не была в основном фокусе в данных исследованиях.

Мускулатура замковых (Rhynchonelliformea) и беззамковых (Linguliformea, Craniiformea) брахиопод значительно различается в двух основных аспектах: во-первых, в мышцах беззамковых брахиопод отсутствует так называемая сухожильная часть (Bulman, 1939); во-вторых, мышечная система беззамковых брахиопод устроена гораздо сложнее, чем у замковых (Bulman, 1939; Williams et al., 1997a). Последний факт связывается с тем, что у беззамковых брахиопод нет замка, скрепляющего створки и, следовательно, их створки обладают гораздо большей подвижностью друг относительно друга (Williams et al., 1997a); зачастую эта подвижность приобретает выраженное функциональное значение, например, у роющих лингулид (Trueman, Wong, 1987).

Мускулатура замковых брахиопод (Rhynchonelliformea) представлена парой аддукторов, разделёнными на переднюю гладкую и заднюю поперечнополосатую часть (Hyman, 1959; Rudwick, 1970; James, 1997; Williams et al., 1997a), парой дидукторов, составленными только гладкой мышечной тканью (Eshleman et al., 1982; Williams et al., 1997a). Аддукторы

закрывают створки путём дорсовентрального сокращения; экспериментально показано, что поперечнополосатая их часть способна быстро закрыть створки при раздражении, однако створки оказываются при этом закрытыми не до конца и непрочно (Rudwick, 1961; Wilkens, 1978); гладкая часть затем медленно и плотно закрывает створки (Rudwick, 1961). Предполагается также, что быстрое схлопывание створок поперечнополосатой частью аддукторов может служить для выбрасывания гамет, фекалий и псевдофекалий (Rudwick, 1970). Дидукторы, благодаря тому, что их дорсальные сухожилия прикрепляются позади оси соединения створок (Gorjansky, Popov, 1986; Williams et al., 1997a), раскрывают створки. Кроме того, в мышечную систему замковых брахиопод входят аджусторы, подходящие к месту выхода ножки и в различной степени управляющие движениями ножки и меняющие взаиморасположение ножки и створок раковины (Richardson, 1979, 1981). Аджусторов может быть две пары (Nyman, 1959; Stricker, Reed, 1985) или три (Richardson, 1981). Мускулатура, связанная с лофофором, у замковых брахиопод развита слабо (Williams et al., 1997a), хотя и присутствует (Kuzmina et al., 2018), а у теребратулид, обладающих выраженной скелетной поддержкой лофофора, отсутствует, хотя в целотелии в руках лофофора могут встречаться миоэпителиальные клетки (Ratnovskaya, Kuzmina, 2022). У некоторых замковых брахиопод имеются мышцы в мантийных синусах, которые могут способствовать выведению гамет в перивисцеральный целом (Kuzmina, Malakhov, 2009; Ратновская, 2022).

Мышечная система беззамковых брахиопод, особенно лингулиформных, устроена сложнее и содержит большее количество мышц (Bulman, 1939). В отличие от замковых брахиопод, у них нет дидукторов (Williams et al., 1997a), и для открытия раковины используются другие механизмы, также основанные на мышечном сокращении, но с опосредованным действием (см. ниже). Также нет у беззамковых брахиопод и аджусторов, что у лингулид, однако, компенсируется развитой мышечной выстилкой в самой ножке (Trueman,

Wong, 1987). Однако у беззамковых брахиопод есть множество косых мышц, управляющих движениями створок друг относительно друга, что нехарактерно для замковых (Bulman, 1939; Williams et al., 1997a). Так, у лингулиформных брахиопод количество отдельных косых мышц может достигать до четырёх пар (Bulman, 1939), у кранииформных их две пары: латеральные и внутренние (Blochmann, 1892; Bulman, 1939; Robinson, 2014). Кроме того, у беззамковых брахиопод есть дополнительные аддукторы сзади – один медиальный у лингулид (Bulman, 1939; Нуман, 1959) и два латеральных у краниид (Blochmann, 1892; Robinson, 2014). Интересно, что единственный задний аддуктор *Lingula* (он же умбональная мышца – Bulman, 1939) расположен не строго медиально, а слегка левее сагиттальной плоскости (Bulman, 1939; Нуман, 1959). Некоторые исследователи предполагают для задних аддукторов кранииформных (Thompson, 1927; Bulman, 1939) и лингулиформных (Blochmann, 1900) брахиопод функцию дидукторов. Передние аддукторы также есть у всех изученных беззамковых брахиопод (Bulman, 1939); на основании их расположения и строения (а именно наличия гладкой и поперечнополосатой части) предполагается их гомология единственной паре аддукторов замковых (Rudwick, 1970). Мускулатура кранииформных брахиопод дополнительно осложнена множеством мышц, связанных с лофофором: это брахиальные мышцы (разрастание выстилки малых синусов лофофора – Blochmann, 1892), протракторы, ретракторы и элеваторы лофофора (Joubin, 1886; Blochmann, 1892). Также в мускулатуре кранииформных брахиопод в задней части туловищного целома присутствует единственная непарная мышца, называемая поднимателем ануса (Blochmann, 1892) или, по расположению, непарная медиальная мышца (Williams et al., 1997b; Robinson, 2014). У компетентных личинок и у ювенилей лингулиформных (Santagata, 2011) и кранииформных (Altenburger, Wanninger, 2010) описываются также ретракторы мантии и кольцевая мантийная мышца. Блохманн, помимо того, описывает миоэпителиальную выстилку мантийных синусов (Blochmann, 1892), которая, подобно мантийной мускулатуре

замковых брахиопод, служит для выведения гамет из мантийных синусов в основную часть перивисцерального целома (Blochmann, 1892; Ратновская, 2022).

В связи с таким разнообразием в строении мускулатуры у представителей трёх подтипов брахиопод, серьёзным вызовом для исследователей является установление гомологий между различными мышцами. Попытки установить гомологию в основном предпринимаются в отношении мускулатуры беззамковых брахиопод – кранииформных и лингулиформных, по-видимому из-за того, что они схожи по отсутствию замка и характеру движения створок. Установлению гомологий между мышцами беззамковых и замковых в литературе уделяется довольно мало внимания; стоит отметить, однако, гомологизацию дидукторов замковых брахиопод верхним косым мышцам краниид, выведенную через филогенетический ряд на основе изучения отпечатков мускулатуры в близких краниидам вымерших отрядах (Gorjansky, Rorov, 1986). Кроме того, как уже было отмечено выше, передние аддукторы беззамковых брахиопод, по-видимому, гомологичным аддукторам замковых (Rudwick, 1970). Некоторые соображения различных авторов относительно гомологий между мышцами *Linguliformea* и *Craniiformea* приведены в Таблице 2, показывающей, среди прочего, степень неизученности и запутанности данной проблемы.

Стоит отметить существенное расхождение в терминологии, используемой для описания мышечной системы беззамковых, особенно кранииформных брахиопод (Joubin, 1886; Blochmann, 1892; Vulman, 1939; Robinson, 2014, 2018). Различия в терминологии приведены в Таблице 3.

Как уже было отмечено в разделе 2.3.1, мышцы, связанные с раковиной, оставляют так называемые мышечные отпечатки на раковине. Считается, что появление отпечатков связано с изменением характера секреции вторичного слоя раковины в местах прикрепления мышц (Williams et al., 1997a, b). Мышечные отпечатки имеют большое значение в установлении филогении

брахиопод (Горянский, Попов, 1985; Gorjansky, Popov, 1986; Williams et al., 1997) и в таксономических работах (Rosenkrantz, 1964; Lee, Brunton, 1986; Smirnova, 1997). Показано, однако, что расположение и форма мышечных отпечатков могут значительно различаться даже в пределах одного рода (Robinson, 2014, 2018). В литературе также есть некоторая полемика относительно так называемых глубоких мышечных отпечатков (deep muscle scars): отмечается, что морфология их такова, что они едва ли могут служить настоящими местами прикрепления мускулатуры (Robinson, 2018).

Craniida	Discinida	Lingulida
передние аддукторы	передние аддукторы	передние аддукторы (центральные мышцы)
задние аддукторы	задние аддукторы	задний аддуктор (умбональная мышца)
внутренние косые	внутренние косые	внутренние косые
внутренние косые	задние косые	наружные косые
внутренние косые	задние косые	передние латеральные косые
внутренние косые	задние	трансмедианные косые
наружные косые	?	?
ретракторы или элеваторы рук?	ретракторы рук	?
протракторы рук	-	-
элеватор акуса	?	?

Таблица 2. Предполагаемые гомологии между различными мышцами туловищного целома разных отрядов современных беззамковых брахиопод (по Blochmann, 1892, 1900; Bulman, 1939; Williams et al., 1997a, б).

Ультраструктура мышечной системы брахиопод изучена очень слабо. Имеется всего лишь несколько работ, посвящённых ультраструктуре аддукторов и дидукторов (Winkleman, 1976; Eshleman et al., 1982; Kuga,

Matsuno, 1988). Так, на ультраструктурном и биохимическом уровне было показано присутствие в аддукторах и дидукторах изученных брахиопод параамиозина в различном соотношении с миозином (Winkleman, 1976; Eshleman et al., 1982; Kuga, Matsuno, 1988). Параамиозин является специфическим белком мускулатуры различных беспозвоночных (Winkleman, 1976); его повышенное содержание по сравнению с миозином является признаком гладких, медленных мышц (Eshleman et al., 1982; Kuga, Matsuno, 1988; Kuzmina, Temereva, 2021a). На вскрытиях быстрая (поперечнополосатая) часть передних аддукторов выглядит менее тёмной и плотной, чем медленная (гладкая) часть (Kuga, Matsuno, 1988; Robinson, 2014). Считается, что поперечнополосатая мускулатура у брахиопод развита только в передних аддукторах и в мышцах, связанных с лофофором (Kuga, Matsuno, 1988; James et al., 1992).

Весьма спорным вопросом является механизм раскрытия створок у кранииформных и лингулиформных брахиопод, в связи с отсутствием у них замкового скрепления створок и мышц-дидукторов. Для лингулиформных брахиопод предполагается раскрытие створок за счёт работы гидроскелета (Gutmann et al., 1978; Trueman, Wong, 1987): благодаря сокращению продольных мышц стенки перивисцерального целома целом сжимается в передне-заднем направлении; при этом, сохраняя свой объём, он не может расшириться в латеральные стороны из-за наличия латеральных мезентериев (Gutmann et al., 1978), и расширяется дорсовентрально, выталкивая дорсальную створку вверх (Gutmann et al., 1978; Trueman, Wong, 1987). Относительно механизма раскрытия створок у кранииформных брахиопод есть различные мнения. Согласно одной точке зрения, никакого специального мышечного механизма для раскрытия створок не существует, и створки поддерживаются в раскрытом состоянии благодаря упругости расслабленных аддукторов, подобно тому, как створки раковины двустворчатых моллюсков раскрываются за счёт упругости лигамента (Rudwick, 1970), или по крайней

мере поддерживаются в раскрытом состоянии за счёт этого (Robinson, 2014). Согласно другой гипотезе, функцию дидукторов у кранииформных брахиопод выполняют в действительности задние аддукторы (Thompson, 1927; Bulman, 1939). Также есть гипотеза о том, что раскрытие створок у кранииформных брахиопод происходит гидравлическим путём, подобно лингулиформным брахиоподам, несмотря на отсутствие у краниид выраженных продольных мышц стенки тела (Gorjansky, Popov, 1985; Williams et al., 1997a; Robinson, 2014), притом в некоторых случаях выталкивание створок приписывается расширению перивисцерального целома (Gorjansky, Popov, 1986; Williams et

	Joubin, 1886	Blochmann, 1892	Bulman, 1939	Williams et al., 1997a, б	Robinson, 2014, 2018
1	брахиальные протракторы	брахиальные протракторы	брахиальные протракторы	брахиальные протракторы	малые передние
2	-	брахиальная	-	брахиальная	брахиальная
3	передние аддукторы (латеральные части)	брахиальные элеваторы	-	брахиальные элеваторы	передние аддукторы (передние части)
4	брахиальные ретракторы	*брахиальные ретракторы	*брахиальные ретракторы	брахиальные ретракторы	*(имя не определено)
5	передние аддукторы (медиальные части)	передние оккюзоры	передние аддукторы	передние аддукторы	передние аддукторы (задние части)
6	протракторы дорсальной створки	верхние косые	внутренние косые	внутренние косые	внутренние косые
7	мышцы стенки тела	нижние косые	латеральные косые	латеральные косые	латеральные косые
8	задние аддукторы	задние оккюзоры	задние аддукторы	задние аддукторы	задние аддукторы
9	задняя медиальная	элеватор ануса	непарная медиальная	непарная медиальная (элеватор ануса)	непарная медиальная

Таблица 3. Сопоставление названий мышц в основных литературных источниках по мускулатуре Craniida. Символьные обозначения: “-“ означает, что мышца не упомянута в соответствующем исследовании; “*” означает, что авторы упоминают приведённое название как сомнительное или сомневаются в существовании соответствующей мышцы.

al., 1997a), а в других случаях – перизофагеального (Robinson, 2014). Наконец, есть точка зрения, согласно которой гидравлическое давление, выталкивающее дорсальную створку, создаётся у кранииформных брахиопод благодаря сокращению кольцевых мышц стенки тела, а не продольных (Joubin, 1886; Blochmann, 1892).

Мышечные отпечатки краниид описываются в различных работах на вымерших и современных представителей этого отряда (Rosenkrantz, 1964; Lee, Brunton, 1986; Smirnova, 1997; Robinson, 2018); зачастую их используют для составления диагнозов родов и видов (Rosenkrantz, 1964; Lee, Brunton, 1986; Smirnova, 1997), но не в качестве определятельных признаков. Обычно у краниид выражены, по крайней мере, отпечатки передних и задних аддукторов, латеральных косых мышц (Lee, Brunton, 1986; Smirnova, 1997), иногда – также отпечатки брахиальных протракторов и непарной медиальной мышцы (Robinson, 2018).

2.3.5. Нервная система

Организация нервной системы изучена у немногих видов брахиопод; несмотря на это, она вполне поддаётся сравнительному анализу, так как изученные виды относятся ко всем трём подтипам брахиопод – Rhynchonelliformea (Bemmelen, 1883), Craniiformea (Blochmann, 1892) и Linguliformea (Blochmann, 1900). Сведения о строении нервной системы брахиопод собраны в нескольких обзорных работах (Human, 1959; James et al., 1992; James, 1997; Williams et al., 1997a; Кузьмина, Мадисон, 2024). Ультраструктура и гистохимия нервов брахиопод изучена за последнее время в серии работ Темеревой и Кузьминой (Temereva, Tsitrin, 2015; Temereva, Kuzmina, 2017, 2021; Kuzmina, Temereva, 2021b; Temereva, 2020a, 2022).

Данные этих работ по большей части относятся к нервной системе лофофора (включая щупальца), не затрагивая нервы туловища и мантии и, за одним исключением (Kuzmina, Temereva, 2021b), не рассматривая строение центральной нервной системы. Вопросы иннервации щупалец затрагиваются также в нескольких более старых работах (Hoover, 1986; Reed, Cloney, 1977; Reynolds, McCammon, 1977). Некоторые данные по иннервации мантии представлены в работе Ратновской (Ратновская, 2022).

Центральная нервная система у ринхонеллиформных брахиопод представлена надглоточным и подглоточным ганглиями, соединёнными окологлоточными коннективами (Vermelen, 1883; James et al., 1992; Kuzmina, Temereva, 2021b), а у кранииформных и лингулиформных – только подглоточным ганглием, образующим околоклоточное нервное кольцо (Blochmann, 1892, 1900; James et al., 1992). Из всех беззамковых брахиопод наличие надглоточного ганглия отмечено только для ювенилей *N. anomala* (Temereva, 2020a); его исчезновение у взрослых особей объясняется «растяжением» и рассредоточением перикариев надглоточного ганглия по главным брахиальным нервам (Temereva, 2022). Стоит отметить, что подглоточный ганглий брахиопод не является ганглием (Temereva, 2022) в смысле общепринятого определения этого термина (Richter et al., 2010) (У кранииформных и ринхонеллиформных брахиопод подглоточный ганглий представляет собой парное образование, связанное подглоточными комиссурами (Blochmann, 1892; Kuzmina, Temereva, 2021b). У кранииформных брахиопод подглоточные ганглии сильно разрастаются, примерно до середины туловища (Blochmann, 1892), и представляют собой, по сути, нервные стволы. Гомологи надглоточного ганглия (и главных брахиальных нервов, которые являются его производными) известны также у форонид (Temereva, Malakhov, 2009; Temereva, Tsitrin, 2015) и мшанок (Weber et al., 2014; Temereva, Tsitrin, 2015) в виде дорсального нервного плексуса и церебрального ганглия, соответственно.

У всех изученных брахиопод от надглоточного ганглия (если он имеется) отходят главные нервы лофофора, идущие вдоль брахиальной складки (Vermelen, 1883; James et al., 1992; Kuzmina, Temereva, 2021b), а в случае отсутствия надглоточного ганглия главные нервы лофофора считаются его гомологами (Blochmann, 1900; Kuzmina, Temereva, 2021b; Temereva, 2022). Добавочные, вторичные добавочные и нижние нервы лофофора отходят обычно от окологлоточных коннектив или окологлоточного нервного кольца (Vermelen, 1883; Blochmann, 1892; Kuzmina, Temereva, 2021b); у ринхонеллиформных брахиопод нижние нервы отходят от подглоточного ганглия (Temereva, 2022). Помимо этого, от подглоточного ганглия, который является наиболее крупным нервным центром у всех брахиопод (Kuzmina, Temereva, 2021b), отходит по паре нервов в туловище и в каждый листок мантии (Vermelen, 1883; Blochmann, 1892, 1900). У кранииформных брахиопод основные туловищные нервы представлены нервами двух пар аддукторов (как минимум передних – через так называемые «нервные пластинки», *Nervenplatte* – по Blochmann, 1892). Интересно, что в «Трактате о палеонтологии беспозвоночных» (Williams et al., 1997a) указывается отхождение главных брахиальных нервов также от подглоточного ганглия, а не от надглоточного; учитывая, что данный факт не встречается более нигде, следует признать в нём опечатку. Главные и добавочные брахиальные нервы беззамковых брахиопод связаны друг другом поперечными нервами, проходящими в толще соединительной ткани рук лофофора (Temereva, Tsitrin, 2015; Temereva, 2022). У замковых брахиопод также есть поперечные нервы, но они идут непосредственно к вторичному добавочному нерву, минуя добавочный нерв (Temereva, Kuzmina, 2017; Кузьмина, Мадисон, 2024). Вторичные добавочные нервы, проходящие между двумя рядами щупалец, имеются у ринхонеллиформных и кранииформных брахиопод (Temereva, Kuzmina, 2017, 2021; Temereva, 2022). Интересно, что Блохманн описывает у краниид нерв, по расположению соответствующий второму добавочному, при этом обозначая его как просто добавочный (Blochmann, 1892); настоящего

добавочного нерва он, по всей видимости, не обнаружил. У лингулиформных (Blochmann, 1900; Santagata, 2011), ринхонеллифомных (Ратновская, 2022) брахиопод, а также у личинок (Altenburger, Wanninger, 2010) и ювенилей (Temereva, 2020a) *N. anomala*, мантийные нервы, заходя в мантию, разветвляются и вливаются в маргинальный (или кольцевой, краевой) мантийный нерв. У взрослых кранииформных брахиопод маргинальный мантийный нерв отсутствует в связи с отсутствием чувствительных щетинок (James et al., 1992), притом у ювенильных особей, сравнительно недавно утративших личиночные щетинки, маргинальный нерв мантии ещё присутствует (Temereva, 2020a), и, кроме того, существуют нервные отростки, подходящие к цекумам (Temereva, 2020a).

Гомологи добавочных брахиальных нервов, проходящих с фронтальной стороны от щупалец, в брахиальной бороздке (Blochmann, 1892; Temereva, Tsitrin, 2015; Temereva, Kuzmina, 2017; Temereva, 2020a, 2022) есть также у ювенилей форонид (Temereva, Tsitrin, 2014, 2015) в виде малого нервного кольца (minor nerve ring) и у мшанок в виде циркуморального нервного кольца (Weber et al., 2014; Temereva, Tsitrin, 2015). Отмечается, что по характеру добавочного брахиального нерва ринхонеллиформные брахиоподы ближе к форонидам (Temereva, Kuzmina, 2017), у которых малое нервное кольцо выражено слабо и только у ювенилей (Temereva, Tsitrin, 2014), а лингулиформные и кранииформные брахиоподы – к мшанкам (Temereva, Kuzmina, 2017), у которых отмечается хорошо выраженное циркуморальное нервное кольцо (Weber et al., 2014). Гомологи нижних брахиальных нервов, проходящих с абфронтальной стороны щупалец (Temereva, Tsitrin, 2015; Temereva, Kuzmina, 2017, 2021) или с задней стороны рук лофофора (Blochmann, 1892; Temereva, 2022), есть у форонид – это главные щупальцевые нервы (Temereva, Malakhov, 2009; Temereva, Tsitrin, 2015). По характеру нижних нервов и их гомологов замковые брахиоподы также больше схожи с форонидами, у которых главные щупальцевые нервы, хорошо заметны, в

отличие от беззамковых брахиопод, у которых нижний нерв развит в меньшей степени (Temereva, Kuzmina, 2017). Возникновение у брахиопод второго добавочного брахиального нерва, отсутствующего у форонид и мшанок, объясняется формированием двойного ряда щупалец (Temereva, 2022) на стадии шизолофного лофофора и последующих (Kuzmina, Temereva, 2019).

Все нервы и нервные центры брахиопод занимают преимущественно базиэпидермальное положение (Williams et al., 1997a), хотя и могут давать отростки в подлежащую соединительную ткань (Blochmann, 1892; Temereva, 2022), а также в целомическую выстилку каналов щупалец в виде перитонеальных нейритов (Temereva, Tsitrin, 2015; Temereva, Kuzmina, 2017, 2021; Kuzmina et al., 2019). Перитонеальные нейриты в целомической выстилке щупалец отмечены у всех Lophophorata и являются во всех случаях гомологичными структурами (Temereva, Malakhov, 2009; Temereva, Tsitrin, 2014, 2015; Temereva, Kosevich, 2018; Temereva, 2017a, b, 2022; Temereva, Kuzmina, 2017, 2021; Kuzmina et al., 2019). Обнаружена также нервная сеть с глиальными клетками в соединительной ткани, окружающей пищеварительный тракт (Williams et al., 1997a).

Судя по литературным источникам, во всей нервной системе наибольшую вариабельность показывает иннервация лофофора, в том числе щупалец; не исключено, что такое впечатление создаётся из-за наибольшей изученности иннервации лофофора в сравнении с иннервацией туловища. Основные отличия в иннервации лофофора между четырьмя из пяти отрядов отображены в Таблице 4 (подробные работы по иннервации лофофора в отряде Discinida не найдены). Особенно вариабельна иннервация щупалец (Таблица 4); кроме того, у разных брахиопод сильно различается количество щупальцевых нервов (Temereva, Tsitrin, 2015; Temereva, Kuzmina, 2017, 2021; Temereva, 2022). Сложная организация иннервации щупалец связывается с сильной специализацией различных зон щупалец, выраженной больше, чем в других типах Lophophorata (Temereva, Kuzmina, 2021). Нервная система теребратулид

с плектолофным лофофором дополнительно усложнена в связи с наличием медиальной руки и сложной морфологией латеральных рук (Temereva, Kuzmina, 2021). Интересным являются упоминания внешнего брахиального нерва беззамковых брахиопод у Блохманна (Blochmann, 1892, 1900), более нигде в литературе (кроме обзорной) не встречающиеся. В ряду Lingulida – Craniida – Rhynchonellida – Terebratulida следует отметить тенденцию к усилению в иннервации щупалец роли нижнего нерва и ослаблению роли добавочного нерва (Temereva, Kuzmina, 2017, 2021), который у Terebratulida редуцирован совсем (Temereva, Kuzmina, 2021). Кроме того, у Lingulida отсутствует как единое образование вторичный добавочный нерв, однако отмечены межщупальцевые нейриты, по-видимому, гомологичные вторичному добавочному нерву и выполняющие схожую роль в иннервации щупалец (Temereva, Tsitrin, 2015; Temereva, Kuzmina, 2017; Temereva, 2022). Таким образом, в литературе есть достаточно информации, чтобы сравнивать различные отряды брахиопод по иннервации лофофора; отмечается, впрочем, что исходный «паттерн» иннервации установить затруднительно в связи с неразрешённой филогенией брахиопод (Temereva, Kuzmina, 2017). Использовать иннервацию в филогенетическом анализе современных брахиопод возможно, как продемонстрировано в работе Темеревой (Temereva, 2022), однако такой филогенетический анализ осложнён неясностью полярности и филогенетического значения многих признаков (Temereva, 2022).

Информация по ультраструктуре нервной системы брахиопод ограничена работами по центральной нервной системе (Kuzmina, Temereva, 2021b) и нервам лофофора и щупалец (Temereva, Tsitrin, 2015; Temereva, Kuzmina, 2017, 2021). Показано, что крупные нервные образования брахиопод, такие как главный брахиальный нерв (Temereva, Tsitrin, 2015; Temereva, Kuzmina, 2017, 2021) и подглоточный ганглий (Kuzmina, Temereva, 2021b) представляют собой стратифицированный нейроэпидермис следующего строения:

1) апикальный слой образован эпидермальными клетками, в том числе телами так называемой радиальной глии (Chanas-Sacre et al., 2000; Mashanov et al., 2015; Temereva, Kuzmina, 2021), которые крепятся к базальной пластинке отростками, заполненными тонофибриллами (промежуточными филаментами, образующими плотные пучки и связанными апикально с микроворсинками, а базально – с базальной пластинкой посредством гемидесмосом);

2) средний слой образован перикариями и, в отдельных случаях, простыми глиальными клетками (Temereva, Tsitrin, 2015);

3) базальный слой образован нейропилем (Kuzmina, Temereva, 2021b) с нервными отростками, окружёнными отростками глиальных клеток (Temereva, Tsitrin, 2015).

Признак	Lingulida	Craniida	Rhynchonellida	Terebratulida
Главный нерв	Развит	Развит	Развит	Развит
Добавочный нерв	Развит	Развит	Выражен слабо	Не выражен
Второй добавочный нерв	Неоформленны й	Развит	Развит	Развит
Нижний нерв	Неоформленны й (нервная сеть)	Развит	Развит	Развит
Фронтальные нервы внутренних щупалец	От добавочного нерва	От добавочног о нерва	От главного нерва через поперечные	От главного нерва через поперечные
Латеральные нервы внутренних щупалец	От добавочного нерва	От вторичного добавочног о нерва	От вторичного добавочного нерва	От вторичного добавочного нерва
Абфронтальные нервы внутренних щупалец	От междушупальцев ых нервов	От второго добавочног о нерва	От второго добавочного нерва	От второго добавочонго нерва

Фронтальные нервы наружных щупалец	От добавочного нерва	От второго добавочного нерва	От второго добавочного нерва	От второго добавочного нерва
Латеральные нервы наружных щупалец	От добавочного нерва	От второго добавочного нерва	От второго добавочного нерва	От второго добавочного нерва
Латерабфронтальные нервы наружных щупалец	Не выражены	От дополнительного нижнего нерва	От нижнего нерва	От нижнего нерва
Абфронтальные нервы наружных щупалец	От нижнего нерва	От дополнительного нижнего нерва	От нижнего нерва	От нижнего нерва

Таблица 4. Сравнение иннервации лофофора и щупалец у *Lingulida*, *Craniida*, *Rhynchonellida* и *Terebratulida* (по данным Temereva, Tsitrin, 2015; Temereva, Kuzmina, 2017, 2021; Temereva, 2022).

Наличие радиальной глии, окружающей тела и отростки нейронов в среднем и базальном ярусах нейроэпидермиса является плезиоморфным признаком билатерий (Helm et al., 2017). Среди *Lophophorata* радиальная глия, помимо брахиопод, отмечается у форонид (Temereva, Malakhov, 2009), а кроме *Lophophorata* – у иглокожих (Mashanov et al., 2015), приапулид (Helm et al., 2017), немертин (Beckers et al., 2018) и аннелид (Beckers et al., 2019a, b).

Надглоточный ганглий ринхонеллиформных брахиопод образован простым (нестратифицированным) нейроэпидермисом, в котором нервные клетки непосредственно контактируют с мантийной полостью своими апикальными сторонами (Kuzmina, Temereva, 2021b). Такая организация нервного центра считается примитивной среди *Metazoa* (Kuzmina, Temereva, 2021b).

Большинство нервов брахиопод являются смешанными – они содержат в себе как перикарии и отростки сенсорных нейронов, отличимых по электронно-плотной цитоплазме и меньшему диаметру, так и перикарии и отростки моторных нейронов, отличимых по электронно-светлой цитоплазме и большему диаметру (Temereva, Kuzmina, 2021). Отмечается примитивность такой организации нервов среди билатерально-симметричных животных (Temereva, Kuzmina, 2021).

Сенсорные структуры у брахиопод представленыстатоцистами, расположенными на латеральных мезентериях (Blochmann, 1900; Yatsu, 1902) и щетинками (Rudwick, 1970; Stricker, Reed, 1985), щетинконосные мешки которых, по-видимому, связаны с маргинальным мантийным нервом, хотя отростки этого нерва напрямую к щетинконосным мешкам не подходят, и механическое воздействие на щетинки передаётся к отросткам сенсорных нервов через соединительную ткань мантии (Williams et al., 1997a). По более поздним данным, у щетинконосных мешков личинок теребратулид (Lüter, 2007) и взрослых ринхонеллид (Ратновская, 2022) есть воротничковые рецепторы, отмеченные также в щупальцах брахиопод (Kuzmina, Temereva, 2024a). Предполагается, что маргинальный мантийный нерв посылает сигнал к аддукторам для закрытия створок (Williams et al., 1997a). Щетинки отсутствуют у Craniida и Thecideida (James et al., 1992). Предполагается также сенсорная функция для ресничек (Gilmour, 1981; Hoverd, 1986) и микроворсинок (James et al., 1992). В литературе отмечен также теневой рефлекс (Williams et al., 1997a), но природа его не вполне ясна.

3. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

3.1. Сбор материала

Шестьдесят взрослых особей *N. anomala* были собраны в Северном море (60°20'14"N 5°11'42"E) близ биостанции Эспегренн (Espesgrend) Бергенского университета (Норвегия) путём траления с каменистого субстрата на глубине около 40 м. Сбор осуществляли в мае 2019 года, сентябре 2019 года и октябре 2022 года (Таблица 5). В первом случае сбор материала и последующая фиксация осуществлялись автором диссертации совместно с Н.Е. Будаевой (Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Бергенский университет) и Е.Н. Темеревой, во втором и третьем случаях материал был собран и зафиксирован Н.Н. Римской-Корсаковой (Биологический факультет МГУ им. М.В. Ломоносова, Йенский университет им. Ф. Шиллера). Кроме того, предварительное ознакомление с особенностями строения *N. anomala* проводилось на материале, собранном в мае 1980 года в ходе рейса №90 НИС «Академик Ковалевский» на банке Тофиньо (Тофиño) в Средиземном море в 50 км от береговой линии Марокко (35°33'00''N; 3°46'36''W, глубина около 100 м) и зафиксированном в 4% формалине.

3.2. Методы исследования

3.2.1. Фиксация, постфиксация, декальцинация и мацерация материала

Североморский материал был зафиксирован как в 2,5% глутаровом альдегиде на 0,05М какодилатном буфере, так и в 1% параформальдегиде (PFA) на 0,1М фосфатном буфере. Осмолярность фиксаторов доводили до соответствующей морской воде с помощью хлорида натрия. Несколько взрослых особей были зафиксированы в 96% этаноле, так как изначально предназначались для молекулярных работ (выделения и анализа ДНК). Перед фиксацией проводили расслабление животных в 3,5% растворе хлориде магния в фильтрованной морской воде.



Рисунок 1. Сбор материала. А – процесс траления на каменистом грунте; В – субстрат, на котором обитают *N. anomala*.

Поскольку *N. anomala* при жизни цементируются вентральной створкой к субстрату и механически отделить их от субстрата с сохранением целостности вентральной створки не представляется возможным, вентральную створку в большинстве случаев удаляли на этапе фиксации. Примерно в половине случаев при этом не удавалось сохранить и вентральный листок мантии, но предпринимались усилия для того, чтобы прилежащие внутренние структуры оставались неповреждёнными. В дальнейшем данная проблема была решена использованием в работе особей, прикрепившимся к фрагментам раковин двустворчатых моллюсков (битой «ракуше»); при таком подходе удаётся декальцинировать створки раковины *N. anomala* вместе с субстратом.

После фиксации в течение 1-2 недель большая часть материала после отмывки была перенесена на хранение в 0,05М какодилатный буфер; в отдельных случаях материал переносили сразу в 70% этанол через восходящую проводку по спиртам. Материал, зафиксированный в 96% этаноле, хранился в 96% этаноле.

Для изучения методами трансмиссионной электронной микроскопии (ТЭМ) и компьютерной микротомографии (μСТ) материал был постфиксирован 1% раствором тетроксидом осмия на 0,05М какодилатном буфере (с учётом осмолярности раствора) в течение 3 часов при комнатной температуре. После этого следовала отмывка в дистиллированной воде (3-4 смены по 15 минут). В большинстве случаев такой же протокол постфиксации использовали и при подготовке материала к сканирующей электронной микроскопии (СЭМ); в ряде случаев постфиксация для СЭМ не проводилась. Материал, использованный для проведения компьютерной томографии, контрастировали тетраоксидом осмия по той же методике.

Для изучения материала гистологическими методами постфиксацию чаще всего не проводили. Однако для получения более качественного окрашивания материал, зафиксированный 96% этанолом, прошёл дополнительный этап фиксации в жидкости Буэна в течение 1 сут при

комнатной температуре (при этом, за счёт наличия в жидкости Буэна пикриновой и уксусной кислот, удалось отчасти и декальцинировать раковины). После этого в течение 4 часов проводили отмывку материала в 70% этаноле. Кроме того, для исследований гистологическими методами использовали материал, зафиксированный параформальдегидом.

Для декальцинации раковин использовали несколько методов. На начальных этапах работы декальцинацию проводили в 7% азотной кислоте в течение 4 часов, однако этот метод впоследствии показал недостаточную сохранность тканей. В дальнейшем для декальцинации использовали 5-7% динатриевая соль ЭДТА (рН от 7,2 до 7,4, доводится 1М гидроксидом натрия, показатель рН проверяли грубо – индикаторной бумагой, и более точно – рН-метром). Выдержка декальцинируемого материала в данном растворе при комнатной температуре составляла от 2 до 4 суток в зависимости от размеров раковин, концентрации декальцинирующего объекта и в особенности от наличия/отсутствия субстрата в виде фрагментов раковин двустворчатых моллюсков. После декальцинации материал отмывали в дистиллированной воде (5-6 смен в течение 2-3 часов).

Для мацерации мягких тканей с целью изучения мышечных отпечатков на створках раковины использовали 5% раствор гипохлорита натрия (разбавленная «Белизна»). Мацерацию проводили в течение 30 минут при комнатной температуре, после чего нерастворённые остатки мягких тканей удалялись механически препаровальной иглой (при этом, по возможности, не задевалась поверхность раковины).

3.2.2. Вскрытие и фотографирование

Вскрытие мантийной полости проводили путём обрезания вентрального листка мантии ножницами и/или препаровальными иглами. Во многих случаях вентральный листок мантии оказывался ампутированным ещё на этапе фиксации материала, в связи с чем вскрытие мантийной полости не

требовалось. В связи с малым размером объектов, небольшим количеством материала и необходимостью сохранить прижизненное взаиморасположение внутренних органов дальнейшие этапы вскрытия не проводили. Всего для вскрытий было использовано четыре особи.

Фотографирование вскрытых образцов проводили с помощью стереомикроскопов Leica M165C с цифровой фотокамерой Leica DFC420 (Leica Microsystems GmbH, Германия) и Olympus SZX7 (Olympus Corporation, Япония) с цифровой фотокамерой E3CMOS12000KPA (Hangzhou Touptek Photonics Co., Ltd., КНР).

3.2.3. Микроскопическая техника и гистология

Для получения гистологических срезов декальцинированный материал проводили через восходящую проводку этанола, бутанола и ксилола и помещали в заливочную среду Paraplast Regular (Sigma Aldrich, США) по следующей методике: на первом этапе проводили пропитку в течение 2-3 часов при температуре 60°C в фарфоровых тигельках, на втором этапе проводили пропитку в течение 12 часов в тех же условиях, и на третьем этапе производили окончательную заливку в форму, изготовленную из пластиковых упаковочных ячеек или сложенную из бумаги и предварительно пропитанную парапластом (Валовая, Кавтарадзе, 1993). На всех этапах пропитку и заливку проводили либо вручную предварительно расплавленным в термостате парапластом, либо при помощи заливочного модуля Kedee KD-VM (Zhejiang Jinhua Kedee Instrumental Equipment Co. Ltd., КНР). В последнем случае для более равномерной заливки и предотвращения опускания объекта на дно формы использовали также охлаждающий модуль того же гистологического комплекса KD-VM, обеспечивающий охлаждение дна формы до -27°C. После остывания парапласта до комнатной температуры парапластовый блок с заключённым внутри объектом извлекали из формы, обрезали твёрдым лезвием (скребком для очистки стеклокерамики) до нужной формы и приклеивали к деревянному кубику-подставке.

Материал	Фиксация		Прижизненные фотографии	Вскрытия	ТЭМ	СЭМ	Гистология		μСТ	3D
	96°	GA					РФА	Гем-Эоз		
<i>Novoscrania apomata</i> , Эспегренн, май 2019	0	11	9	2	6	2 (+5 дорсальных створок)	2 (поперечные) + 2 (сагиттальные)	0	0	2
<i>Novoscrania apomata</i> , Эспегренн, сентябрь 2019	6	9	11	0	2	1	0 (поперечные)	2	0	0
<i>Novoscrania apomata</i> , Эспегренн, октябрь 2022	0	7	7	0	6	2	2 (поперечные)	0	3	2

Таблица 5. Материал, использованный в работе, методы фиксации и исследования. Условные сокращения: GA – глутаровый альдегид, РФА – параформальдегид, 96° – 96% этанол, μСТ – компьютерная рентгеновская микрофотография, Гем-Эоз – окраска гистологических срезов гематоксилином и эозином, СЭМ – сканирующая электронная микроскопия, ТЭМ – трансмиссионная электронная микроскопия.

Гистологическую резку проводили на ротационных микротоммах Leica RM2125 (Leica Microsystems GmbH, Германия) и Kedee KD-2268 (Zhejiang Jinhua Kedee Instrumental Equipment Co. Ltd., КНР). Срезы толщиной 5-7 мкм переносили на предметные стёкла, залитые дистиллированной водой. Для лучшей адгезии срезов стекла были предварительно обработаны раствором яичного белка в глицерине (с добавлением азида натрия с целью предотвращения гниения). Высушивание срезов проводили на нагревательном столике при температуре 37-40°C. Различные артефакты резки отмечали в лабораторном журнале. Всего было получено восемь полных серий гистологических срезов (Таблица 5), из которых шесть – в поперечной и две – в продольной (параллельной сагиттальной) плоскостях).

Для окрашивания гистологических срезов в различных целях применяли два различных протокола.

В большинстве случаев (шесть серий из восьми) срезы окрашивали гематоксилином-эозином. Для этого срезы после нисходящей проводки, состоящей из ксилола, бутанола-1, этанола постепенно уменьшающейся концентрации и дистиллированной воды, помещали на 3-4 минут в водный раствор гематоксилина Караччи, после чего дифференцировали в течение 20-30 секунд в холодной водопроводной воде, довели в восходящей проводке до 70% этанола и помещали в 1% раствор эозина на 96% этаноле на 40-50 секунд, после чего проводили до ксилола для окончательного обезвоживания.

Для двух серий поперечных срезов применяли метод трёхцветной окраски по Маллори (Валовая, Кавтарадзе, 1993). Для этого после стандартной восходящей проводки срезы последовательно помещали в 0,1% раствор кислого фуксина на 1,5-2 минуты, 3-4 минуты в 1% раствор фосфорномолибденовой кислоты и на 2 минуты в основной раствор, содержащий 0,5% анилинового синего, 2% оранжа G и 2% щавелевой кислоты (между этапами окраски стекла со срезами быстро споласкивались в дистиллированной воде), после чего проводили вместо стандартной восходящей проводки

дифференцировку сразу в 96% этаноле в течение 1 минуты и дальнейшую восходящую проводку до ксилола для обезвоживания.

Заклучение препаратов проводили раствором канадского бальзама в ксилоле; срезы, покрытые канадским бальзамом, накрывали стандартными покровными стёклами прямоугольной формы и выдерживали при комнатной температуре в течение пяти дней до полного застывания бальзама.

3.2.4. Трансмиссионная электронная микроскопия (ТЭМ)

Для проведения исследований методом трансмиссионной электронной микроскопии (ТЭМ) осмированные экземпляры были проведены по восходящей проводке этанола и пропанола-2 и заключены в эпоксидные смолы Embed-812 или Spurr в силиконовых формах (через промежуточные смеси пропанола-2 со смолой). Вся проводка и пропитка смолой занимает суммарно 1 день (подробнее см. Приложение III). Смоляные блоки застывали в термостате при температуре 60°C в течение трёх суток.

Смоляные блоки обрабатывали надфилями и бритвенными лезвиями Gillette для придания подходящей для ультратомирования формы. Далее на ультрамикротоммах Leica UC-6, Leica UC-7 (Leica Microsystems GmbH, Германия) и LKB V (LKB-Produkter AB, Швеция) изготавливали полутонкие срезы (толщиной 800-1000 нм); изготовлена в том числе одна полная серия полутонких поперечных срезов лофофора. Полутонкие срезы использовали в первую очередь для ориентации в объекте на этапе резки и при дальнейшем изучении ультратонких срезов.

Для ультратонкой резки предварительно изготавливали подложки, основанные на тонкой формваровой плёнке в специальных «окошках»-блендах из меди (подробнее см. Приложение II). Ультратонкие срезы (толщиной 50-100 нм) были получены на ультратомах Leica UC-6 и Leica UC-7. Всего для получения полутонких и ультратонких срезов было использовано четырнадцать особей (Таблица 5).

Перед изучением ультратонких срезов методом ТЭМ срезы контрастировали последовательно 1% раствором ацетата уранила в 5% этаноле (30 минут при 37°C) и 0,4% раствором цитрата свинца в подщелочённой дистиллированной воде (10 минут при комнатной температуре). В некоторых случаях срезы изучали на ТЭМ без контрастирования, с уменьшенным диаметром диафрагмы микроскопа.

Сеансы ТЭМ проводили на микроскопах JEOL JEM-1011 и JEOL JEM-1400 (JEOL Ltd., Япония) с ускоряющим напряжением на базе Межкафедральной лаборатории электронной микроскопии (МЛЭМ) биологического факультета МГУ и Центра коллективного пользования электронной микроскопии Института биологии внутренних вод РАН (ЦКПЭМ ИБВВ РАН; только JEM-1011). Изображения, полученные при увеличении 5000-10000 раз, в программе PTGui (New House Internet Services B.V., Нидерланды) монтировали в панорамы (от 2 до 203 снимков в одной панораме) для получения обзорного изображения с высоким разрешением; таким образом, метод ТЭМ был использован не только для выявления и описания ультраструктуры, но отчасти и для изучения тонких деталей гистологической структуры. Отдельные детали были сняты с увеличением до 80000 раз.

3.2.5. Сканирующая электронная микроскопия (СЭМ)

Методом сканирующей электронной микроскопии (СЭМ) изучали объекты, подготовленные различными способами: в основном прошедшие постфиксацию тетроксидом осмия, как и для ТЭМ, но также и объекты, дополнительно не постфиксированные.

В ряде случаев для сканирования поверхностей внутренних органов перед стандартным протоколом подготовки материала к СЭМ использовали предварительную гистологическую подготовку: материал заливали в парапластовые блоки так, как указано в разделе 3.2.3, дорезали на ротационном микротоме до нужного уровня, после чего парапластовые блоки

растворяли в ксилоле в течение 2 часов (для ускорения процесса часть парапласта перед этим обрезали лезвием). Такую подготовку проводили для получения ровных и неповреждённых «объёмных срезов», пригодных при этом к исследованию методом СЭМ, чего крайне затруднительно добиться, например, срезая часть мягкого тела образца лезвием или скальпелем.

Подготовку объекта непосредственно к СЭМ проводили по стандартной методике (Бисерова, 2013): материал проводили по восходящей проводке этанола и ацетона, и, после нескольких смен ацетона в течение 10-15 минут, высушивали в критической точке. Перед сеансами СЭМ материал наклеивали на специальные стальные столики электропроводным двусторонним скотчем и напыляли коллоидными палладием и платиной для создания электропроводности.

Сеансы СЭМ были проведены на микроскопах JEOL JSM-6380LA (JEOL Ltd., Япония) с ускоряющим напряжением 20 кВ и Quattro ESEM (Thermo Fisher Scientific, США) с ускоряющим напряжением 15 кВ в МЛЭМ биологического факультета МГУ. В основном были получены снимки отдельных структур на большом увеличении (более 1000 раз), но кроме того, были получены обзорные снимки на малых увеличениях и панорамных снимки в высоком разрешении (аналогично панорамным изображениям с ТЭМ, см. 3.2.4). Всего для сканирующей электронной микроскопии было использовано пять особей, а также пять отделённых дорсальных створок (Таблица 5).

3.2.6. Компьютерная микротомография (μ СТ)

Для компьютерной микротомографии использовали материал, предварительно осмированный по стандартной методике и высушенный в критической точке. Образцы, подготовленные таким образом, монтировали на сменный носик для дозатора с помощью лака для ногтей. Носик, в свою очередь, насаживали на специальный столик диаметром 5 мм (входит в

комплект рабочей станции микротомографа) и приклеивали к нему с помощью ортодонтического воска.

Рентгеновскую компьютерную микротомографию проводили в микротомографе SkyScan 1272 (Bruker Corporation, США/Бельгия). Всего было получено несколько съёмок с различными параметрами. Основная из них, использованная впоследствии для построения трёхмерной реконструкции, была получена с ускоряющим напряжением 39 кВ и силой тока 145 мкА, разрешение (размер вокселя) составило 1,5 мкм. Для того, чтобы по возможности избежать артефактов съёмки, связанных с несимметричностью объекта, развёртка сканирования составила полный оборот (360°). С тем, чтобы избежать артефактов, связанных с тряской объекта, было включено усреднение по пяти проекциям (averaging mode=5), а также режим «random movement»=30°.

Первичную обработку полученных рентгеновских проекций производили в программе NRecon (Bruker Corporation): в этой программе была настроена диаграмма плотности объекта, убраны незначительные кольцевые артефакты, задана область реконструкции и проведена реконструкция стэка, результатом которой стала «стопка» двухмерных изображений.

Полученные в результате реконструкции в NRecon файлы отсматривали в программе STVox для последующей корректировки параметров.

Ещё две томографические съёмки (с другими параметрами, в частности, большим напряжением и меньшей силой тока) не использовали для построения 3D-реконструкций непосредственно, однако они были использованы для сравнения при построении «основной» 3D-реконструкции для уточнения деталей некоторых структур.

3.2.7. Оцифровка и обработка данных

Гистологические и полутонкие срезы были сфотографированы при увеличении в 200 или 400 раз с помощью микроскопа Zeiss AxioPlan2 (Carl Zeiss AG, Германия), оснащённого цифровой фотокамерой AxioCam HRm, а также с помощью автоматизированной сканирующей системы («слайд-сканера») Olympus VS-120-S (Olympus Corporation, Япония) с цифровой фотокамерой Allied Vision Pike F-505C (Allied Vision Technologies GmbH, Германия).

Обработку серий фотографий гистологических и полутонких срезов проводили с помощью программы IrfanView (Ирфан Шкильян, Австрия). В частности, в этой программе проводили программное изменение цветовых настроек, формата файлов, добавление фона (для уравнивания линейных размеров файлов для дальнейшей работы в Imaris), массовое переименовывание файлов для удобства работы и для правильного распознавания стэка программами.

Обработку как фотографий срезов, так и изображений, полученных посредством ТЭМ и СЭМ, проводили в программе Photoshop версии 22.0 (Adobe, Inc., США). В данной программе проводили настройку контраста и яркости фотографий (целиком, без выделения отдельных структур), а в некоторых случаях также выделение цветом целевых структур на чёрно-белых изображениях. Размерные отрезки в большинстве случаев были получены на этапе съёмки с помощью соответствующих клиентских программ. В тех же случаях, когда это было невозможно, размерные отрезки добавлялись позже также в программе Photoshop по известным ориентирам (таким как линейные размеры объекта и разрешение кадра). В большинстве случаев размерные отрезки, полученные на этапе съёмки, заменяли на другие также в программе Photoshop для приведения их к единому стилю на всех иллюстрациях.

3.2.8. Трёхмерные реконструкции по сериям срезов и данным микротомографии

Для установления взаимного расположения различных органов, их морфологии и связи друг с другом, а также установления их функциональной активности использовали трёхмерные реконструкции. Для реконструкций были выбраны два метода – реконструкции по сериям срезов (в основном полутонких) и реконструкции по томографическим съёмкам. Это позволило объединить важные преимущества каждого из методов – большую разрешающую способность световой микроскопии с большей точностью и «гладкостью» томографической съёмки, – и взаимно компенсировать соответствующие недостатки. Несмотря на большую разницу в исходном загружаемом материале, 3D-реконструкции создавали по одинаковой методике.

Для построения 3D-реконструкций полученный набор графических данных (гистологических или томографических) для подготовки к реконструкции обрабатывали в программе IrfanView; при этом в случае томографических данных достаточно было равномерно сократить линейные размеры каждого изображения и соответствующим образом сократить набор данных по оси Z; эти приготовления нужны для того, чтобы не перегрузить оперативную память компьютера избыточным количеством данных, не являющихся необходимыми для качественной реконструкции. В случае гистологических данных, помимо того, требовалось перевести весь набор данных в градации серого, а затем выровнять «стопку» изображений в программе Amira версии 5.2.2. (Thermo Fisher Scientific, США).

Подготовку реконструкций при любой предшествующей методике осуществляли в программе Imaris версии 7.1.1. (Bitplane, Швейцария). Поскольку автоматическое построение поверхностей в данной программе возможно только по данным конфокальной микроскопии, создание реконструкций производили вручную: целевые структуры на большинстве

срезов выделяли в отдельных «слоях», а затем проводили построение поверхности с различными цветовыми настройками и различным параметром сглаживания. Полученные трёхмерные реконструкции сохраняли в различных ракурсах и сочетаниях в той же программе. Размерные линейки добавляли на полученные изображения, исходя из имеющихся размерных линеек на отдельных срезах, а в случае высушенных образцов, использовавшихся при микротомографии – с помощью непосредственных измерений с поправкой на сжатие от обезвоживания, принятой за 10%.

Парафиновые гистологические срезы были использованы для получения реконструкций на ранних стадиях работы и не входят в состав иллюстративного материала в рамках данной диссертации. Однако, некоторые данные, полученные посредством изучения гистологических срезов, учитывались при построении реконструкций по томографическим данным. Всего для построения трёхмерных реконструкций было использовано четыре особи (Таблица 5).

3.3. Терминология, принятая в работе

Терминология, используемая в настоящей работе, в основном повторяет терминологию, используемую в известных и наиболее цитируемых работах по брахиоподам (Hancock, 1859; Blochmann, 1892, 1900; Nyman, 1959; Williams et al., 1996, 1997). Часть терминологии заимствована из недавних более частных работ по современным брахиоподам (Nielsen, 1991; Cohen et al., 2003; Robinson, 2014; Kuzmina, Temereva, 2018 и др.).

Некоторая часть используемой терминологии является оригинальной и призвана устранить терминологические противоречия, имеющиеся в литературе; в особенной степени это касается названий мышц. Автор диссертации не настаивает на употреблении таких терминов; целью их введения является приглашение к дискуссии, в которой автор стоит на позиции физиологически-обоснованной терминологии.

4. РЕЗУЛЬТАТЫ

4.1. Внешняя морфология мягкого тела

Мягкое тело *N. anomala* заключено в двустворчатую раковину. Дорсальная створка полностью обызвествлена, тогда как вентральная створка, цементирующаяся к субстрату, характеризуется слабой или отсутствующей минерализацией. Тело состоит из следующих основных частей: 1) лофофор спиролофного типа, руки которого, проходя вперёд в латеральных сторонах мантийной полости, дистально закручиваются в спирали, направленные к дорсальной створке; 2) туловище, занимающее примерно половину объёма пространства внутри раковины; и 3) мантия, отходящая от туловища, подстилающая створки раковины (Рис. 2).

Стенка туловища относительно прозрачна, что позволяет уже при вскрытии мантийной полости разглядеть наиболее крупные органы, расположенные в полости туловища: передние и задние аддукторы, внутренние косые мышцы и пищеварительный тракт (Рис. 2).

Листки мантии также относительно прозрачны, что позволяет хорошо разглядеть лофофор, расположенный в мантийной полости; единственной непрозрачной частью являются мантийные синусы, заполненные гаметами (Рис. 2А).

Лофофор несёт двойной ряд щупалец, чередующихся в «шахматном» порядке: внутренний, ближний к брахиальной складке, и наружный, соответственно, дальше от брахиальной складки (Рис. 3А). Внутренние щупальца на фронтальной стороне (обращённой к брахиальной складке) несут небольшой гребень, по наружным щупальцам с фронтальной стороны проходит желобок (Рис. 3В,С). В области рта расположены четырнадцать околоротовых (оральных) щупалец, не дифференцированных на наружные и внутренние и обладающих простой морфологией без выраженных желобков либо гребней (Рис. 3D).

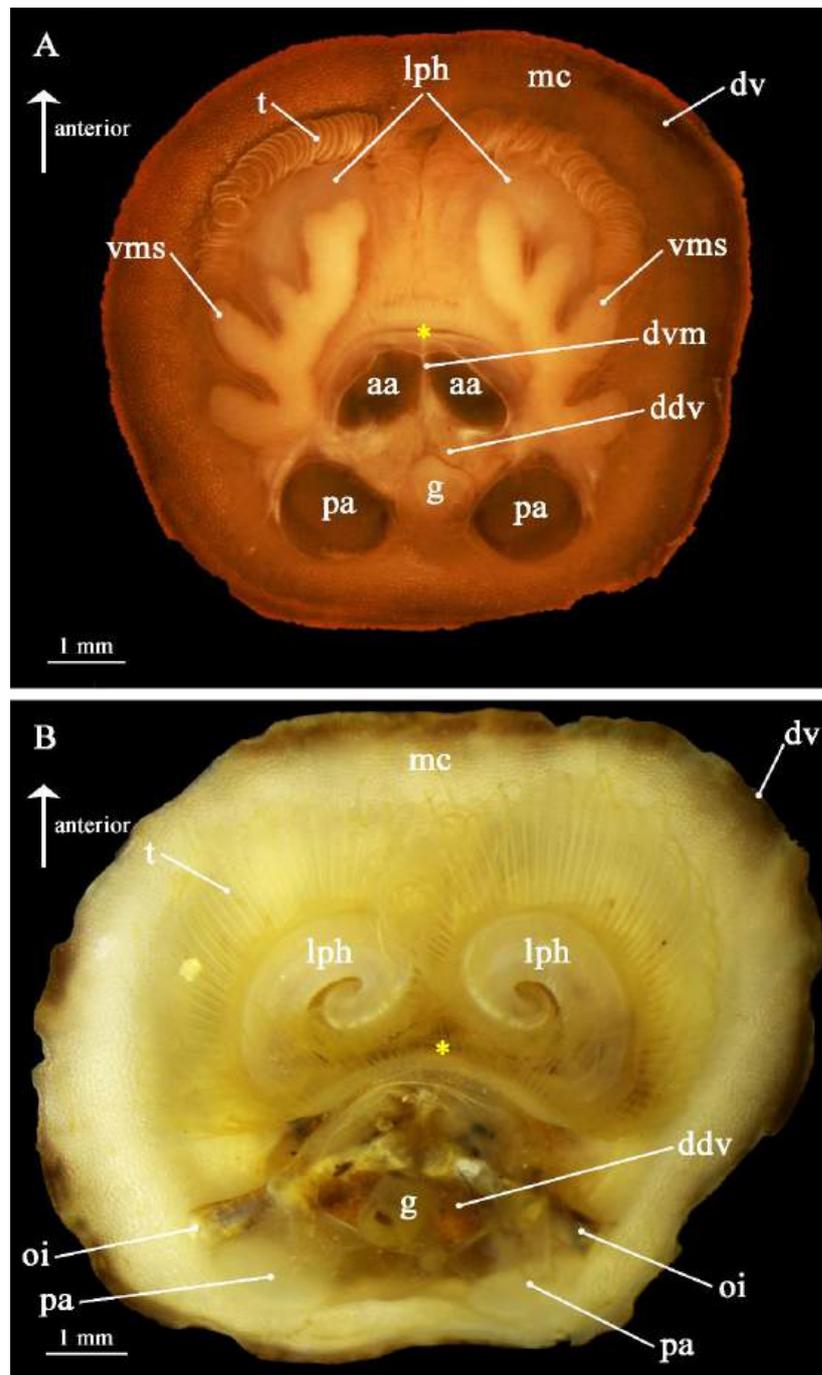


Рисунок 2. Общий вид отделённых от субстрата *Novocrania anomala*, световая микроскопия. А – экземпляр, зафиксированный в глутаровом альдегиде; вид с вентральной стороны, сохранён вентральный листок мантии с выраженными мантийными синусами; В – экземпляр, зафиксированный в параформе, вид с вентральной стороны, вентральный листок мантии удалён. Обозначения: aa – передние аддукторы; ddv – пищеварительные дивертикулы; dv – дорсальная створка; dvm – дорсо-вентральный мезентерий; g – пищеварительный тракт; lph – руки лофофора; mc – мантийная полость; oi – наружные косые мышцы; pa – задние аддукторы, t – щупальца, vms – вентральные мантийные синусы. Звёздочкой отмечено месторасположение рта.

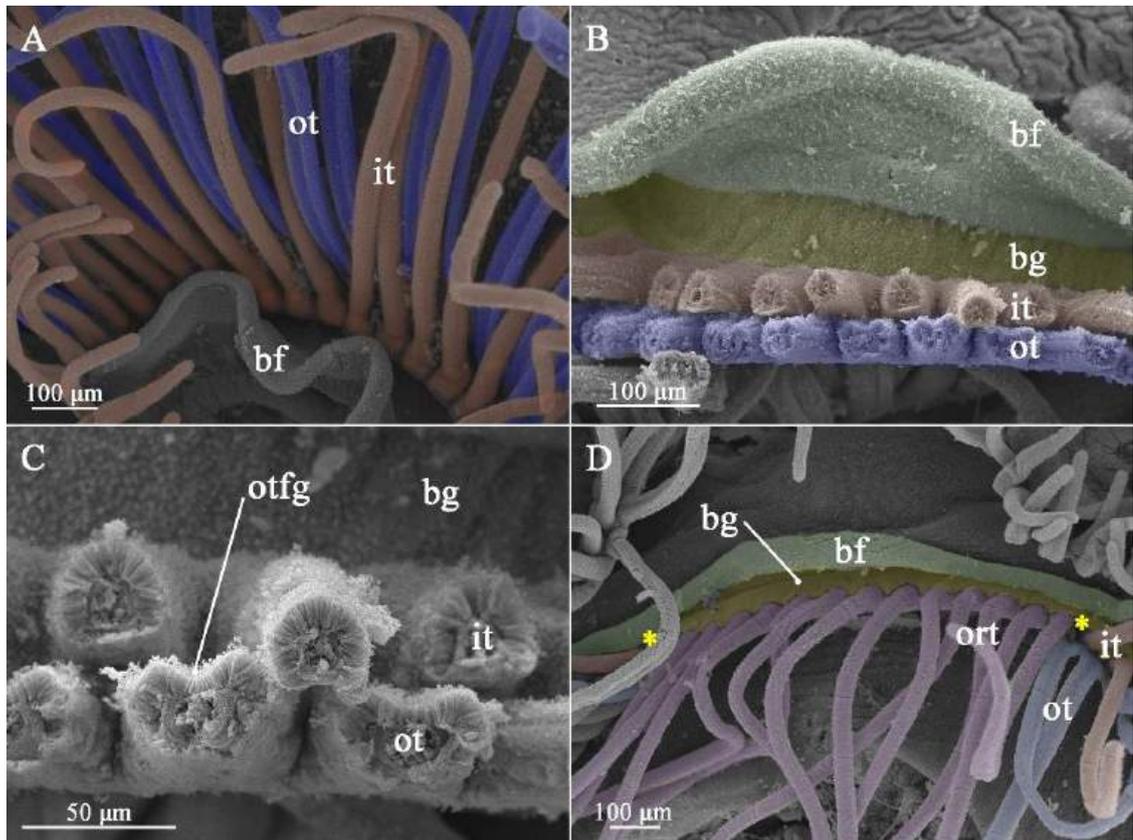


Рисунок 3. Морфология лофофора, СЭМ. А – общий вид руки лофофора, показано чередование щупалец; В – организация брахиальной оси, дистальные части щупалец обрезаны; С – то же, приближено; D – организация брахиальной оси в околоротовой области. Обозначения: bf – брахиальная складка; bg – брахиальный (пищевой) желобок; it – внутренние (гребенчатые) щупальца; ort – околоротовые (оральные) щупальца; ot – наружные (желобчатые) щупальца; otfg – фронтальный желобок наружного щупальца. Звёздочками обозначены места, латеральнее которых один ряд околоротовых щупалец разделяется на два ряда внутренних и наружных щупалец. Красным цветом выделены внутренние (гребенчатые) щупальца, синим цветом – наружные (желобчатые) щупальца, фиолетовым цветом – околоротовые (оральные) щупальца.

По мере приближения обоих рядов щупалец к дистальному концу спирально закрученной руки щупальца, а также брахиальная складка, становятся короче, а брахиальный (пищевой) желобок становится уже (Рис. 4). В дистальном конце руки находится зона закладки новых щупалец, около которой видны зачатки щупалец, морфологически ещё не дифференцированные на внутренние и наружные, но тем не менее, уже расположенные в форме двойного ряда (Рис. 4).

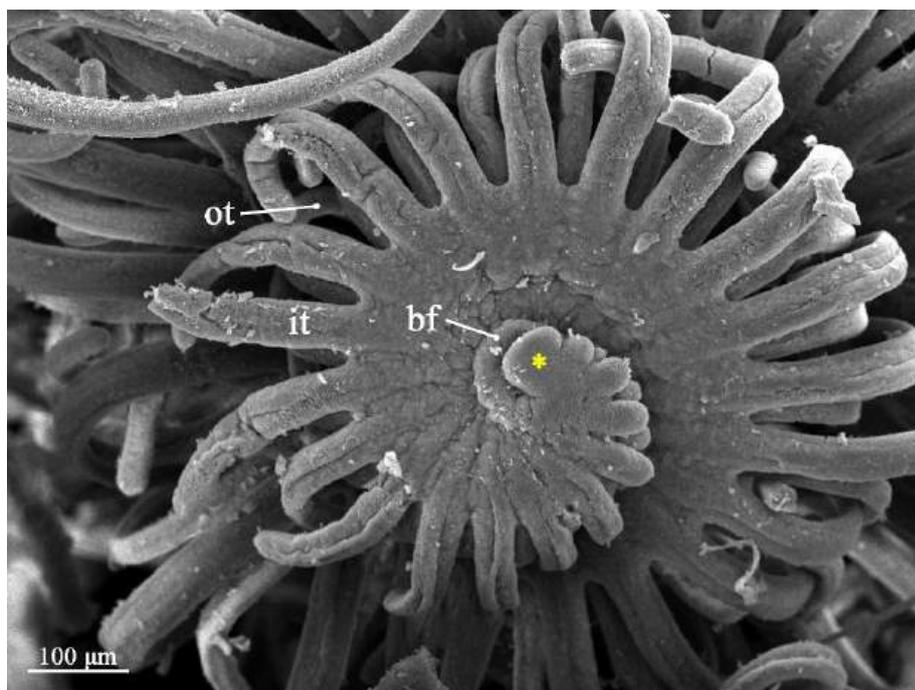


Рисунок 4. Морфология дистального конца руки лофофора и зоны закладки щупалец *Novocrania anomala*, СЭМ. Обозначения: bf – брахиальная складка; it – внутренние (гребенчатые) щупальца; ot – наружные (желобчатые) щупальца. Звёздочкой показана зона закладки новых щупалец.

4.2. Эпидермис туловища и мантии

В рамках данной работы наиболее подробно изучены покровы лофофора, в меньшей степени – дорсальная стенка тела в области мантийного просвета. Во всех случаях эпидермис однослойный и, за исключением мест прохождения крупных нервов, нестратифицированный (Рис. 5, 6, 7А).

Покровы рук лофофора и щупалец представлены двумя основными типами организации, между которыми есть переходные зоны:

1. Эпидермис I типа характерен для передних поверхностей рук лофофора, включая внутреннюю поверхность брахиальной складки, а также для фронтальных и латеральных зон щупалец (Рис. 5А,В, 6). Образован столбчатыми моноцилиарными микровиллярными клетками высотой около 15-30 мкм (Рис. 5В, 6), на внутренней поверхности брахиальной складки может достигать до 40 мкм (Рис. 5А). В основании жгутиков располагаются

базальное тело и отходящий от него длинный продольный исчерченный корешок (Рис. 5А, В). Под апикальными мембранами клеток среди электронно-светлой цитоплазмы располагаются включения с электронно-плотным содержимым (Рис. 5А); кроме того, в базальных частях клеток могут присутствовать крупные липидные капли (Рис. 5А). Клетки имеют вытянутые в апикально-базальном направлении ядра длиной 10-15 мкм, расположенные в средней и базальной части клеток (Рис. 5А,В, 6). Хорошо развит гранулярный ЭПР (Рис. 5А). Эпидермис фронтальных и латеральных сторон щупалец несколько отличается, в первую очередь по высоте клеток и форме ядер (рис. 6), однако в целом соответствует описываемому типу эпидермиса.

2. Эпидермис II типа характерен для дорсальной, задней и вентральной сторон рук лофофора, внешней стороны брахиальной складки и абфронтальных зон щупалец (Рис. 5А,С, 6). Состоит из рыхло расположенных кубических моноцилиарных микровиллярных клеток, в том числе секреторных, с низким ядерно-цитоплазматическим соотношением; высота эпителия данного типа не превышает 15 мкм, а чаще 10 мкм. Клетки имеют ядра округлой формы, расположенные в средних частях клеток, и светлую цитоплазму. Секреторные клетки многочисленны, особенно в абфронтальной зоне наружных щупалец (Рис.5С, 6), и содержат множество электронно-светлых везикул и крупных электронно-плотных включений. Отмечаются так называемые глобулярные клетки со включениями с гомогенным электронно-плотным содержимым (Рис. 6В).

Латеральные стороны щупалец наиболее наглядно демонстрируют переход эпидермиса I типа в эпидермис II типа (Рис.6).

У *N. anomala* имеется мантийный просвет, представляющий собой продолжение целомической полости между дорсальной стенкой туловища и дорсальной створкой раковины (Рис. 7). Мантийный просвет представляет собой довольно узкое пространство, соединяющее заднюю часть мантийной полости с передней, и также соединяющееся с латеральными участками

мантейной полости через узкие каналы, проходящие слева и справа между двумя парами аддукторов (Рис. 7).

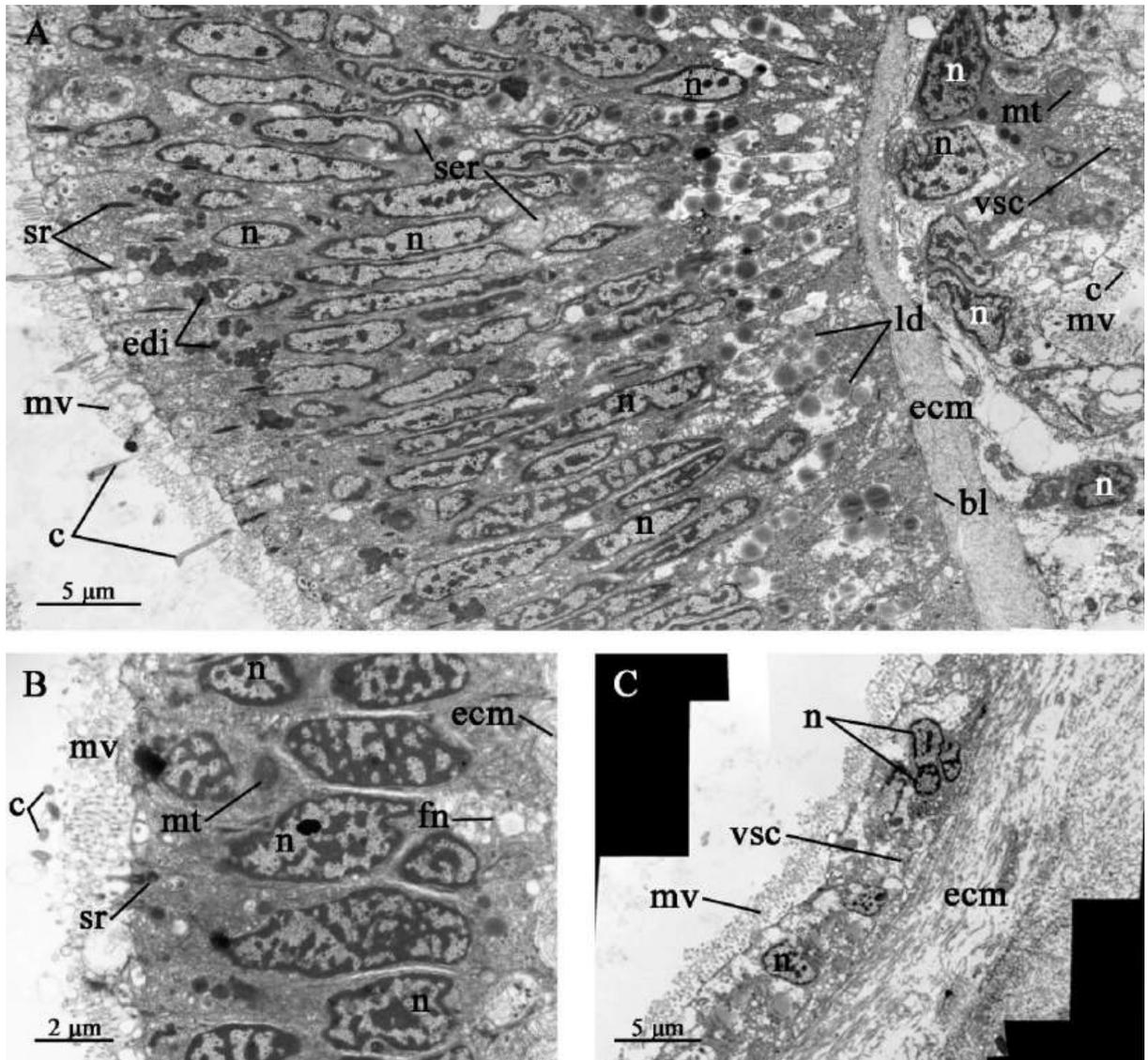


Рисунок 5. Ультраструктура эпидермиса лофофора, ТЭМ. А – брахиальная складка; В – фронтальный эпидермис внутреннего щупальца; С – эпидермис дорсальной стороны лофофора. Обозначения: bl – базальная пластинка; c – жгутики; ecm – внеклеточный матрикс; edi – электронно-плотные включения; fn – фронтальный щупальцевый нерв; ld – липидные капли; mt – митохондрии; mv – микроворсинки; n – ядра; ser – гладкий ЭПР; sr – исчерченные корешки; vsc – скопления электронно-светлых везикул.

Эпидермис стенки тела в области мантейного просвета по своей организации отличается от обоих вышеописанных типов; его организацию можно выделить отдельно в качестве эпидермиса III типа (Рис. 8А). Подобно эпидермису II типа, он во многом образован кубическими секреторными

клетками с большим количеством мелких электронно-светлых везикул, однако значительно отличается от эпидермиса II типа волнистой формой образуемого им покрова, напоминающей кишечные ворсинки (Рис. 8А), укрепленные соединительнотканными тяжами, заходящими внутрь эпидермиса. Внутренний мантийный эпидермис, который выстилает мантийную полость в передней части тела, значительно отличается от вышеописанного и составлен плоскими микровиллярными клетками с рыхлой цитоплазмой (Рис. 8В).

Отчасти схожа с эпидермисом III типа организация внутреннего мантийного эпидермиса в области дорсальных мантийных синусов спереди от туловища (Рис. 8В): он также составлен железистыми клетками, однако отличается меньшей складчатостью и гораздо большим содержанием электронно-плотных везикул (Рис. 8В). Как эпидермис III типа, так и внутренний мантийный эпидермис обладают плотным гликокаликсом среди микроворсинок (Рис. 8).

Несмотря на то, что в рамках данной работы наружный эпидермис мантии рассмотрен только в области мантийных цекумов, он также демонстрирует разнообразие строения (Рис. 9, 10). В области заднего мантийного просвета, там, где мантия не контактирует с мышцами и целомическими полостями, наружный эпидермис у основания мантийного цекума составлен средних размеров глобулярными клетками (Рис. 9, 10А), заполненными крупными (до 3 мкм в диаметре) электронно-плотными включениями. В области прикрепления мышц-аддукторов наружный мантийный эпидермис значительно видоизменяется: через него, так же как и через соединительнотканную прослойку мантии, проходят плотные пучки промежуточных филаментов, посредством которых мышца связана с раковиной (Рис. 10В, см. также раздел 4.4); крупные электронно-плотные включения отсутствуют.

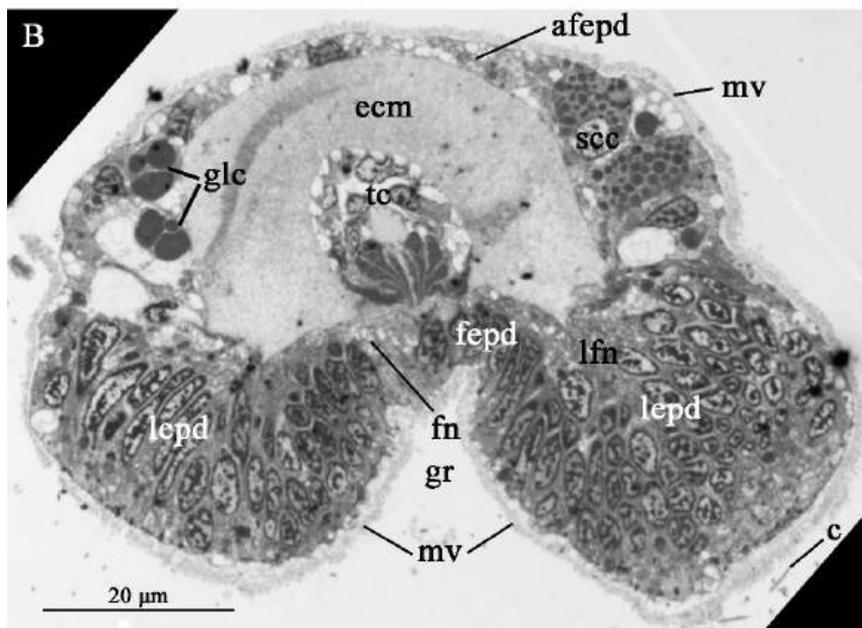
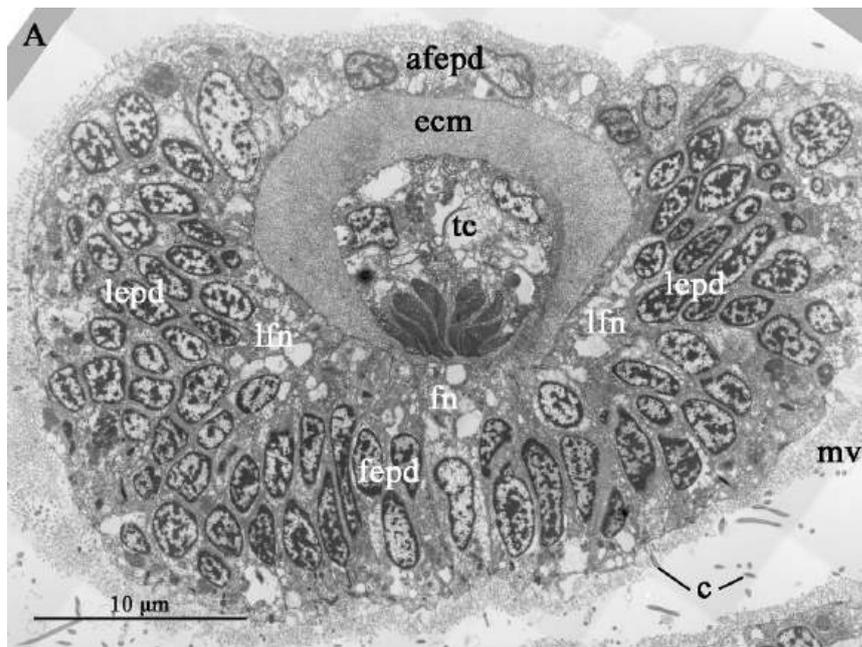


Рисунок 6. Общие виды щупалец, ТЭМ. А – внутреннее (гребенчатое) щупальце; В – наружное (желобчатое) щупальце. Обозначения: afepd – абфронтальный эпидермис; с – жгутики; ecm – внеклеточный матрикс; fepd – фронтальный эпидермис; fn – фронтальные щупальцевые нервы; glc – глобулярные клетки; gr – желобок наружного щупальца; lep – латеральный эпидермис; lfn – латерофронтальные щупальцевые нервы; mv – микроворсинки; scc – секреторные клетки; tc – щупальцевый целомический канал.

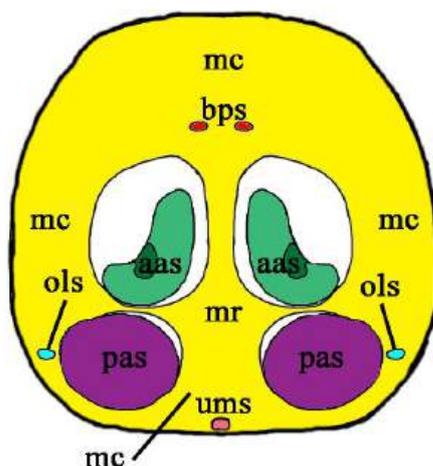


Рисунок 7. Схема расположения различных участков мантийной полости (показана жёлтым цветом) вдоль дорсальной створки раковины, по данным гистологических срезов и микротомографии. Обозначения: aas – места прикрепления передних аддукторов к дорсальной створке; bps – места прикрепления брахиальных протракторов к дорсальной створке; mc – мантийная полость; mr – мантийный просвет; ols – отпечатки латеральных косых мышц на дорсальной створке; pas – места прикрепления задних аддукторов к дорсальной створке; ums – место прикрепления непарной медиальной мышцы к дорсальной створке.

Мантийные цекумы представляют собой выросты наружного мантийного эпидермиса внутрь вторичного слоя раковины (Рис. 9, 10, 11), организованные таким образом, что между апикальными частями клеток образуется небольшой просвет – просвет мантийного цекума (Рис. 9, 10, 11А,С,Д).

Клетки, выстилающие этот просвет, слабо дифференцируются на периферические и сердцевинные (Рис. 9, 10А); это разделение совершенно не выражено в мантийных цекумах, прилегающих к местам прикрепления аддукторов (Рис. 10В).

Тела периферических клеток находятся по большей части в пределах эпидермального слоя, и выстилают просвет мантийного цекума своими плоскими отростками (Рис. 10А). Мантийные цекумы в области прикрепления аддуктора укреплены по периферии тонофибриллами (промежуточными филаментами), продолжающимися тонофибриллы аддуктора (Рис. 10В). Сердцевинные клетки, в значительной степени потерявшие апикально-

базальную полярность и примыкающие как к другим клеткам, так и ко вторичному слою раковины, но не к базальной пластинке, находятся в дистальной части канала и дают многочисленные, вероятнее всего разветвляющиеся, отростки внутрь вторичного слоя раковины (Рис. 10А, 11).

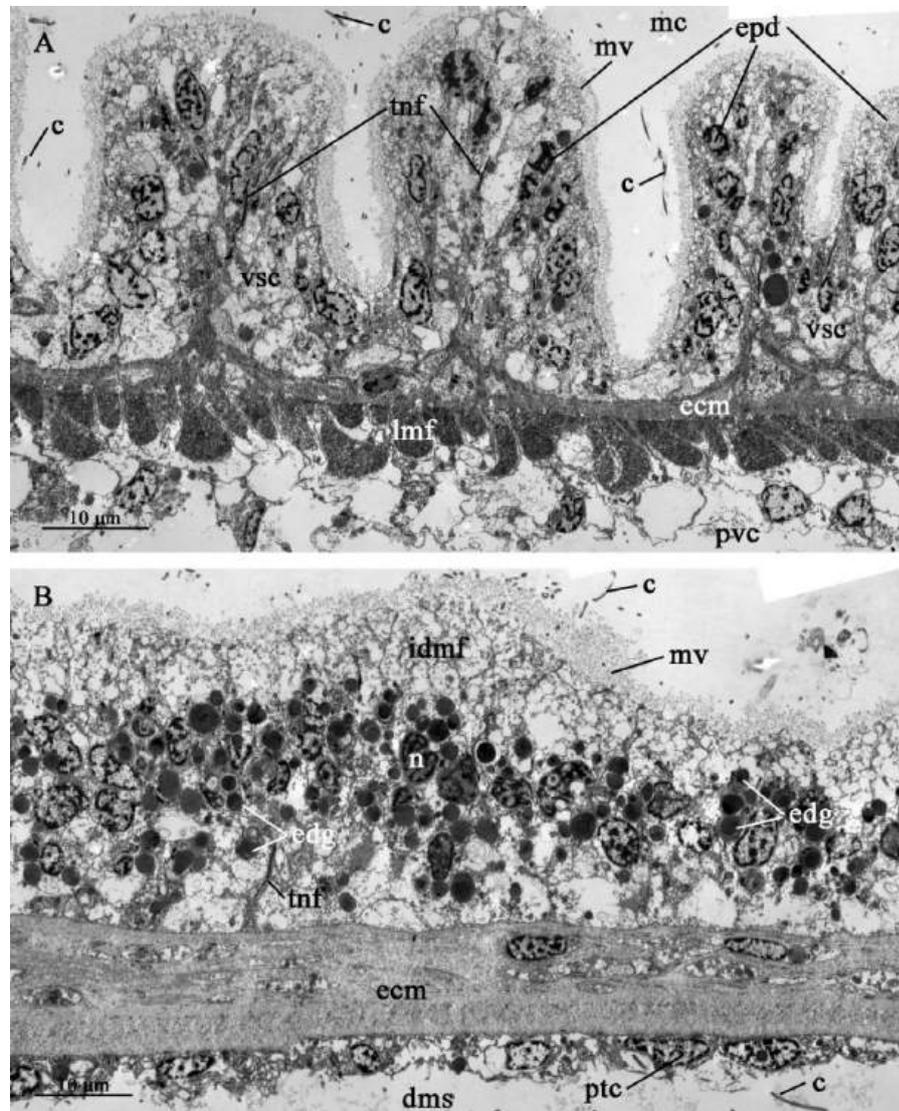


Рисунок 8. Ультраструктура эпидермиса туловища и внутреннего эпидермиса мантии, ТЭМ. А – эпидермис стенки тела в области мантийного просвета, В – внутренний эпидермис мантии под дорсальным мантийным синусом. Обозначения: с – жгутики; dms – дорсальный мантийный синус; ecm – внеклеточный матрикс; edg – электронно-плотные гранулы; epd – клетки эпидермиса; idmf – внутренний эпидермис дорсального листка мантии; lmf – продольные мышечные волокна; mc – мантийная полость; mv – микроворсинки с гликокаликсом; n – ядра; pvc – перивисцеральный (туловищный) целом; ptc – перитонеальные клетки; tnf – тонофибриллы; vsc – скопление электронно-светлых везикул.

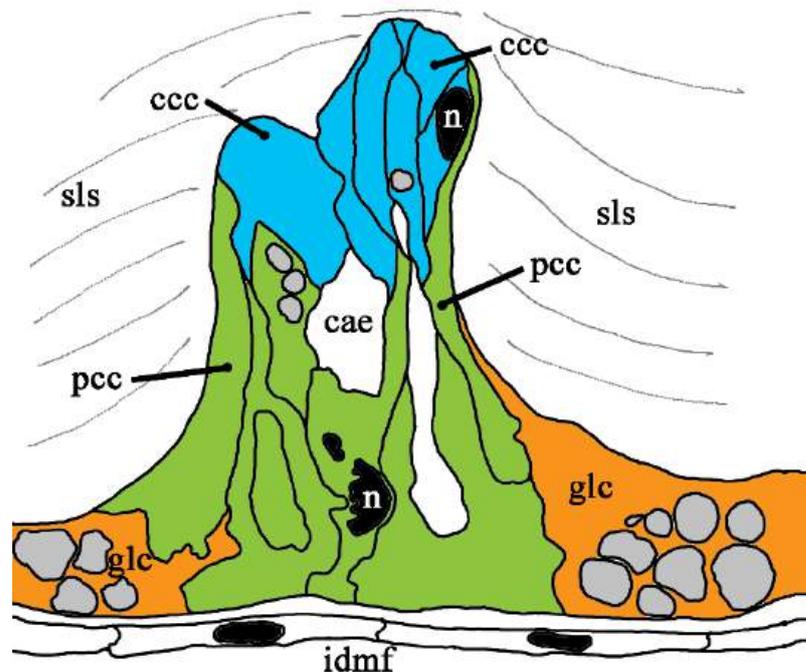


Рисунок 9. Схема организации мантийного цекума в во вторичном слое дорсальной створки раковины по данным ТЭМ (оригинальная панорама, составленная из микрофотографий ТЭМ, представлена на Рис. 10А). Обозначения: ccc – сердцевинные клетки мантийного цекума; glc – глобулярные клетки; idmf – внутренний эпидермис дорсального листка мантии; n – ядра; pcc – периферические клетки мантийного цекума; sls – вторичный слой раковины.

Периферические клетки мантийного цекума заполнены электронно-плотной цитоплазмой (Рис. 10А). Цитоплазма сердцевинных клеток, а также недифференцированных клеток мантийного цекума в области прикрепления аддуктора, характеризуется меньшей электронной плотностью и наличием большого количества мелких (не более 0,5 мкм, чаще около 0,1 мкм) включений с электронно-светлым содержанием (Рис. 10), которые также отмечаются и в ветвящихся отростках этих клеток дальше к наружной стороне вторичного слоя раковины (Рис. 11); стоит отметить при этом, что цитоплазма в отростках сердцевинных клеток значительно плотнее цитоплазмы их проксимальных частей (Рис. 11В–D).

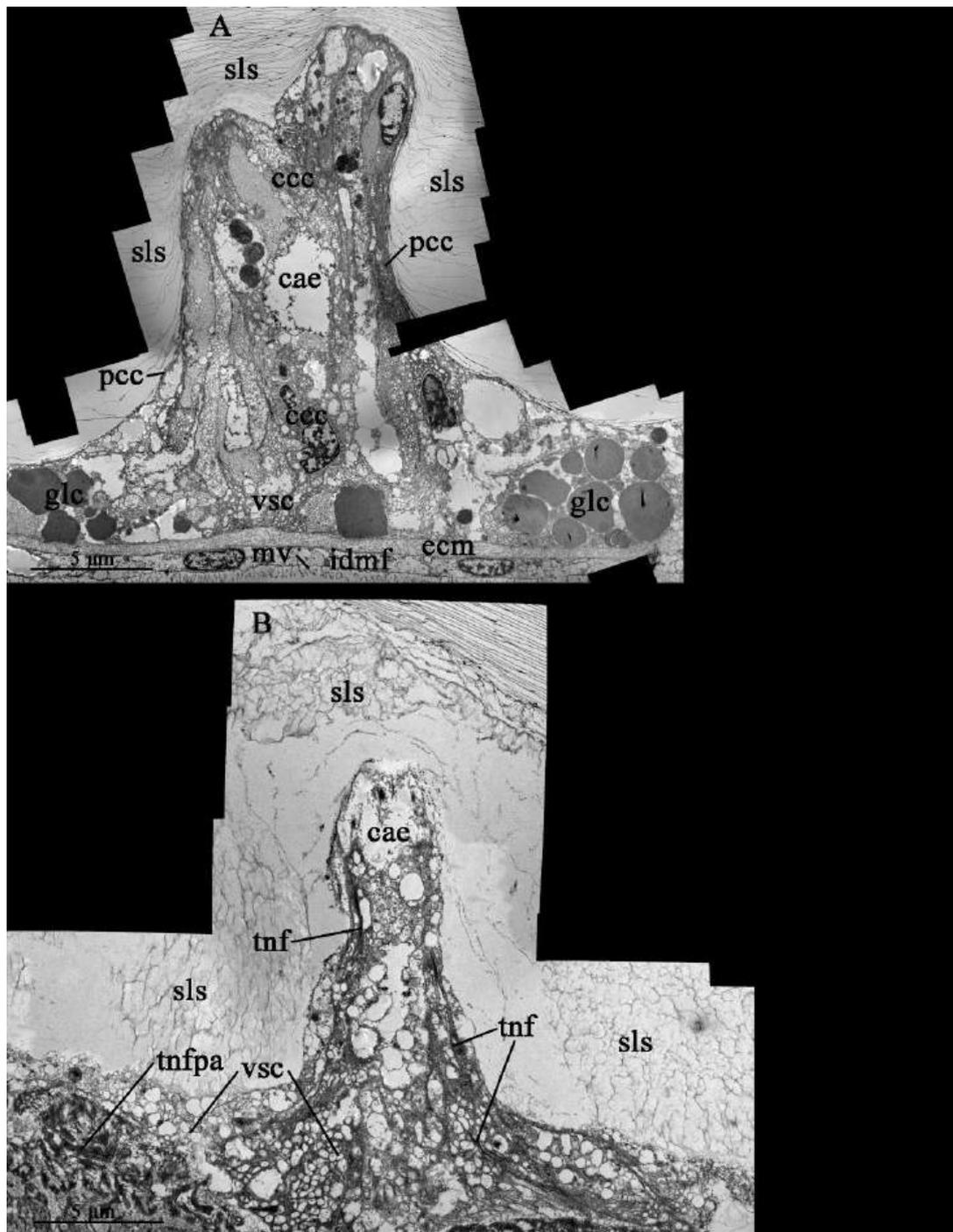


Рисунок 10. Ультраструктура дорсальных мантийных цекумов, ТЭМ. А – мантийный цекум в области заднего мантийного просвета; В – мантийный цекум в области дорсальнее заднего аддуктора. Обозначения: cae – просвет цекума; ccc – сердцевинные клетки цекума; ecm – внеклеточный матрикс; glc – глобулярные клетки; idmf – внутренний эпидермис дорсального листка мантии; mv – микроворсинки; pcc – периферические клетки цекума; sls – вторичный слой раковины; tnf – тонофибриллы (промежуточные филаменты); tnfpa – тонофибриллы в месте прикрепления заднего аддуктора; vsc – скопления электронно-светлых везикул.

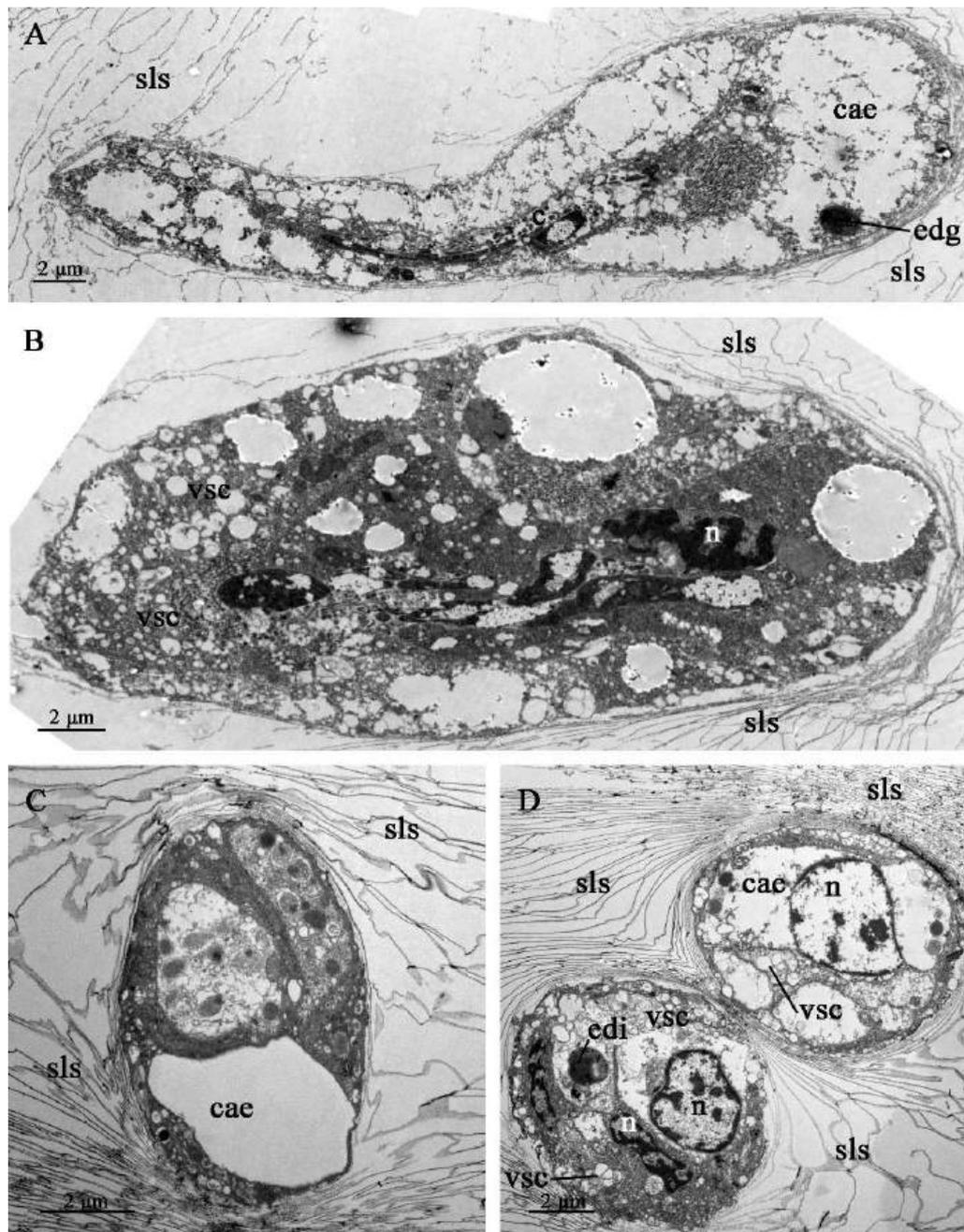


Рисунок 11. Ультраструктура дистальных частей сердцевинных клеток мантийных цекумов во вторичном слое дорсальной створки раковины, ТЭМ. А – продольный срез; В- D – поперечные срезы на разных уровнях. Обозначения: cae – просвет цекума; edg – электронно-плотные гранулы; edi – электронно-плотные включения; n – ядра; sls – вторичный слой раковины; vsc – скопления электронно-светлых везикул.

Как у проксимальных, так и у дистальных частей мантийных цекумов белковый матрикс вторичного слоя раковины значительно меняет свою ориентацию (Рис. 10, 11).

4.3. Целомическая система

4.3.1. Общая анатомия целомической системы

Целомическая система *N. anomala* состоит из шести полностью обособленных компартментов (Рис. 12, 13): 1) парные большие брахиальные синусы лофофора; 2) щупальцевый целомический компартмент из малых брахиальных синусов, сообщающихся через периезофагеальный целом; 3) фронтальные камеры; 4) перивисцеральный (туловищный) целом; 5) камеры задних аддукторов; 6) анальная камера.

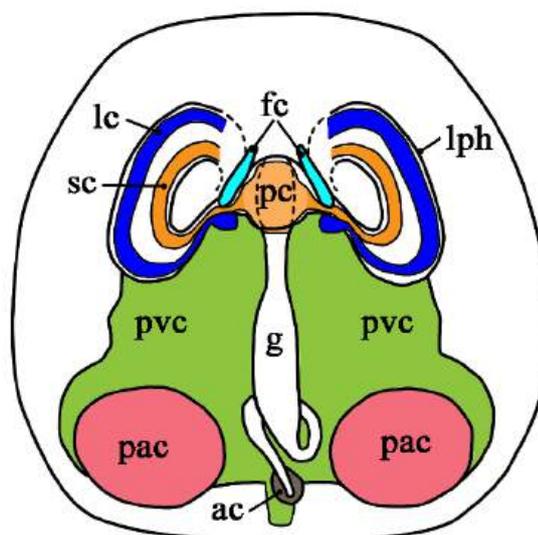


Рисунок 12. Схема организации целомической организации по данным микротомографии, гистологических и полутонких срезов. Обозначения: ac – анальная целомическая камера; fc – фронтальные целомические камеры; g – пищеварительный тракт; lc – большие брахиальные синусы; lph – руки лофофора; pac – камеры задних аддукторов; pc – периезофагеальный целом; pvc – перивисцеральный целом; sc – малые брахиальные синусы.

4.3.2. Целомическая система лофофора

1. Большие брахиальные синусы представляют собой обособленные целомические компартменты, расположенные в вентральных сторонах рук лофофора и закручивающиеся спирально вслед за закручиванием всей брахиальной оси (Рис. 12, 13, 14). В основании лофофора они близко подходят

к пищеводу и периэзофагеальному целому, однако не сообщаются ни с другими компартментами целомической системы, ни между собой.

На поперечных срезах рук лофофора видно, что каждый большой брахиальный синус представляет собой широкий канал округлой формы с небольшим выростом, направленным вперёд (Рис. 15А); в наибольшем измерении в проксимальной части руки большой брахиальный синус достигает диаметра около 250 мкм; дистальнее большой брахиальный синус, как и рука лофофора в целом, постепенно сужается (Рис. 12, 14А,В).

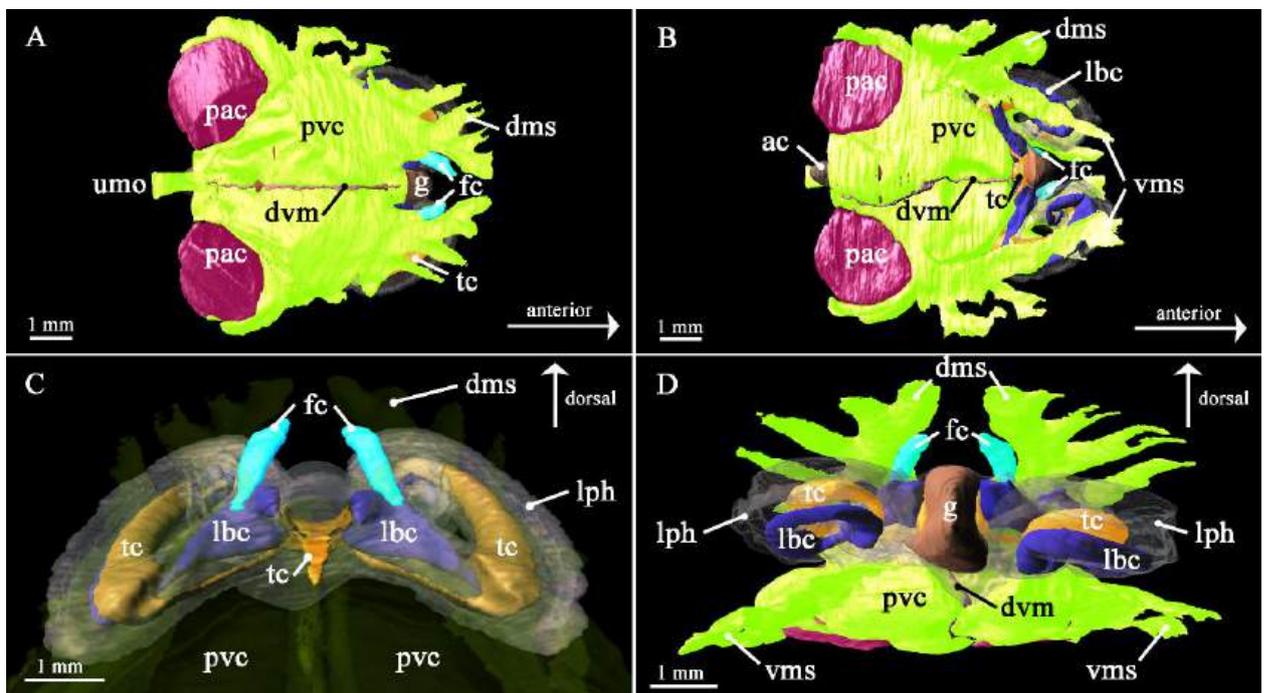


Рисунок 13. 3D-реконструкции целомической системы по данным компьютерной микротомографии. А – вид с дорсальной стороны; В – вид с вентральной стороны; С – вид сзади на целомическую систему лофофора, перивисцеральный целом прозрачный; D – вид спереди. Обозначения: ac – анальная камера; dms – дорсальные мантийные синусы; dvm – дорсовентральный мезентерий; fc – фронтальные камеры; g – пищеварительный тракт; lbc – большие синусы лофофора; lph – руки лофофора; rac – камеры задних аддукторов; pvc – перивисцеральный (туловищный) целом; tc – щупальцевый целом (малые брахиальные синусы и периэзофагеальный целом); vms – вентральные мантийные синусы; umo – непарный медиальный задний вырост перивисцерального целома. Раковина и мантия не показаны.

Каждый большой брахиальный синус можно условно разделить на три области, морфологически отличные друг от друга. Первой областью является наиболее базальная часть большого синуса; здесь, в основании рук лофофора, брахиальный синус наиболее широк (Рис. 14В). Вторая область – выраженные дорсальные выросты, в наибольшем (передне-заднем) измерении достигающие 0,5 мм (Рис. 14В,D) и прилегающие к пищеводу (Рис. 14В,D), дорсальной части дорсовентрального мезентерия и к перизофагеальному целому (Рис. 14D). Третья область – дистальная часть большого брахиального синуса в руках лофофора, которая, как уже сказано выше, закручивается спирально и постепенно сужается (Рис. 14А,В).

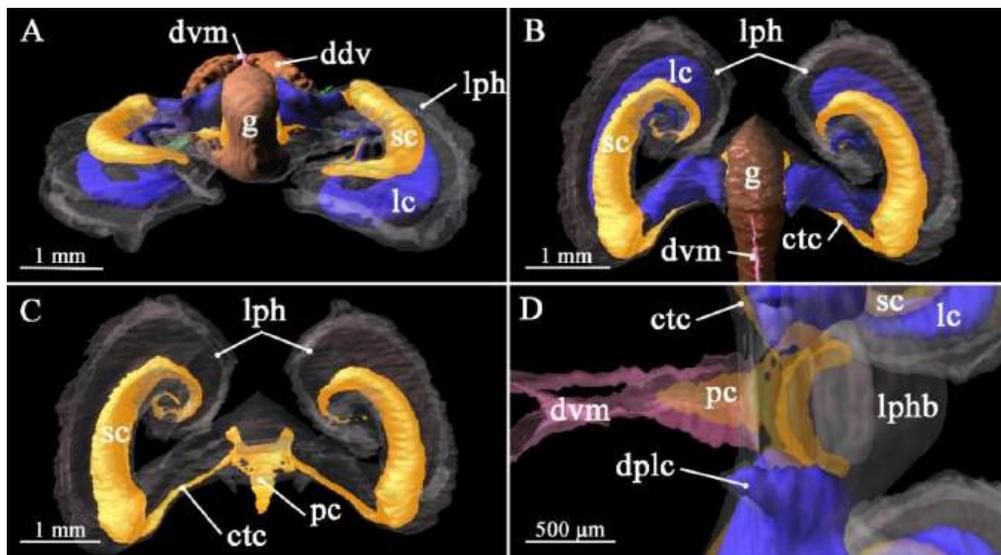


Рисунок 14. 3D-реконструкции целомической системы лофофора по данным компьютерной микротомографии. А – вид спереди; В – вид с дорсальной стороны; С – только щупальцевый целом, вид с дорсальной стороны; D – взаимное расположение перизофагеального целома, больших брахиальных синусов и дорсовентрального мезентерия, вид с дорсальной стороны. Обозначения: ctc – соединительный канал щупальцевого целома; ddv – пищеварительные отростки («печень»); dplc – дорсальные выросты больших брахиальных синусов; dvm – дорсовентральный мезентерий; g – пищеварительный тракт; lc – большие брахиальные синусы; lph – руки лофофора; lphb – основание лофофора (околоротовая область); pc – перизофагеальный целом; sc – малые брахиальные синусы.

Большие брахиальные синусы выстланы целотелием, отделённым от вентральной стенки руки лофофора слоем внеклеточного матрикса толщиной 10-15 мкм (Рис. 12А). Выстилка большого брахиального синуса составлена кубическими миоэпителиоцитами (Рис. 16А,В) и перитонеальными клетками уплощённо-кубической формы (Рис. 16С), составляющими отдельные зоны выстилки: миоэпителием покрыта передняя и отчасти дорсальная стороны большого брахиального синуса, перитонеальными клетками – преимущественно вентральная. Чередования миоэпителиальных и перитонеальных клеток не наблюдается ни в одной из исследованных зон большого брахиального синуса. Мышечные филаменты миоэпителиальных клеток имеют различную ориентацию: у передней стенки большого брахиального синуса они ориентированы продольно, вдоль руки лофофора (Рис. 16А), у дорсальной стенки ориентированы поперёк оси синуса, по-видимому, образуя подобие кольцевой мускулатуры (Рис. 16В); следует отметить, однако, что эта кольцевая мускулатура не является полной, так как в противоположной, вентральной выстилке большого брахиального синуса эпителиально-мышечные клетки отсутствуют (Рис. 16С).

Во всех миоэпителиальных клетках целотелия больших брахиальных синусов миофиламенты занимают базальное положение (Рис. 16А,В); в апикальных частях клеток располагается развитый синтетический аппарат, представленный гранулярным ЭПР (Рис. 16А) и аппаратом Гольджи (Рис. 16В). Крупное, до 5 мкм в наибольшем измерении ядро занимает средние части клеток, хотя может быть расположено чуть базальнее или апикальнее (Рис. 16А,В).

Интересной особенностью перитонеальных клеток вентральной выстилки больших брахиальных синусов являются крупные базальные отростки, заякоривающиеся в базальной пластинке таким образом, что базальная пластинка во многих участках вентральной стенки большого синуса становится складчатой (Рис. 16С). Перитонеальные клетки

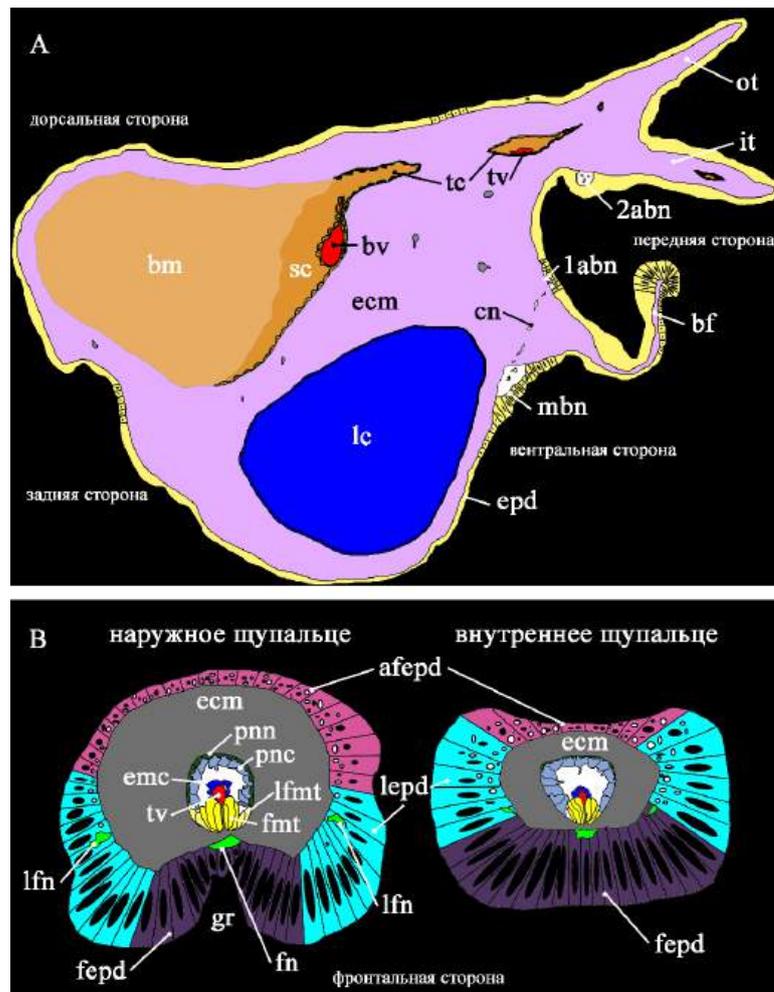


Рисунок 15. Схемы строения руки лофофора и щупалец по данным световой микроскопии. А – схема поперечного среза через руку лофофора; В – схемы поперечных срезов через наружное (желобчатое) и внутреннее (гребенчатое) щупальца. Обозначения: afepd – абфронтальный эпидермис; bf – брахиальная складка; bm – брахиальная мышца; bv – брахиальный сосуд; cn – поперечный нерв; ecm – внеклеточный матрикс; emc – миоэпителиальные клетки целомической выстилки; epd – эпидермис; fepd – фронтальный эпидермис; fmt – фронтальная мускулатура щупалец; fn – фронтальные щупальцевые нервы; gr – желобок наружного щупальца; it – внутреннее (гребенчатое) щупальце; lc – большой брахиальный синус; lepд – латеральный (латерофронтальный и латероабфронтальный) эпидермис; lfmt – латерофронтальная мускулатура щупалец; lfn – латерофронтальные щупальцевые нервы; mbn – главный брахиальный нерв; ot – наружное (желобчатое) щупальце; pnc – перитонеальные клетки целомической выстилки; pnn – перитонеальные нейриты; sc – малый брахиальный синус; tc – щупальцевый целомический канал; tv – щупальцевый сосуд; 1abn – добавочный брахиальный нерв; 2abn – второй добавочный брахиальный нерв.

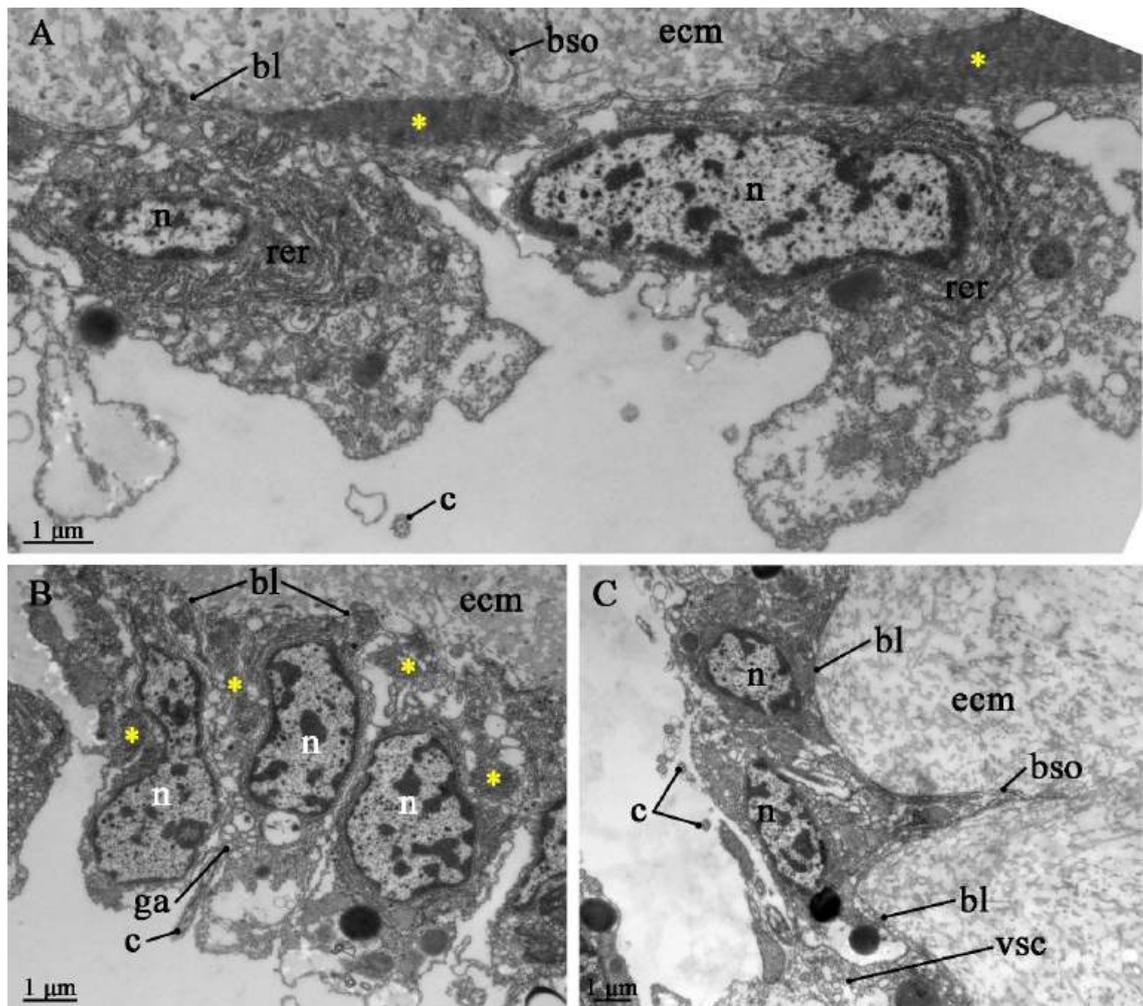


Рисунок 16. Ультраструктура целомической выстилки большого брахиального синуса, ТЭМ. А – передняя сторона, поперечный срез; В – дорсальная сторона, продольный срез; С – вентральная сторона, поперечный срез. Обозначения: bl – базальная пластинка; bso – базальные отростки клеток; c – жгутики; ecm – внеклеточный матрикс; ga – аппарат Гольджи; n – ядра; ger – гранулярный ЭПР; vsc – скопление электронно-светлых везикул. Звёздочками обозначено расположение миофиламентов.

уплощённые, без выраженного апикального-базального распределения органелл; содержат среднее количество мелких электронно-светлых везикул и небольшое количество электронно-плотных включений (Рис. 16С).

2. Щупальцевый целомический компартмент состоит из трёх частей: малых брахиальных синусов в руках лофофора, центрально расположенного периэзофагеального целома и тонких соединительных каналов между периэзофагеальным целомом и малыми брахиальными синусами (Рис. 14В–

D). Все указанные части щупальцевого целомического компартмента дают ответвления в щупальца (Рис. 15). В связи со столь сложным строением составляющие щупальцевого целомического компартмента далее будут рассмотрены по отдельности.

Наиболее объёмной частью щупальцевого целомического компартмента является пара малых брахиальных синусов, проходящих в руках лофофора дорсальнее больших брахиальных синусов и на несколько большем удалении от брахиальной складки, чем последние (Рис. 14А–С, 15). На поперечных срезах просвет каждого малого брахиального синуса в проксимальной части составляет около 300-400 мкм в ширину и 200-300 мкм в высоту, таким образом превышая размеры больших синусов (Рис. 14А–С). Аналогично большим брахиальным синусам, малые брахиальные синусы постепенно сужаются к дистальной части вслед за сужением рук лофофора (Рис. 14А–С); в наиболее дистальных витках спирали они уже плохо различимы. В отличие от больших брахиальных синусов, малые брахиальные синусы не обладают какой-либо дифференциацией на всём их протяжении. С передней стороны малые брахиальные синусы дают начало целомическим каналам наружных и внутренних щупалец (Рис. 15). Внутри малых брахиальных синусов с передней стороны проходит брахиальный кровеносный сосуд, который, в свою очередь, ответвляет от себя щупальцевые сосуды, проходящие в щупальцевые целомические каналы (Рис.15, 17С). Кроме того, в отличие от больших брахиальных синусов, обладающей обширной свободной целомической полостью, малые брахиальные синусы содержат брахиальные мышцы, составляющие до 95% объёма полости синусов (Рис. 15; подробнее см. раздел 4.4).

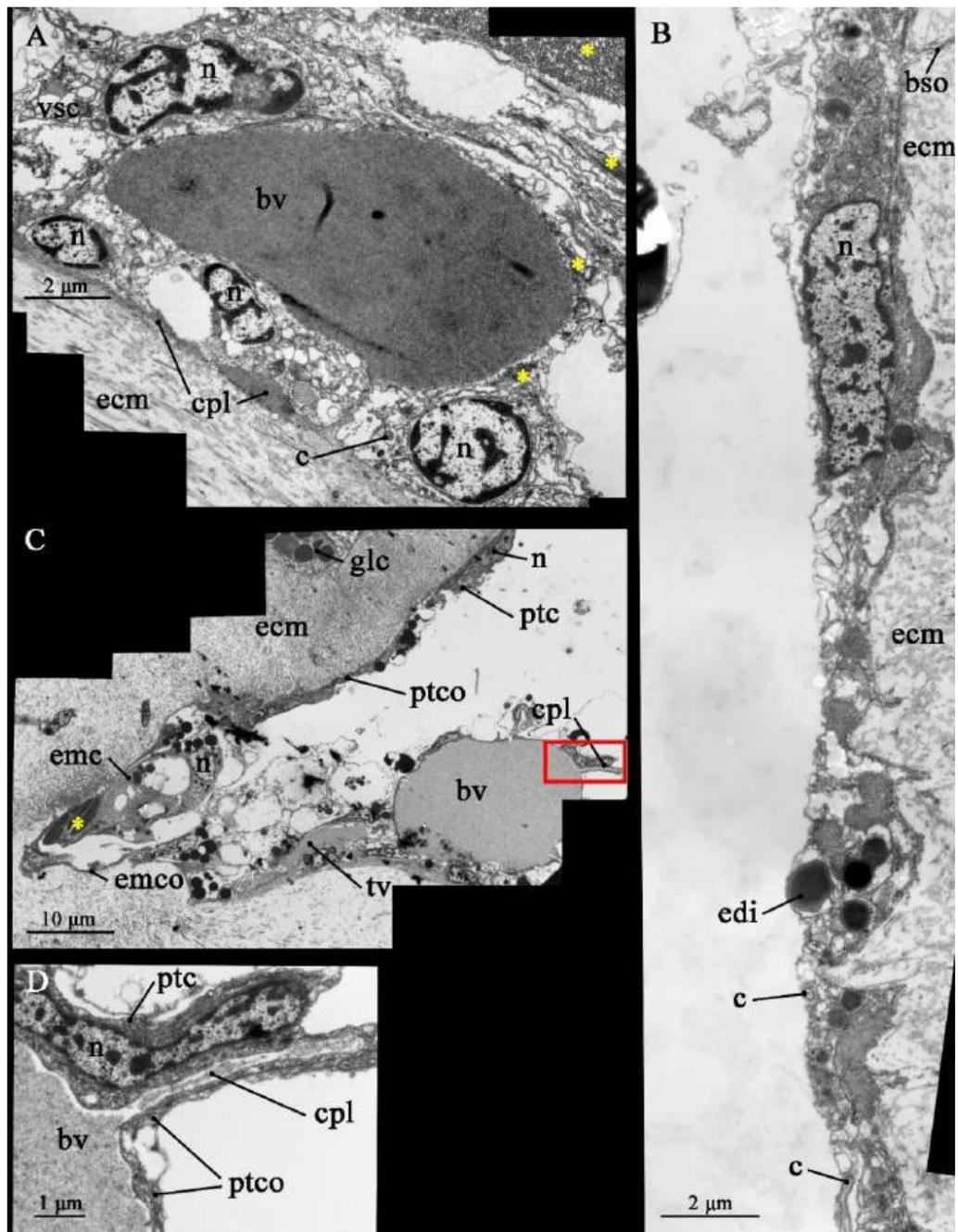


Рисунок 17. Ультраструктура целомической выстилки малого брахиального синуса, ТЭМ. А – поперечный срез в области брахиального сосуда в дистальной части руки; В – поперечный срез, передняя сторона; С – поперечный срез в области брахиального сосуда в проксимальной части руки; D – увеличенный фрагмент Рис. 17С. Обозначения: bso – базальные отростки клеток; bv – брахиальный сосуд; с – жгутики; cpl – капилляры; ecm – внеклеточный матрикс; edi – электронно-плотные включения; emc – миоэпителиальные клетки; emco – отростки миоэпителиальных клеток; glc – глобулярные клетки; n – ядра; ptc – перитонеальные клетки; ptco – отростки перитонеальных клеток; tv – щупальцевый сосуд. Звёздочками обозначено расположение миофиламентов. Рамкой на Рис.17С выделена область, показанная с большим увеличением на Рис. 17D.

Целомическая выстилка малых брахиальных синусов в областях, свободных от брахиальных мышц, обычно представлена чередующимися плоскими моноцилиарными перитонеальными и эпителиально-мышечными клетками (Рис. 17А,С); в областях, удалённых от брахиального сосуда – только перитонеальными (Рис. 17В). Брахиальный сосуд в дистальной части руки погружён в слой целотелия со слабо развитой мышечной составляющей (Рис. 17А), в проксимальной части выстлан в основном отростками перитонеальных клеток, примыкающих к базальной пластинке сосуда (Рис. 17С). От брахиального сосуда отходят редкие капилляры (Рис. 17А,Д), направленные к стенке синуса (Рис. 17А) и, вероятно, образующие в ней разреженную капиллярную сеть. Удалённая от брахиального сосуда область целомической выстилки составлена плоскими перитонеальными клетками с относительно плотной цитоплазмой и немногочисленными электронно-плотными включениями (Рис. 17В); подобно вентральной перитонеальной выстилке больших брахиальных синусов, клетки здесь образуют выраженные базальные отростки (Рис. 17В).

Малые брахиальные синусы соединены с перизофагеальным целомом тонкими соединительными каналами, не превышающими 0,1 мм в диаметре (Рис. 14В,С, 18). От малых брахиальных синусов отходят каналы в латеральные окологотовые (оральные) щупальца (Рис. 18). В отличие от малых брахиальных синусов, в соединительных каналах не развиты брахиальные мышцы, а целомическая выстилка представлена исключительно миоэпителиоцитами в задней (противоположной щупальцевым каналам) стороне и перитонеальными клетками во всех остальных областях (Рис. 18). Миоэпителиальные клетки соединительных каналов кубической формы, высотой до 10 мкм, с базально расположенными миофиламентами (Рис. 18). Перитонеальные клетки соединительных каналов в основном плоские, не выше 4 мкм (обычно 1,5-3 мкм), соединяются друг с другом и с миоэпителиальными клетками задней зоны отростками (Рис. 18).

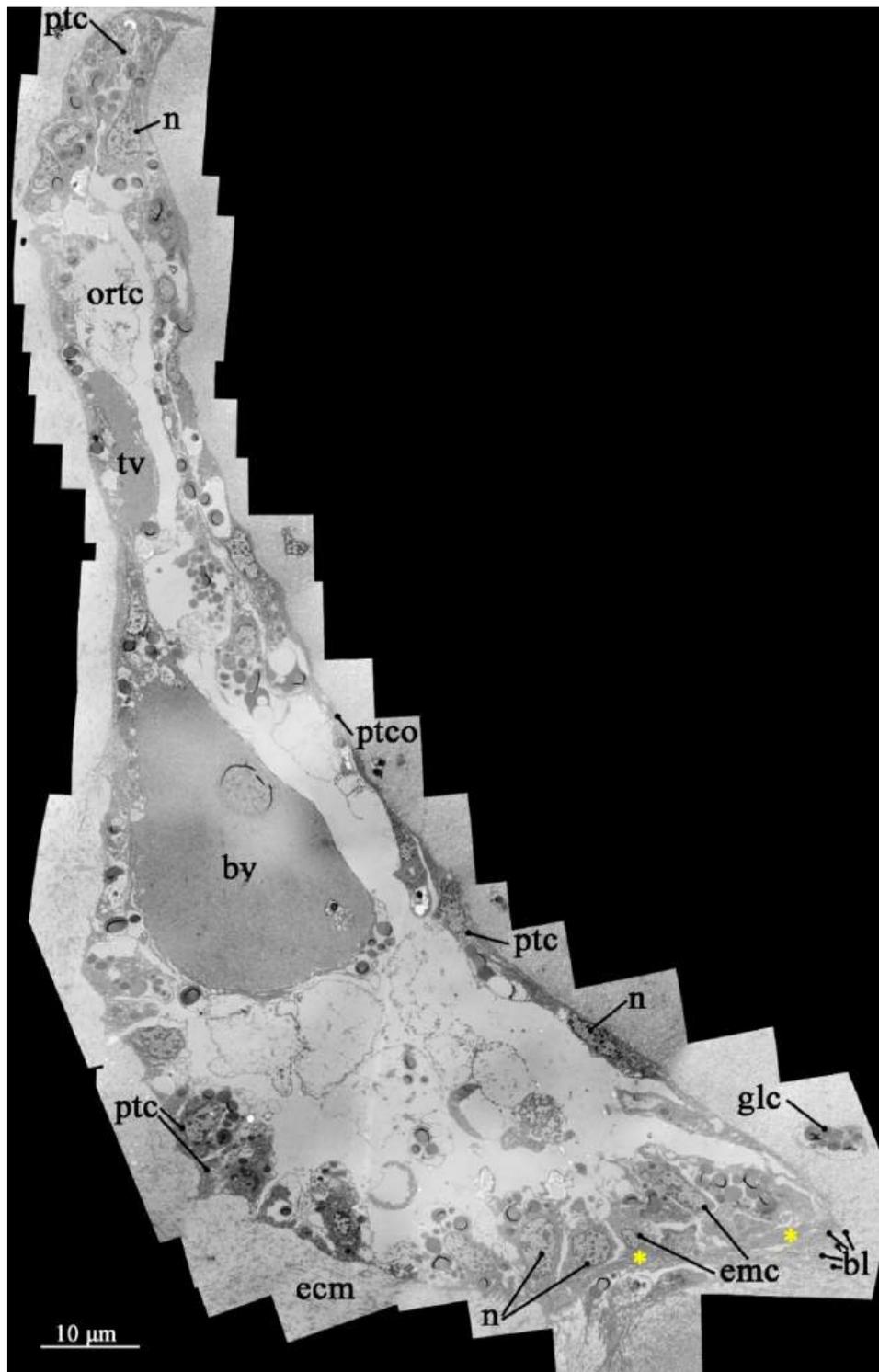


Рисунок 18. Структура соединительного канала щупальцевого целома, ТЭМ, поперечный срез. Обозначения: bl – базальная пластинка; bv – брахиальный сосуд; ecm – внеклеточный матрикс; emc – миоэпителиальные клетки; glc – глобулярные клетки; n – ядра; ortc – целомический канал околоротового (орального) щупальца; ptc – перитонеальные клетки; ptco – отростки перитонеальных клеток; tv – щупальцевый сосуд. Звёздочками обозначено расположение миофиламентов.

Основная часть перизофагеального целома представляет собой широкую полость, расположенную под пищеводом (и над глоткой, так как глотка загибается относительно пищевода сперва вентрально, а затем назад); задняя часть перизофагеального целома простирается до конца пищевода к переднему концу желудка (Рис. 19А, 20С). От перизофагеального целома отходят каналы в центральные околотротоые (оральные) щупальца (Рис. 19А,С,Д), а также тонкие дивертикулы, окружающие глотку и пищевод (Рис. 19А–С, 20А,В, 21). Латерально перизофагеальный целом сообщается с соединительными каналами щупальцевого целомического компартмента (Рис. 14С, 19В). Морфологически переход перизофагеального целома в соединительные каналы отмечается по резкому сужению просвета целомической полости (Рис. 14С,Д).

Кольцевые дивертикулы перизофагеального целома проходят в соединительной ткани глотки и пищевода и расположены в два ряда (Рис. 20А,В): наружный, ближний к основной полости перизофагеального целома, и внутренний, прилегающий к пищеводу. Оба ряда дивертикулов выстланы миоэпителиальными клетками (Рис. 21); следует отметить, однако, что дивертикулы наружного ряда заполнены миофиламентами не более чем на 20% (Рис. 20А, 21В), тогда как в дивертикулах внутреннего ряда большая часть объёма цитоплазмы клеток занята миофиламентами (Рис. 20А, 21С). По бокам от пищевода дивертикулы также проходят в два ряда (Рис. 20Д). В области над пищеводом, примыкающей к брахиальной складке, дивертикулы расположены в один ряд и по ультраструктуре соответствуют дивертикулам наружного ряда (Рис. 21Е). Во всех случаях (Рис. 20А,В, 21) в кольцевых дивертикулах практически не выражена свободная целомическая полость.

Выстилка основной полости перизофагеального целома со всех сторон представлена перитонеальными клетками (Рис. 22). Единственным заметным исключением является целомическая выстилка в местах ответвления кольцевых дивертикулов от основной полости, где клетки основной полости

перизофагеального схожи с клетками дивертикулов и содержат пучки миофиламентов в базальной части (Рис. 21А).

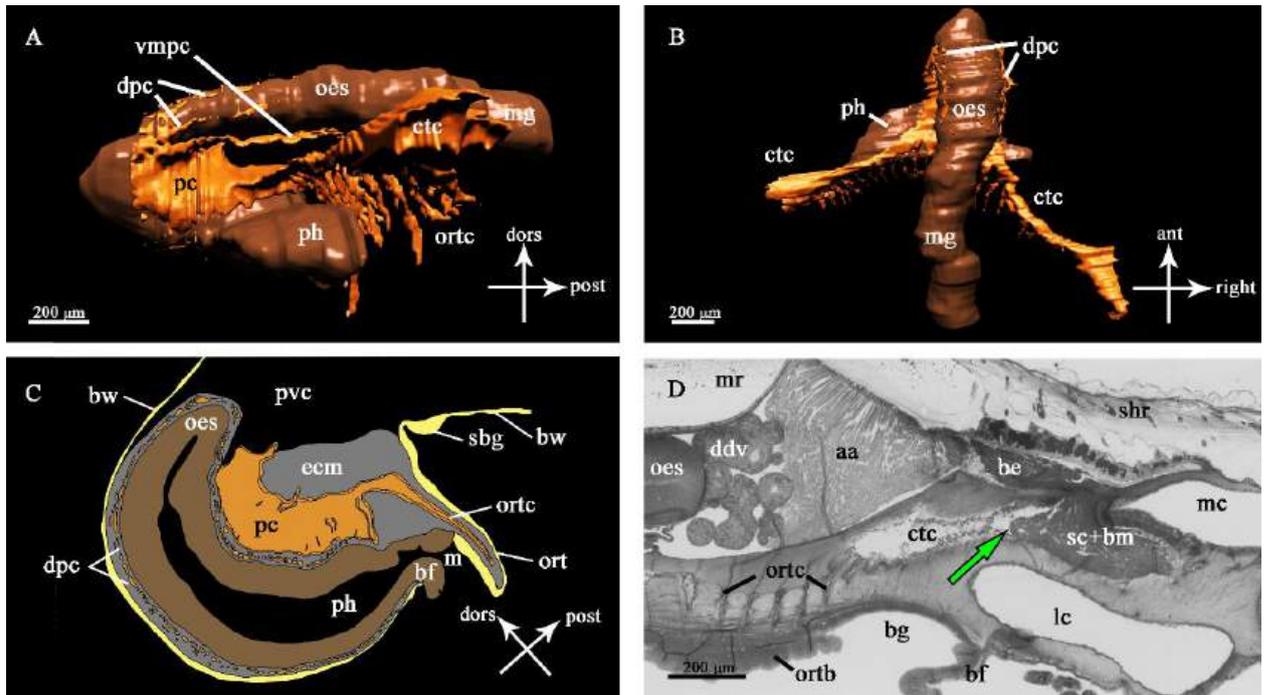


Рисунок 19. Расположение и организация перизофагеального целома. А – 3D-реконструкция по полутонким срезам, вид справа, В – 3D-реконструкция по полутонким срезам, вид с дорсальной стороны; С – схема сагиттального среза через перизофагеальный целома и пищевод; D – поперечный полутонкий срез через основание лофофора. Обозначения: aa – передний аддуктор; bf – брахиальная складка; be – брахиальный элеватор; bg – брахиальный (пищевой) желобок; bm – брахиальная мышца; bw – стенка тела; ctc – соединительный канал щупальцевого целома; ddv – пищеварительные дивертикулы; dpc – дивертикулы перизофагеального целома; ecm – внеклеточный матрикс; lc – большой брахиальный синус; m – ротовое отверстие; mc – мантийная полость; mg – желудок; mr – мантийный просвет; oes – пищевод; ort – околоротовые (оральные) щупальца; ortb – основания околоротовых (оральных) щупалец; ortc – целомические каналы околоротовых (оральных) щупалец; pc – перизофагеальный целома; ph – глотка; pvc – перивисцеральный (туловищный) целома; sbg – подглоточный ганглий; sc – малый брахиальный синус; shr – органический матрикс раковины; vmpc – дивертикул перизофагеального целома в вентральном мезентерии. Зелёной стрелкой обозначено условно место перехода соединительного канала щупальцевого целома в малый брахиальный синус.

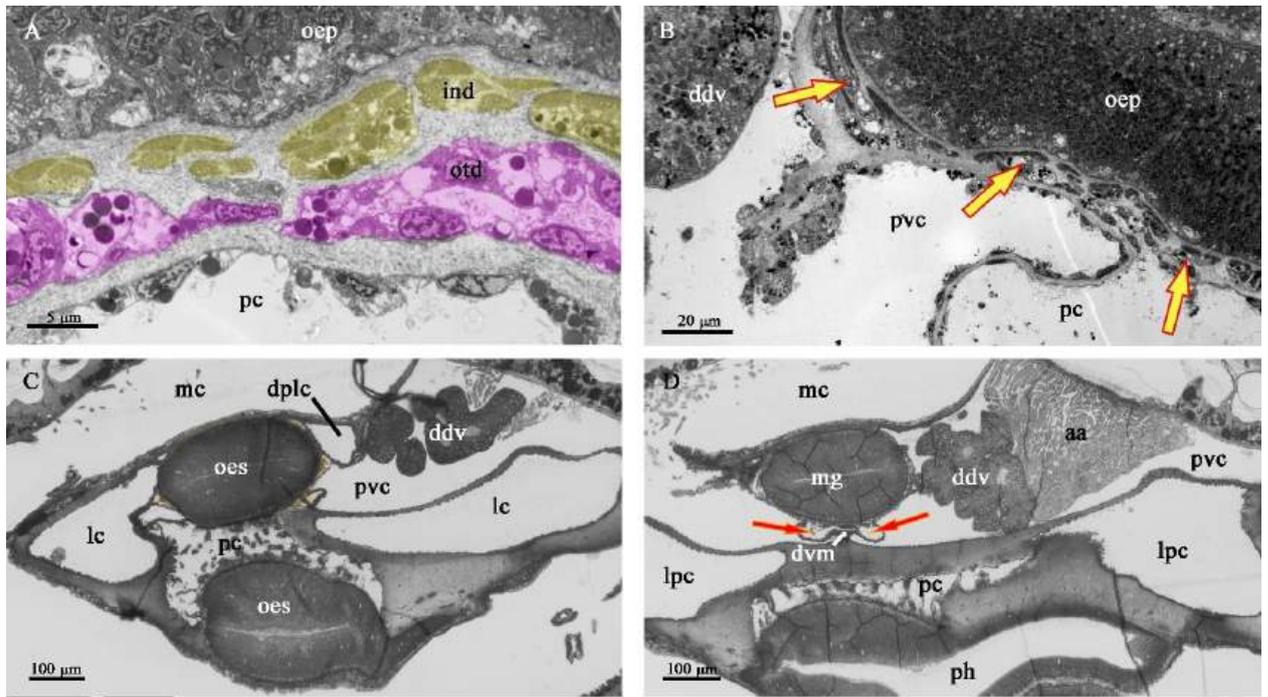


Рисунок 20. Организация перифофагеального целома. А – дивертикулы перифофагеального целома, ТЭМ, продольный срез; В – переход дивертикулов перифофагеального целома с вентральной стороны кишки на дорсальную, ТЭМ, продольный срез; С – локализация перифофагеального целома относительно пищевода и больших брахиальных синусов, поперечный полутонкий срез; D – продолжение перифофагеального целома в вентральной части дорсовентрального мезентерия. Обозначения: aa – передний аддуктор; ddv – пищеварительные дивертикулы; dplc – дорсальный вырост большого брахиального синуса; dvm – дорсовентральный мезентерий; ind – дивертикулы перифофагеального целома, внутренний ряд; lc – большие брахиальные синусы; lpc – латеральные части перифофагеального целома; mc – мантийная полость; mg – желудок; oer – эпителий пищевода; oes – пищевод; otd – дивертикулы перифофагеального целома, наружный ряд; pc – перифофагеальный целом; ph – глотка; pvc – перивисцеральный (туловищный) целом. Жёлтыми стрелками на рис. 20В обозначены дивертикулы перифофагеального целома, красными стрелками на рис. 20D – дивертикул перифофагеального целома в вентральной части дорсовентрального мезентерия.

Перитонеальные клетки со всех сторон перифофагеального целома обладают схожей морфологией и ультраструктурой (Рис. 22): они моноцилиарные микровиллярные, кубической или уплощённой формы, с развитым гранулярным ЭПР, электронно-плотными включениями.

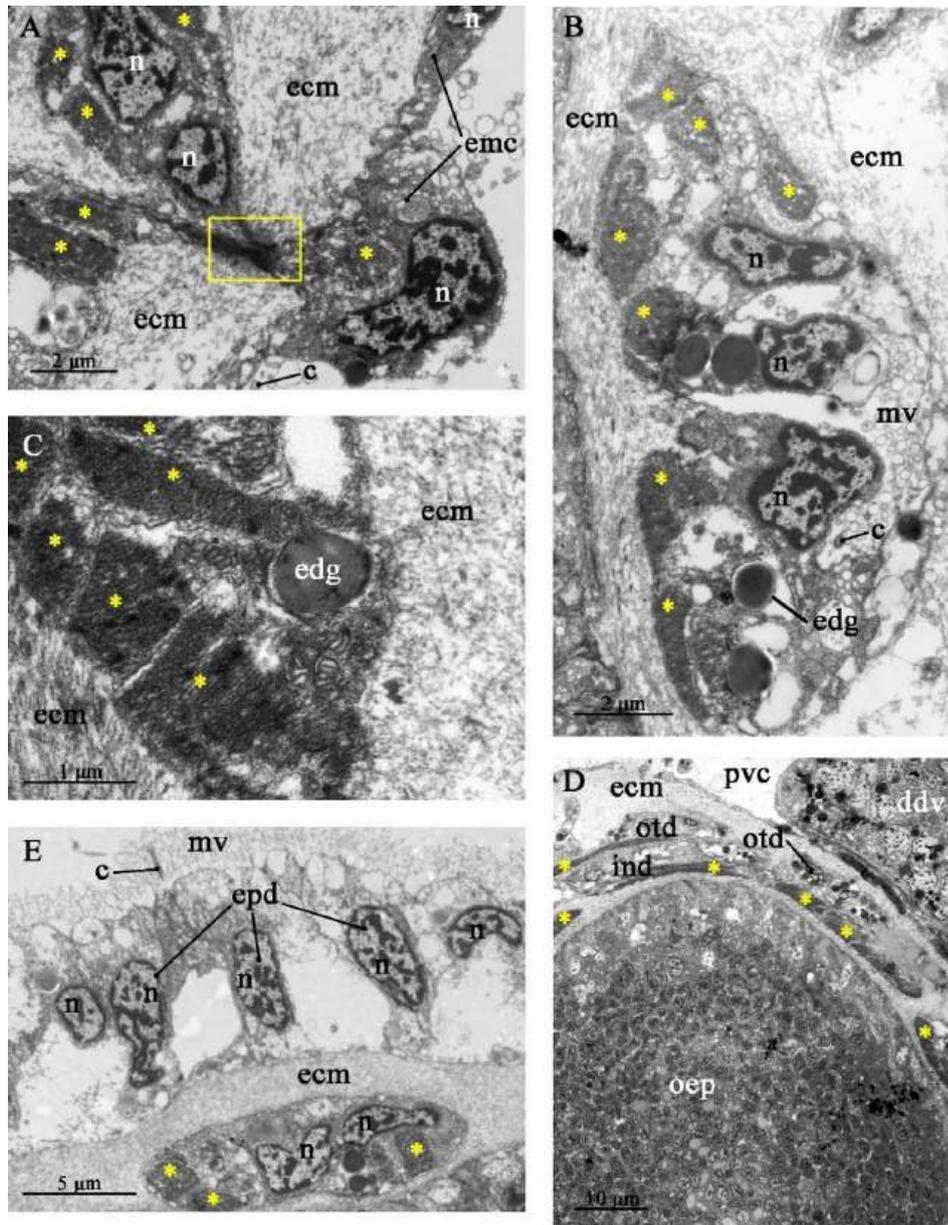


Рисунок 21. Ультраструктура дивертикулов перизофагеального целома, ТЭМ, продольные срезы. А – место соединения перизофагеального целома с дивертикулами наружного ряда; В – дивертикул наружного ряда вентральнее пищевода; С – дивертикул внутреннего ряда вентральнее пищевод; D – переход дивертикулов перизофагеального целома с вентральной стороны пищевода на дорсальную по бокам пищевода; E – дивертикул перизофагеального целома в основании брахиальной складки. Обозначения: c – жгутики, ddv – пищеварительный дивертикул; ecm – внеклеточный матрикс; edg – электронно-плотные включения; emc – миоэпителиальные клетки; epd – эпидермальные клетки; ga – аппарат Гольджи; ind – дивертикулы перизофагеального целома, внутренний ряд; mv – микроворсинки; n – ядра; oep – эпителий пищевода; otd – дивертикулы перизофагеального целома, наружный ряд; pvc – перивисцеральный (туловищный) целом. Звёздочками обозначено расположение миофиламентов.

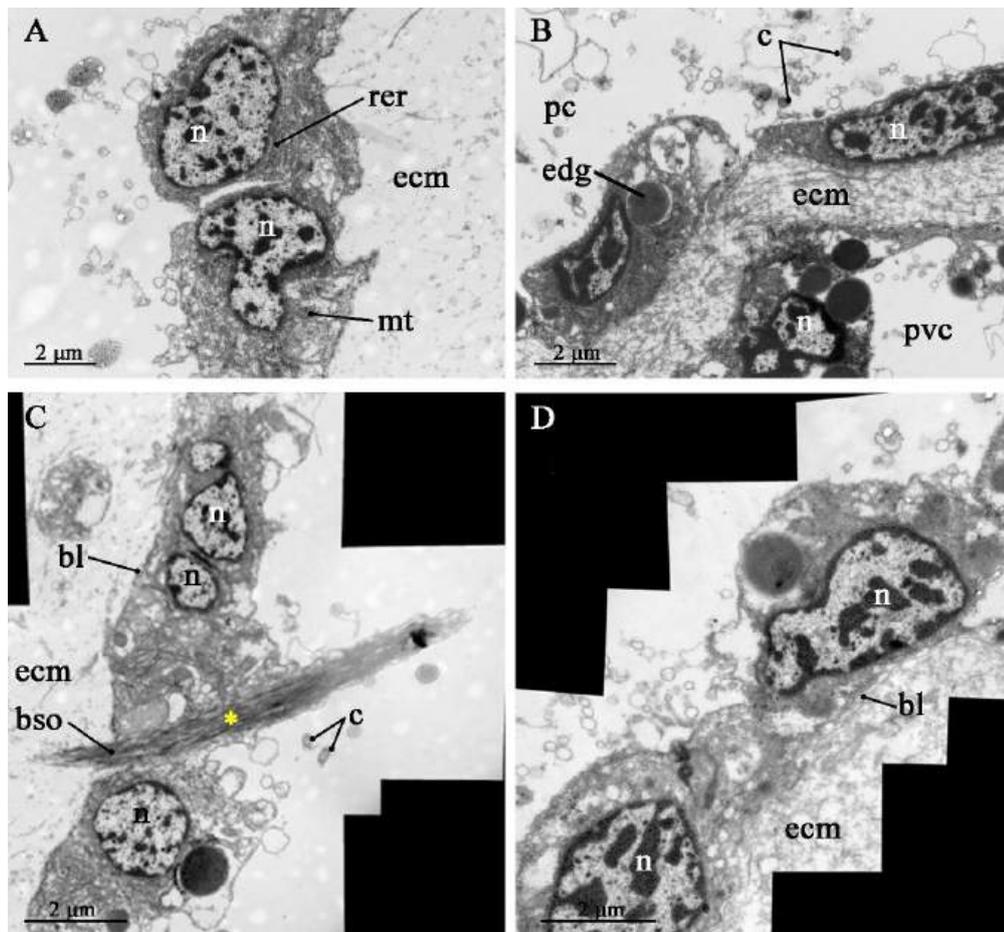


Рисунок 22. Ультраструктура выстилки основной полости перизофагеального целома, ТЭМ, продольные срезы. А – передняя сторона; В – дорсальная сторона; С – задняя сторона; D – вентральная сторона. Обозначения: bl – базальная пластинка; bso – базальный отросток миоэпителиальной клетки; с – жгутики; ecm – внеклеточный матрикс; edg – электронно-плотные включения; mt – митохондрии; n – ядра; pc – перизофагеальный целом; pvc – перивисцеральный (туловищный) целом; rer – гранулярный ЭПР. Звёздочкой обозначено расположение миофиламентов.

Интересной особенностью выстилки перизофагеального целома являются спорадически встречающиеся миоэпителиоциты, дорсо-вентрально ориентированные миофиламенты которых образуют пучки толщиной около 1 мкм, глубоко заякоривающиеся в подлежащем внеклеточном матриксе (Рис. 22С) и протягивающиеся в полость перизофагеального целома (Рис. 19С, 22С). Вероятно, эти мышечные тяжи пересекают перизофагеальный целом целиком сзади вперёд; впрочем, проследить такой полный мышечный тяж на срезах не удалось.

В задней части перизофагеальный целом относительно резко сужается и продолжается между складками вентральной части дорсовентрального мезентерия (Рис. 20D) таким образом, будто находится внутри этого мезентерия, что заставляет предположить гемоцельную природу этого пространства. Принадлежность этой полости именно перизофагеальному целому, а не гемоцелю, доказывается наличием внутренней выстилки (Рис. 20D) и выраженной связью её с перизофагеальным целомом, которая легко прослеживается на срезах при построении реконструкций (Рис. 14D).

Щупальцевые каналы околотротовых, наружных и внутренних щупалец устроены по общему плану (Рис. 23). Посередине каждого щупальца проходит щупальцевый сосуд, связанный соединительнотканной перемычкой с внеклеточным матриксом фронтальной стороны (Рис. 23A–D). Со фронтальной стороны сосуд соседствует с фронтальной мускулатурой из 3–5 клеток с каждой стороны от соединительнотканной перемычки (Рис. 23A), во внутренних щупальцах клетки фронтальной мускулатуры отчасти непосредственно выстилают щупальцевый сосуд с латеральных сторон (Рис. 23B). Латеральнее фронтальной мускулатуры щупальца проходят латерофронтальные щупальцевые мышцы (по 2–3 клетки с каждой стороны на одном уровне), различимые от фронтальной мускулатуры по тому, что они прилегают к стенке щупальцевого канала латеральными сторонами клеток. Фронтальная мускулатура щупалец поперечнополосатая, латерофронтальная содержит только гладкие мышечные волокна (Рис. 24). В основании щупальцевых каналов есть также выраженная абфронтальная мускулатура, хотя и значительно уступающая по мощности фронтальной и латерофронтальной (Рис. 23E). В средних и дистальных частях щупальцевого канала абфронтальная мускулатура практически не выражена и встречается спорадически только во внутренних щупальцах (Рис. 23B), нигде не достигая функционально значимого развития.

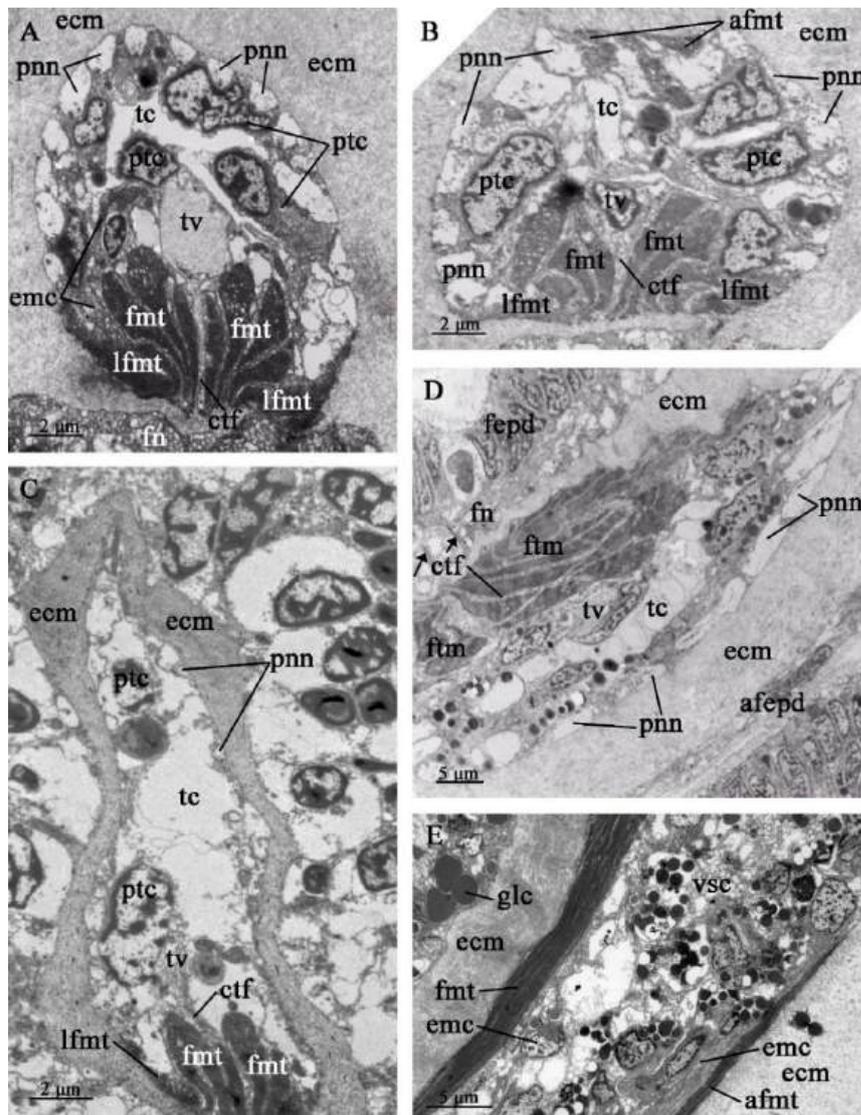


Рисунок 23. Ультраструктура щупальцевых целомических каналов, ТЭМ. А – целомический канал наружного щупальца, поперечный срез; В – целомический канал внутреннего щупальца, поперечный срез; С – целомический канал околоротового (орального) щупальца, поперечный срез; D – целомический канал околоротового (орального) щупальца, продольный срез в основании, E – целомический канал наружного щупальца, продольный разрез в основании. Обозначения: afepd – абфронтальный эпидермис; afmt – абфронтальная мускулатура щупальца; ctf – соединительнотканная пластинка, соединяющая внеклеточный матрикс щупальца с щупальцевым сосудом; ecm – внеклеточный матрикс; emc – миоэпителиальные клетки; fepd – фронтальный эпидермис; fmc – фронтальная мускулатура щупальца; fn – фронтальный щупальцевый нерв; glc – глобулярные клетки; lfmc – латерофронтальная мускулатура щупальца; pnn – перитонеальные нейриты; ptc – перитонеальные клетки; tc – щупальцевый канал; tv – щупальцевый сосуд. Стрелками обозначены тонофибриллы эпидермиса.

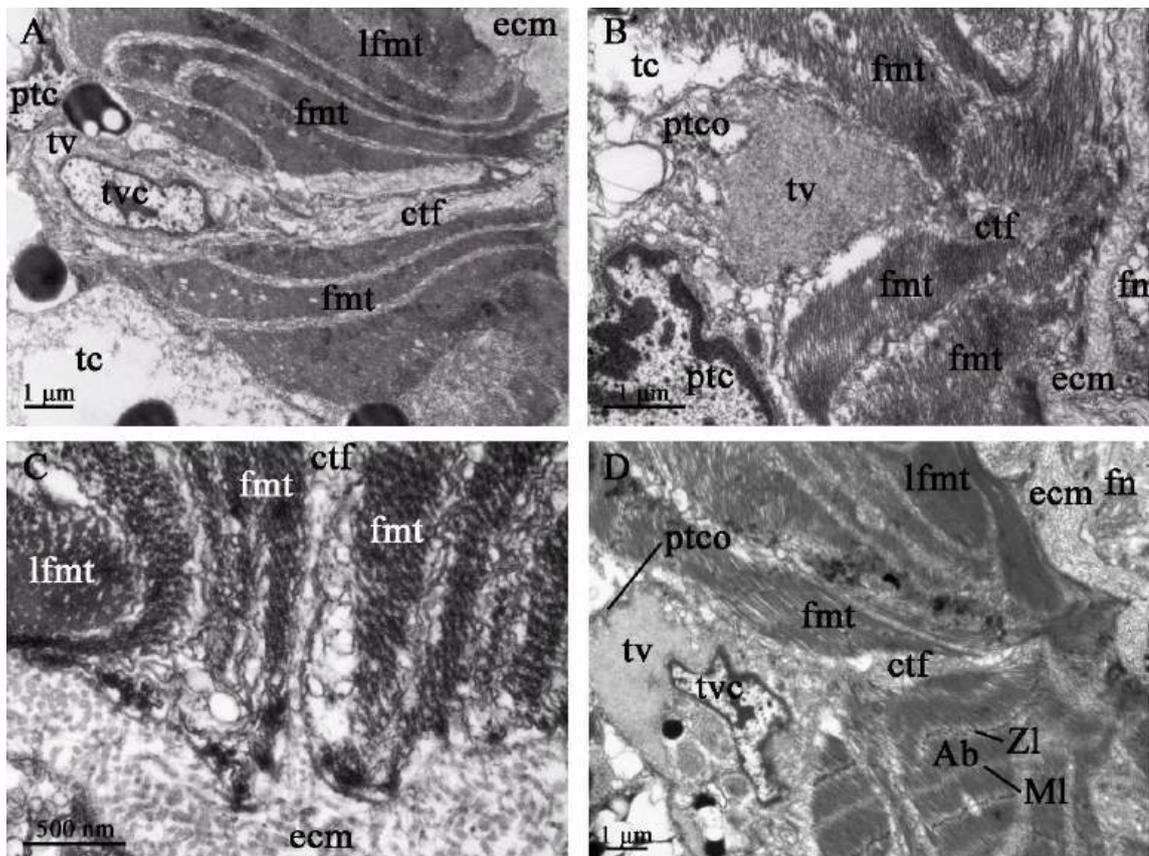


Рисунок 24. Ультраструктура фронтальной и латерофронтальной мускулатуры щупалец, ТЭМ, поперечные срезы. А–С – наружные щупальца, D – внутреннее щупальце. Обозначения: Ab – А-диск; ctf – соединительнотканная пластинка, соединяющая внеклеточный матрикс щупальца с щупальцевым сосудом; ecm – внеклеточный матрикс; fmt – фронтальная мускулатура щупальца; fn – фронтальный щупальцевый нерв; lfmt – латерофронтальная мускулатура щупальца; Ml – М-линия; ptc – перитонеальные клетки; ptco – отростки перитонеальных клеток; tc – щупальцевый целомический канал; tv – щупальцевый сосуд; tvc – клетка в щупальцевом сосуде; Zl – Z-линия.

Латеральные стороны щупальцевых каналов покрыты плоскими перитонеальными клетками, от которых отходят многочисленные отростки, прилегающие в том числе к брахиальному сосуду с абфронтальной и латеральных сторон (Рис. 23С,D, 24В). В основаниях перитонеальных клеток проходят тонкие перитонеальные нейриты диаметром не более 1-2 мкм с электронно-плотной цитоплазмой, заполненной микротрубочками (Рис. 23А–D).

4.3.3. Целомическая система туловища и мантии

1. Парные фронтальные целомические камеры – это наиболее передние компартменты целомической системы туловища и мантии; они проходят от дорсального листка мантии спереди до основания лофофора сзади почти параллельно друг другу, слегка расходясь друг от друга по мере приближения к основанию лофофора (Рис. 25). Слой соединительной ткани, ограничивающий фронтальную камеру, составляет единое целое с соединительнотканым слоем дорсального листка мантии (Рис. 25С,D), из-за чего фронтальные камеры на первый взгляд кажутся выступающими мантийными синусами, однако связь фронтальных камер с настоящими мантийными синусами или с другими участками перивисцерального (туловищного) целома нигде не прослеживается. С основанием лофофора фронтальные камеры соединяются около дорсальных выростов больших брахиальных синусов, отделяясь от них небольшой (около 10 мкм) соединительнотканной перегородкой (Рис. 25D). Почти на всём протяжении фронтальные камеры имеют форму овальной трубки, слегка уплощённой дорсовентрально таким образом, что в ширине (в медио-латеральном направлении) она достигает около 100 мкм, а в высоте (в дорсо-вентральном направлении) не более 80 мкм (Рис. 25С,D). К заднему концу (вблизи дорсальных выростов больших брахиальных синусов) фронтальные камеры уплощаются ещё сильнее, при этом расширяясь в медио-вентральном направлении.

Целомическая выстилка фронтальных целомических камер представляет собой сильно разросшийся миоэпителий, занимающий практически весь просвет целомической полости (Рис. 25С,D, 26А) и составляющий единую мышцу – брахиальный протрактор (см. раздел 4.4). Миофиламенты каждого брахиального протрактора ориентированы вдоль фронтальной камеры, в передне-заднем направлении (Рис. 26). Центральные расположенные миоэпителиальные клетки брахиального протрактора соединяются с

базальной пластинкой отростками, маргинальные клетки – широким основанием (Рис. 26В).

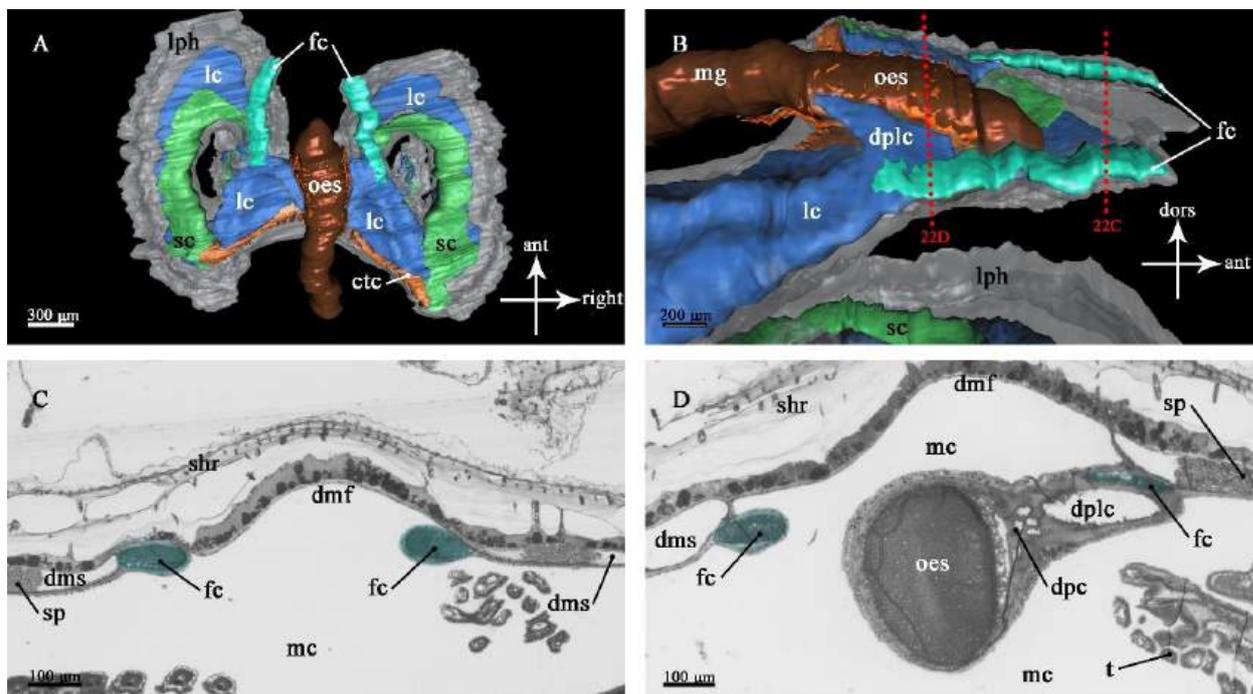


Рисунок 25. Взаиморасположение фронтальных целомических камер и прочих компарментов целомической системы. А – 3D-реконструкция по полутонким срезам, вид с дорсальной стороны; В – 3D-реконструкция по полутонким срезам, вид справа; С, D – поперечные полутонкие срезы. Обозначения: ctc – соединительный канал щупальцевого целома; dmf – дорсальный листок мантии; dms – дорсальный мантийный синус; dpc – дивертикулы перизофагеального целома; dplc – дорсальные выросты больших брахиальных синусов; fc – фронтальные камеры, lc – большие брахиальные синусы; lph – руки лофофора; mc – мантийная полость; oes – пищевод; mg – желудок; sc – малые брахиальные синусы; shr – органический матрикс раковины; sp – сперматоциты; t – щупальца. Красным пунктиром на рис. 25В обозначены плоскости срезов 25С и 25D.

2. Перивисцеральный (туловищный) целом – наиболее крупный целомический компармент *N. anomala*. Он занимает большую часть туловища, за исключением мест прохождения задних аддукторов (см. ниже) и окружает пищеварительный тракт, за исключением глотки и пищевода, окружённых перизофагеальным целомом, и наиболее задней части ректума, окружённой анальной камерой (Рис. 12, 13); от перивисцерального целома ответвляются дорсальные и вентральные мантийные синусы (Рис. 13).

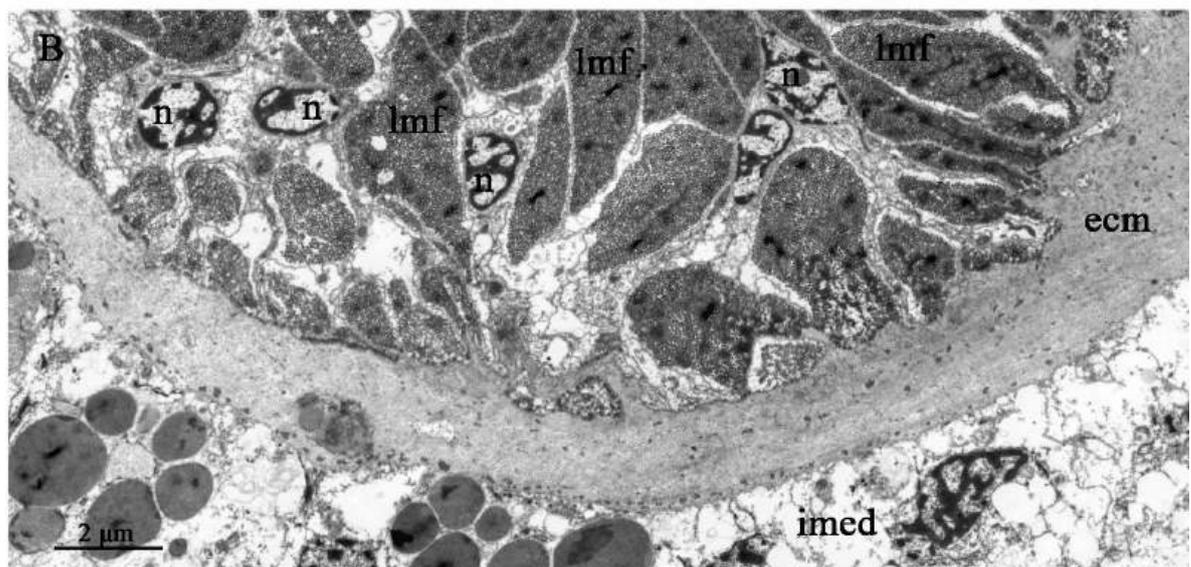
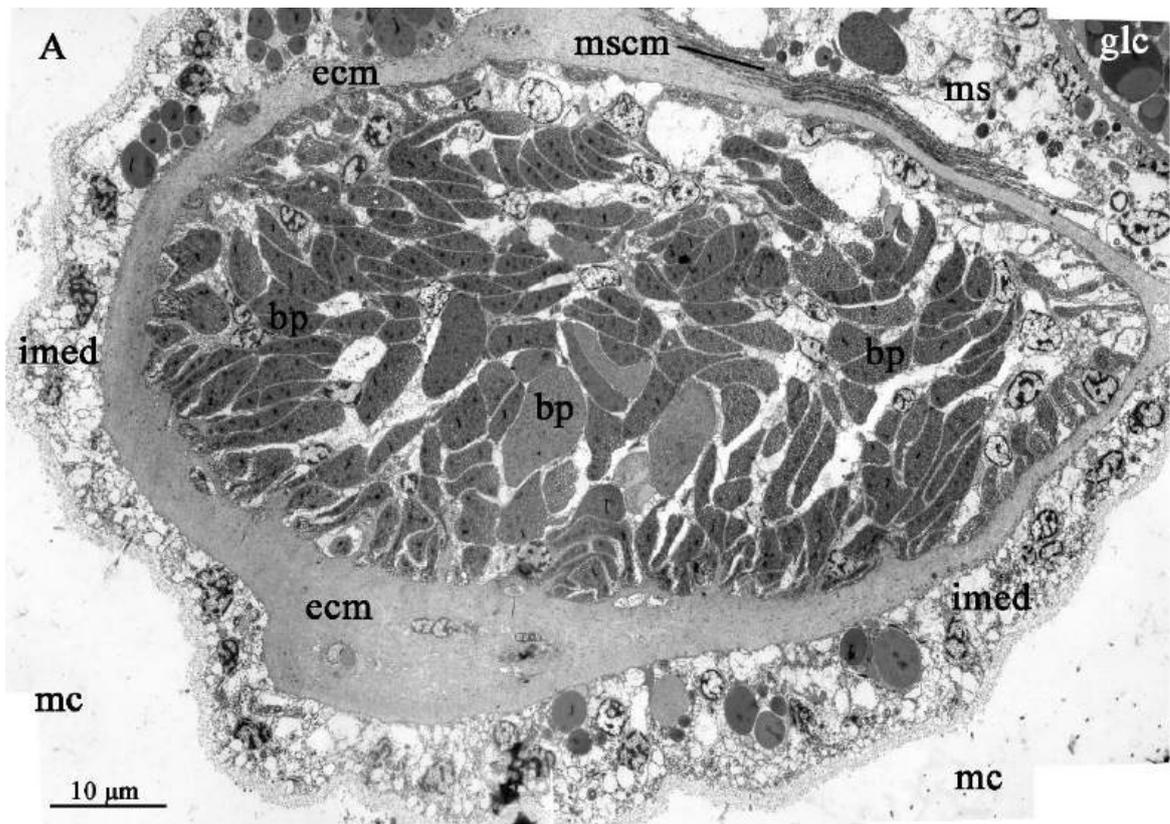


Рисунок 26. Организация фронтальных целомических камер, ТЭМ, поперечные срезы. А – общий вид; В – тот же срез, увеличенная латеральная сторона. Обозначения: bp – брахиальные протракторы; ecm – внеклеточный матрикс; glc – глобулярные клетки; imed – внутренний мантийный эпидермис; lmf – продольные мышечные волокна; mc – мантийная полость; ms – мантийный синус; mscm – кольцевые мышечные пучки мантийного синуса; n – ядра.

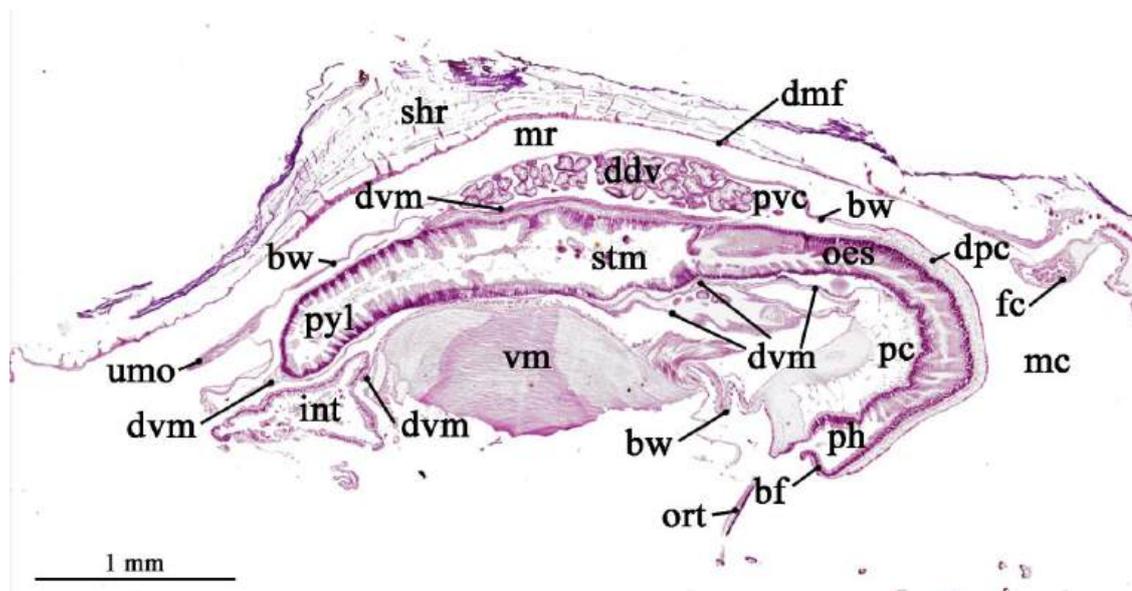


Рисунок 27. Сагиттальный гистологический срез. Обозначения: bf – брахиальная складка; bw – стенка тела; ddv – пищеварительные дивертикулы; dmf – дорсальный листок мантии; dpc – дивертикулы перизофагеального целома; dvm – дорсовентральный мезентерий; fc – фронтальная целомическая камера; int – задняя кишка; mc – мантийная полость; mr – мантийный просвет; oes – пищевод; ort – околоротовые (оральные) щупальца; pc – перизофагеальный целом; ph – глотка; pvc – перивисцеральный (туловищный) целом; pyl – кишечник; shr – органический матрикс раковины; stm – желудок; vm – вентральное возвышение соединительной ткани; umo – вырост перивисцерального целома, содержащий непарную медиальную мышцу.

Перивисцеральный целом *N. anomala* разделён полным на большем своём протяжении дорсовентральным мезентерием, соединяющим пищеварительный тракт с дорсальной и вентральной стенками тела (Рис. 13А,В, 28). В области кишечника и прямой кишки, где пищеварительный тракт образует петлю, загибаясь сперва налево и вперёд, а затем поворачивая направо и назад, дорсовентральный мезентерий повторяет эти изгибы, соединяя в этой области не только пищеварительный тракт со стенками тела, но и разные участки петли пищеварительного тракта друг с другом (Рис. 28В).

Латерально пищеварительный тракт соединён со стенками тела парой неполных илеопариетальных мезентериев, представляющих собой тонкие ленты, косо подходящие к стенкам тела и несущие воронки метанефридиев

(Рис. 28, 29). Илеопариетальные мезентерии не разделяют перивисцеральный целом полностью (Рис. 28). Каждый илеопариетальный мезентерий отходит от места перехода желудка в кишечник и в этой же области разделяется на две ветви: переднюю и заднюю (Рис. 28, 29; *ipm1* и *ipm2* соответственно). Передние ветви направлены к латеральным стенкам тела, слегка скашиваясь вперёд, несут воронки метанефридиев (Рис. 28, 29); задняя ветвь ориентирована во фронтальной плоскости, проходит вдоль кишечника латерально и назад (Рис. 28), поднимаясь к дорсальной стенке туловища (Рис. 29) и сливаясь с передне-медиальной стенкой целомической камеры заднего аддуктора (Рис. 28А,В).

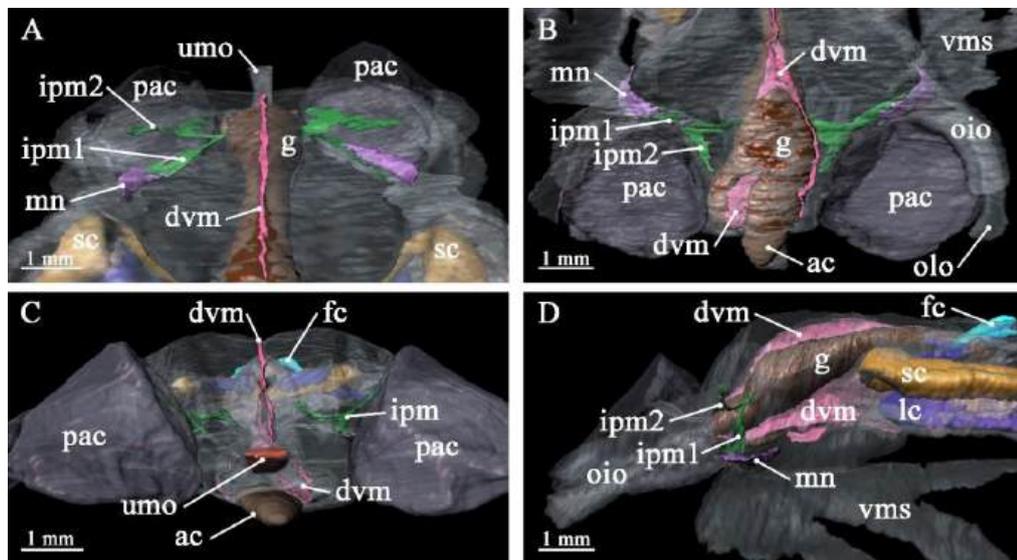


Рисунок 28. 3D-реконструкции туловищных целомов, демонстрирующие расположение мезентериев и метанефридиев. А – вид спереди дорсально; В – вид с дорсальной стороны, задняя часть туловища; С – вид сзади; D – вид справа вполоборота. Обозначения: *ac* – анальная целомическая камера; *dvm* – дорсовентральный мезентерий; *fc* – фронтальные целомические камеры; *g* – пищеварительный тракт; *ipm* – илеопариетальный мезентерий; *ipm1* – передняя часть илеопариетального мезентерия; *ipm2* – задняя часть илеопариетального мезентерия; *lc* – большие брахиальные синусы; *mn* – метанефридий; *oio* – выросты перивисцерального целома, заключающие внутренние косые мышцы; *olo* – выросты перивисцерального целома, заключающие латеральные косые мышцы; *pac* – камеры задних аддукторов; *sc* – малые брахиальные синусы; *vms* – вентральные мантийные синусы; *umo* – вырост перивисцерального целома, заключающий непарную медиальную мышцу.

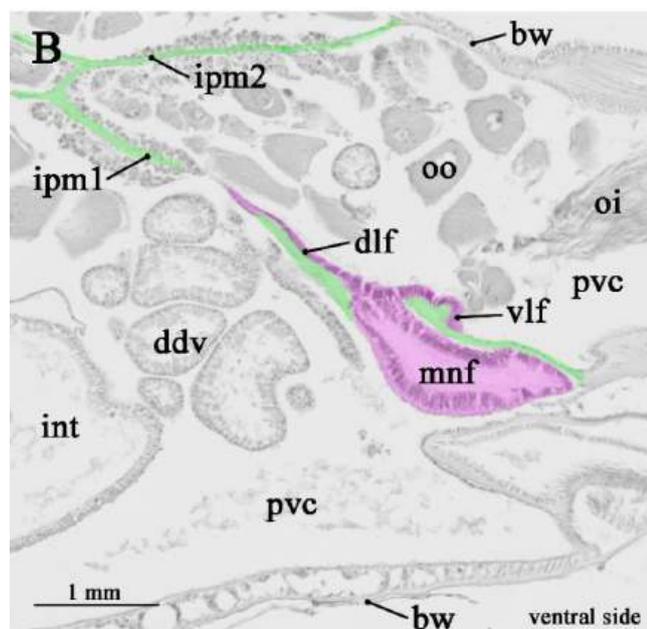
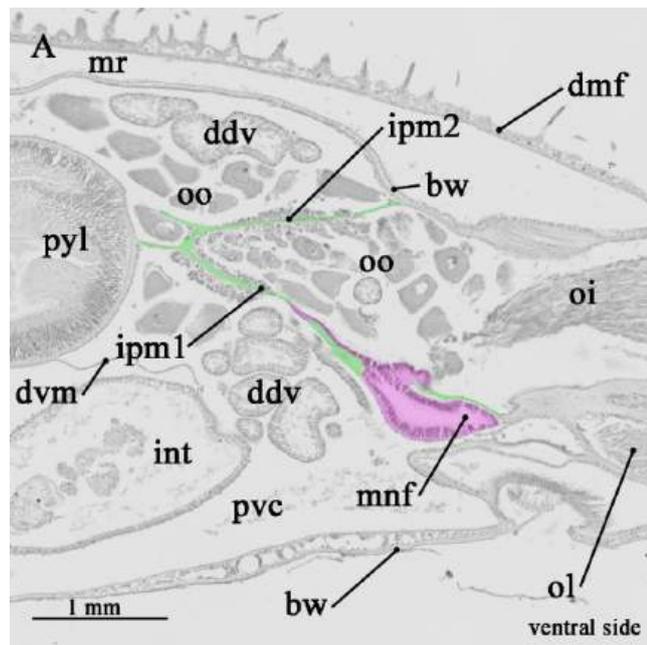


Рисунок 29. Гистологическая организация илеопариетальных мезентериев и метанефридиев. А – поперечный гистологический срез в области воронки метанефридия; В – то же, увеличено. Обозначения: bw – стенка тела; ddv – пищеварительные дивертикулы; dlf – дорсальная губа воронки метанефридия; dmf – дорсальный листок мантии; dvm – дорсовентральный мезентерий; int – задняя кишка; mnf – воронка метанефридия; mr – мантийный просвет; ipm1 – передняя часть илеопариетального мезентерия; ipm2 – задняя часть илеопариетального мезентерия; oi – внутренние косые мышцы; ol – латеральные косые мышцы; oo – ооциты; pvc – перивисцеральный целом; pyl – кишечник; vlf – вентральная губа воронки метанефридия. Зелёным цветом выделен илеопариетальный мезентерий, фиолетовым – метанефридий.

Воронка метанефридия имеет сложное строение: помимо основной части воронки, висящей на илеопариетальном мезентерии и проходящим через него (Рис. 29), она включает в себя две вытянутые вдоль илеопариетального мезентерия губы – дорсальную и вентральную (Рис. 29). Короткие каналы каждого метанефридия проходят латерально и вперёд, под небольшим углом к плоскости передней ветви латерального мезентерия, сильно сужаются и открываются нефропорами на передне-латеральных сторонах туловища (Рис. 28).

Перивисцеральный целом и туловище в целом имеют неправильную форму (Рис. 12, 13, 28), обусловленную многочисленными выростами, как в мантию (мантийные синусы, Рис. 13), так и выросты в стороны, содержащие различные мышцы и соответствующие форме этих мышц (Рис. 28; подробнее см. раздел 4.4). Ультраструктура перивисцерального целома различается в различных участках, хотя по большей части представляет собой простой миоэпителий (Рис. 30–34).

Выстилка перивисцерального целома у стенок тела представляет собой миоэпителий, высота которого варьируется от 4 до 15 мкм (Рис. 30). Данный миоэпителий имеет выраженную мышечную часть, свободная от миофиламентов цитоплазма, содержащая ядра, занимает небольшую апикальную часть клеток (Рис. 30). Миофиламенты в основном ориентированы продольно, вдоль передне-задней оси (Рис. 30А,С,Д); лишь в задней части перивисцерального целома в латеро-дорсальной и латеральной зонах миофиламенты ориентированы дорсо-вентрально (Рис. 30С); здесь же клетки имеют наибольшую высоту, которая доходит до 30-40 мкм (Рис. 30С).

Целотелий перивисцерального целома покрывает все части дорсовентрального мезентерия (Рис. 31А,В). Дорсальный мезентерий покрыт относительно невысокими (до 4-5 мкм) миоэпителиальными клетками, миофиламенты которых ориентированы продольно (Рис. 31А). Вентральный

мезентерий выстлан плоскими (высотой до 2-3 мкм) кубическими перитонеальными клетками (Рис. 31В).

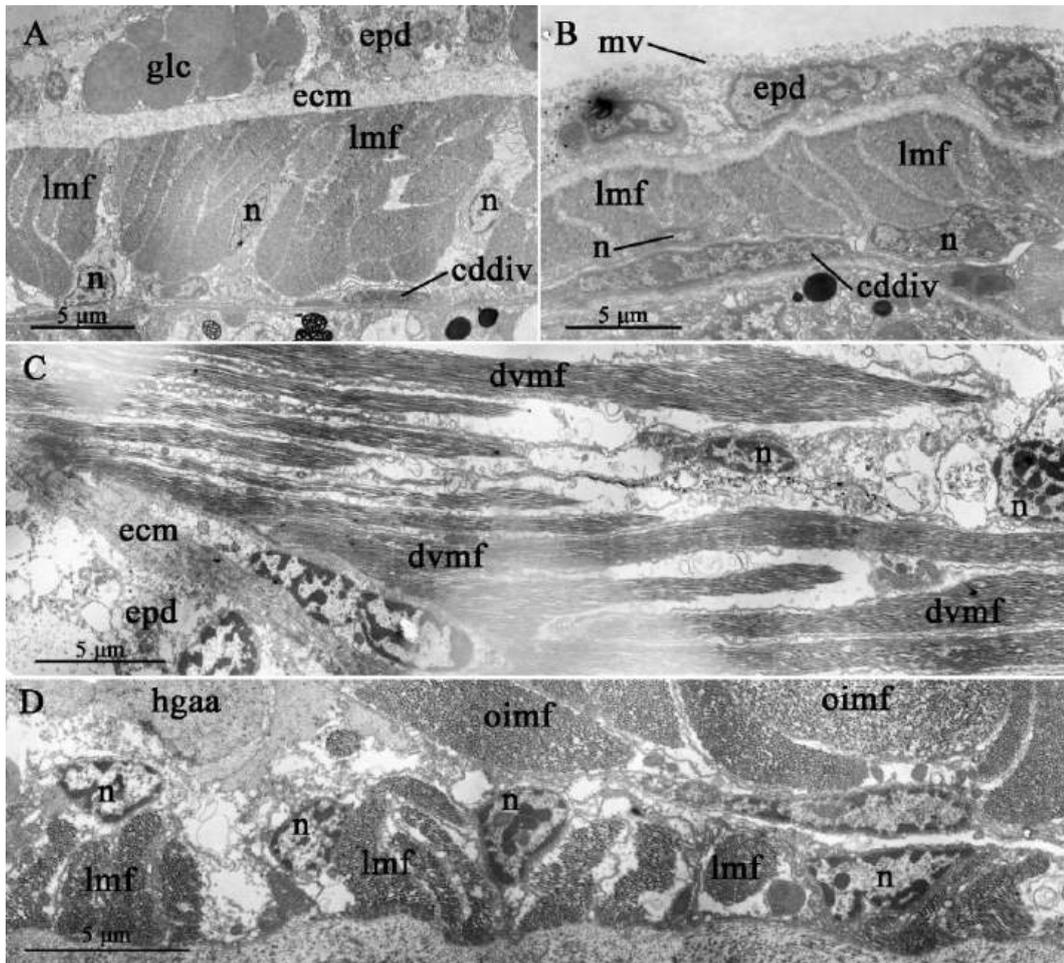


Рисунок 30. Ультраструктура выстилки перивисцерального (туловищного) целома, ТЭМ, поперечные срезы. А – дорсальная выстилка в области желудка; В – латеральная выстилка в области желудка; С – латеро-дорсальная выстилка в задней части перивисцерального целома; D – вентральная выстилка в области желудка. Обозначения: cddiv – клетки целомической обкладки пищеварительных дивертикулов; dvmf – дорсовентральные мышечные волокна; ecm – внеклеточный матрикс; epd – эпидермальные клетки; glc – глобулярные клетки; hgaa – аморфная часть переднего аддуктора; lmf – продольные мышечные волокна; mv – микроворсинки; n – ядра; oimf – мышечные волокна внутренней косой мышцы.

Как обкладка желудка, так и обкладка пищеварительных дивертикулов представлена плоским миоэпителием, миофиламенты которого ориентированы в основном концентрически (Рис. 31С, D). В выстилке желудка миофиламенты занимают в том числе тела клеток, прилегая к продольно

вытянутому ядру (Рис. 31С), а в случае пищеварительных отростков концентрические мышечные волокна проходят в тонких (не более 1 мкм) отростках клеток, стелющихся по поверхности дивертикула (Рис. 31D).

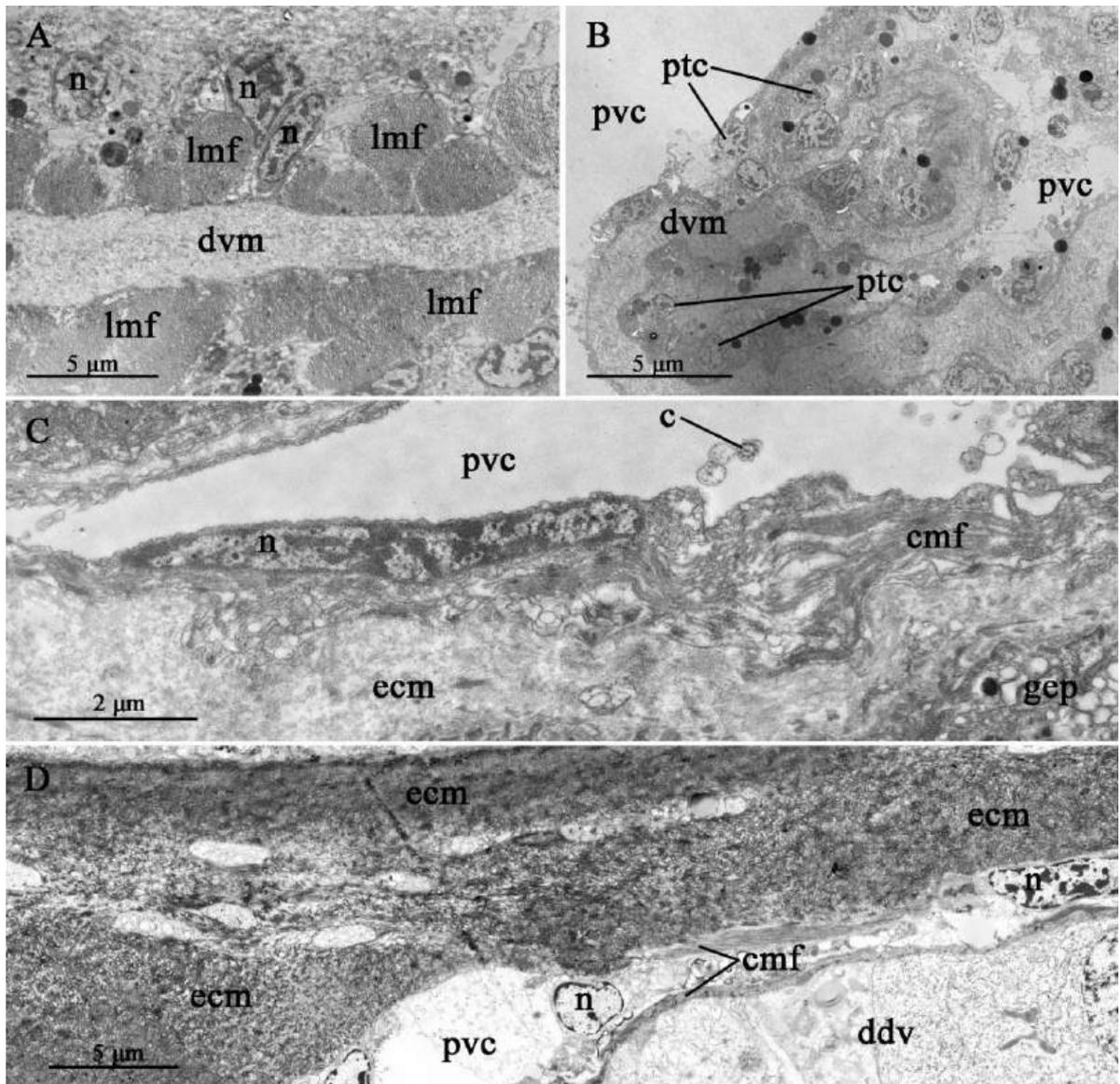


Рисунок 31. Ультраструктура выстилки перивисцерального (туловищного) целома на мезентериях и пищеварительном тракте, ТЭМ, поперечные срезы. А – выстилка дорсальной части дорсовентрального мезентерия; В – выстилка вентральной части дорсовентрального мезентерия; С – обкладка дорсолатеральной стороны желудка; D – обкладка вентральной стороны желудка. Обозначения: с – жгутики; cmf – кольцевые мышечные волокна; ddv – пищеварительный дивертикул; dvm – дорсовентральный мезентерий; ecm – внеклеточный матрикс; lmf – продольные мышечные волокна; mger – эпителий желудка; n – ядра; ptc – перитонеальные клетки; pvc – перивисцеральный (туловищный) целом.

Задний непарный вырост перивисцерального целома, проходящий между камерами задних аддукторов (Рис. 13А, 28А,С), выстлан высоким (до 30 мкм) миоэпителием (Рис. 32А–С). Упомянутый миоэпителий, занимающий в проксимальной части заднего выроста большую часть объёма целомического канала, составляет так называемую непарную медиальную мышцу (см. раздел 4.4).

Примечательно, что задний непарный вырост перивисцерального целома содержит продолжение дорсовентрального мезентерия, отходящее от пищеварительного тракта у наиболее заднего участка кишечника, образующего петлю (Рис. 32А–С,Е; на реконструкциях не показан). В дистальной части заднего непарного выроста этот мезентерий неполный, разделён на большую (до 20 мкм в длину) дорсальную и меньшую (5-10 мкм в длину) вентральную части, к которым прикрепляются миоэпителиальные клетки такого же строения, как на стенках заднего непарного выроста (Рис. 32В,С); апикальные перитонеальные клетки в области мезентериев не отмечаются.

В проксимальной части заднего непарного выроста дорсовентральный мезентерий представляет собой полную перегородку (Рис. 32Е), разделяющую задний непарный вырост на две примерно равные части; непарная медиальная мышца, таким образом, также разделяется на две части. Помимо неполного дорсовентрального мезентерия толщиной до 6-7 мкм, задний непарный вырост в данной области также разделён немногочисленными (по 2-3 с каждой стороны от мезентерия) соединительнотканными перегородками толщиной до 2 мкм, к которым крепятся миоэпителиальные клетки (Рис. 32D).

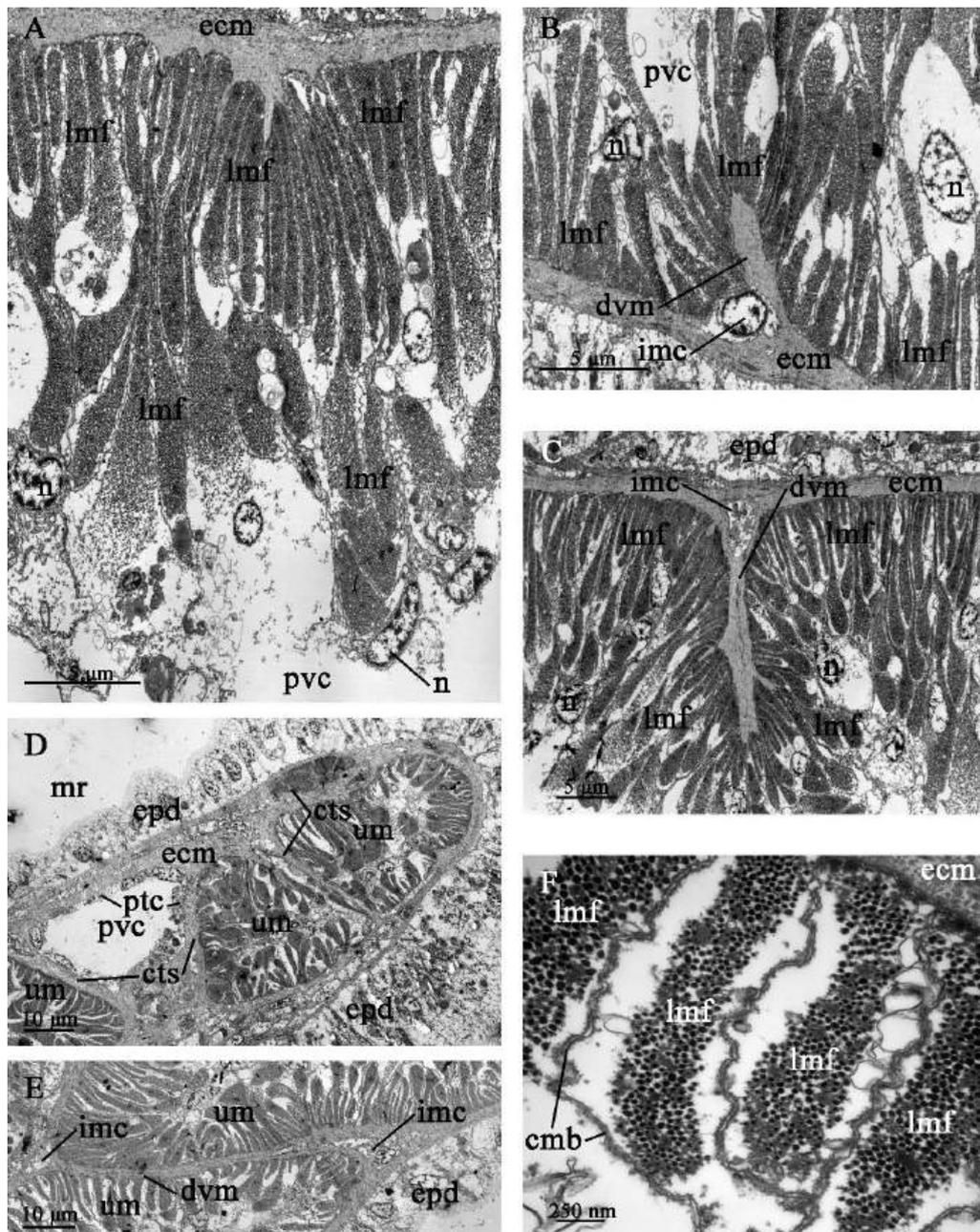


Рисунок 32. Структура выстилки заднего выроста перивисцерального (туловищного) целома, содержащего непарную медиальную мышцу, ТЭМ, поперечные срезы. А–С – миоэпителий дистальной части заднего выроста; D, E – проксимальная часть заднего выроста с соединительнотканными перегородками и полным мезентерием; F – ультраструктура миоэпителия заднего выроста. Обозначения: cmb – клеточные мембраны; cts – соединительнотканые перегородки; dvm – дорсовентральный мезентерий; ecm – внеклеточный матрикс; epd – эпидермальные клетки; imc – клетка в соединительной ткани мезентерия; lmf – продольные мышечные волокна; mr – мантийный просвет; n – ядра; ptc – перитонеальные клетки; pvc – перивисцеральный (туловищный) целом; um – непарная медиальная мышца.

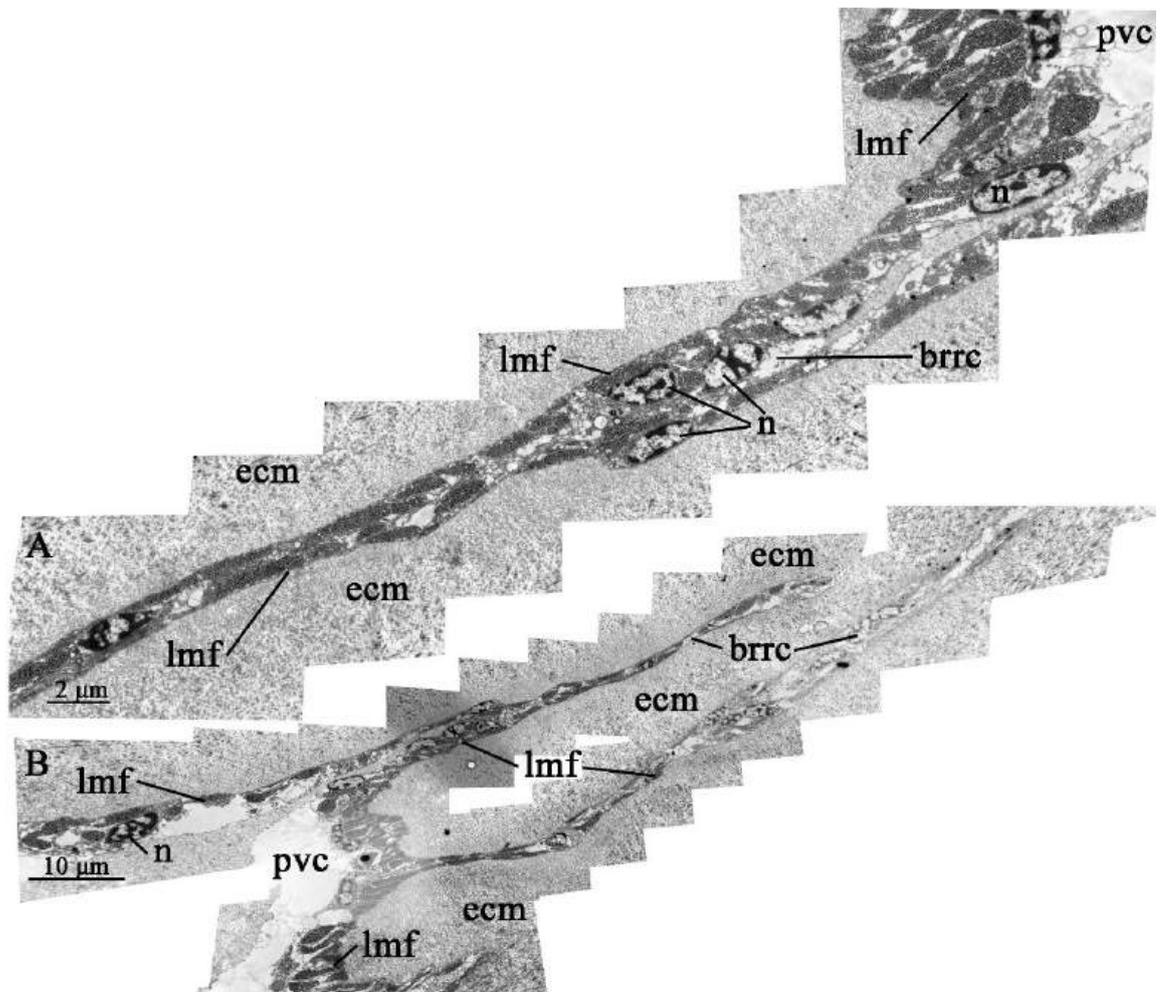


Рисунок 33. Структура «брахиальных ретракторов», ТЭМ, поперечные срезы. А – структура канала «брахиального» ретрактора»; В – общий вид «брахиальных ретракторов» в связи с основной полостью перивисцерального (туловищного) целома. Обозначения: brrc – каналы «брахиальных ретракторов»; ecm – внеклеточный матрикс; lmf – продольные мышечные волокна; n – ядра; pvc – перивисцеральный (туловищный) целом.

В передне-дорсальной части от перивисцерального целома отходят узкие латеральные каналы в сильно утолщённую в этом месте соединительную ткань стенки тела (Рис. 33). Каналы практически полностью заполнены вытянутыми миоэпителиальными клетками (Рис. 33А), представляющими собой продолжение дорсальной миоэпителиальной выстилки основной полости (Рис. 33В); миофиламенты, занимающие базальную и среднюю части клеток в каналах, ориентированы в передне-заднем направлении, так же как и основной полости перивисцерального целома. Эти каналы и их миоэпителиальная

выстилка представляют собой так называемые «брахиальные ретракторы» (см. раздел 4.4).

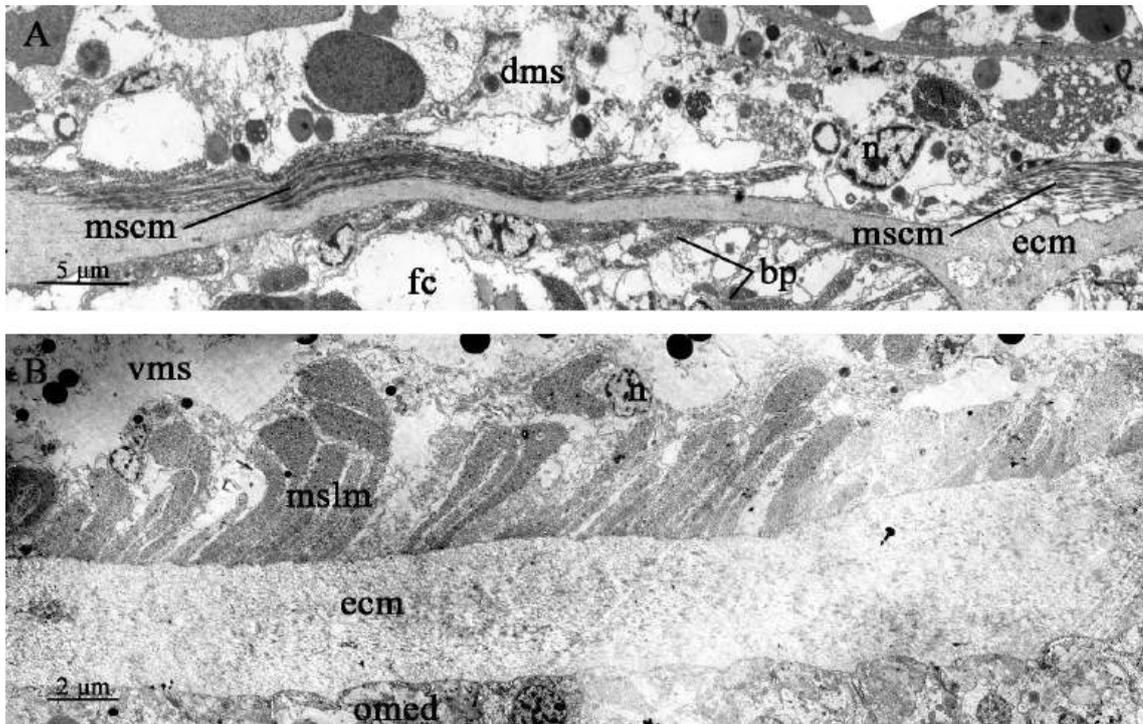


Рисунок 34. Структура выстилки мантийных синусов, ТЭМ, поперечные срезы. А – дорсальный мантийный синус около фронтальных камер, внутренняя сторона; В – вентральный мантийный синус в области пересечения косых мышц, наружная сторона. Обозначения: br – брахиальные протракторы; dms – дорсальный мантийный синус; ecm – внеклеточный матрикс; mscm – кольцевые мышечные волокна мантийного синуса; mslm – продольные мышечные волокна мантийного синуса; n – ядра; omed – наружный мантийный эпидермис; vms – вентральный мантийный синус.

Дорсальные мантийные синусы отходят от перивисцерального целома в дорсальный листок мантии спереди, вентральные мантийные синусы отходят в вентральный листок мантии позади передних аддукторов, на уровне прикрепления илеопариетальных мезентериев к стенкам тела (Рис. 13, 28D). Внутренние стенки мантийных синусов выстланы миоэпителиальными клетками, цитоплазма которых в большей части занята миофиламентами (Рис. 34); в дорсальных мантийных синусах миофиламенты этих клеток ориентированы концентрически (Рис. 34А), в вентральных – продольно (Рис.

34В). Во всех случаях миоэпителиальная выстилка мантийных синусов невысокая, высотой до 6 мкм (Рис. 31).

У взрослых особей *N. anomala* перивисцеральный целом во многих местах заполнен созревающими гаметами («гаметогенной тканью») или зрелыми гаметами (Рис. 29, 35). У изученных особей, как самок, так и самцов, гаметогенная ткань заполняет проксимальные части дорсальных и вентральных мантийных синусов, а также прикрепляется спереди и сзади к илеопариетальным мезентериям, особенно сильно разрастаясь на его задней части (Рис. 29, 35). На срезах зачастую наблюдается плотное соприкосновение созревающих гамет и пищеварительных дивертикулов (Рис. 29).

3. Парные камеры задних аддукторов располагаются в задней части туловища латеральнее анальной камеры и центральной части перивисцерального целома, полностью отделены от перивисцерального и других целомов (Рис. 12, 13, 28В). Передние стенки этих камер сливаются с задними частями илеопариетальных мезентериев (Рис. 28В). Латеральные камеры задних аддукторов располагаются в выросты перивисцерального целома, заключающие в себе задние части внутренних и латеральных косых мышц (Рис. 28В). Камеры задних аддукторов имеют неправильную форму: с вентральной стороны, где их поверхность прилежит к вентральной створке раковины, они совершенно плоские (Рис. 13В), с дорсальной стороны они обладают заметным гребнем, проходящим наискосок спереди назад таким образом, что переднее окончание гребня направлено латерально, а заднее – медиально (Рис. 13А).

Камеры задних аддукторов названы так по мышцам, расположенным в них и занимающим большой объем полостей, рассматриваемых целомических камер (подробнее см. раздел 4.4). Соответственно, целомическая выстилка камер задних аддукторов с дорсальных и вентральных сторон как таковая отсутствует: её заменяют прикрепления задних аддукторов соответственно к дорсальной и вентральной створке раковины (подробнее см. раздел 4.4).

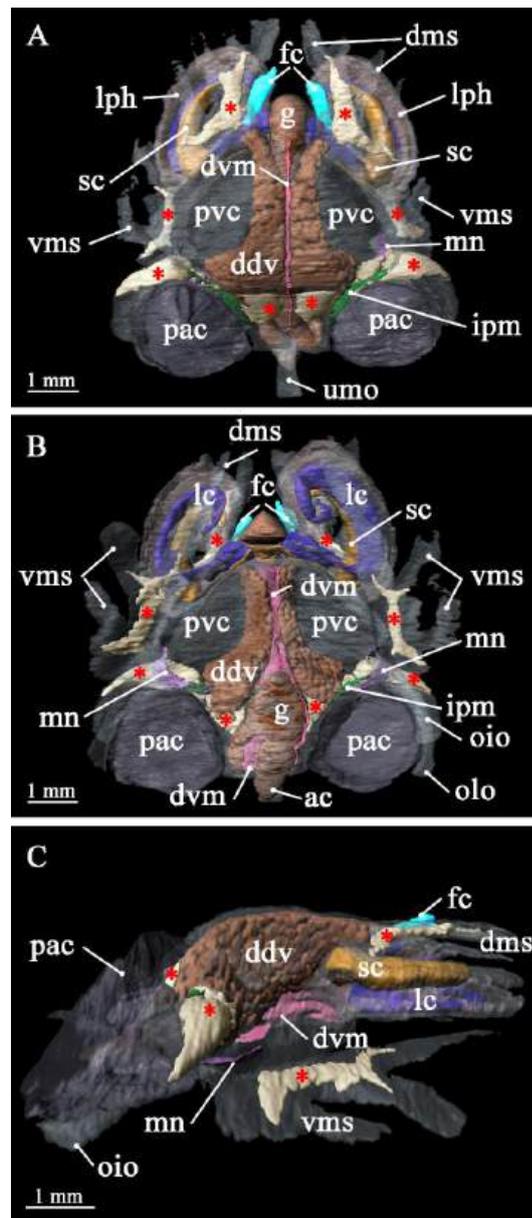


Рисунок 35. Локализация гаметогенной ткани в перивисцеральном (туловищном) целом, 3D-реконструкции. А – вид с дорсальной стороны; В – вид с вентральной стороны; С – вид справа. Обозначения: ас – анальная целомическая камера; ddv – пищеварительные дивертикулы; dms – дорсальные мантийные синусы; dvm – дорсовентральный мезентерий; fc – фронтальные целомические камеры; g – пищеварительный тракт; lc – большие брахиальные синусы; ipm – илеопариетальный мезентерий; lph – руки лофофора; mn – метанефридий; oio – выросты перивисцерального целома, заключающие внутренние косые мышцы; olo – выросты перивисцерального целома, заключающие латеральные косые мышцы; pac – камеры задних аддукторов; pvc – перивисцеральный (туловищный) целом; sc – малые брахиальные синусы; vms – вентральные мантийные синусы; umo – вырост перивисцерального целома, заключающий непарную медиальную мышцу. Красными звёздочками обозначено расположение гаметогенной ткани (белая).

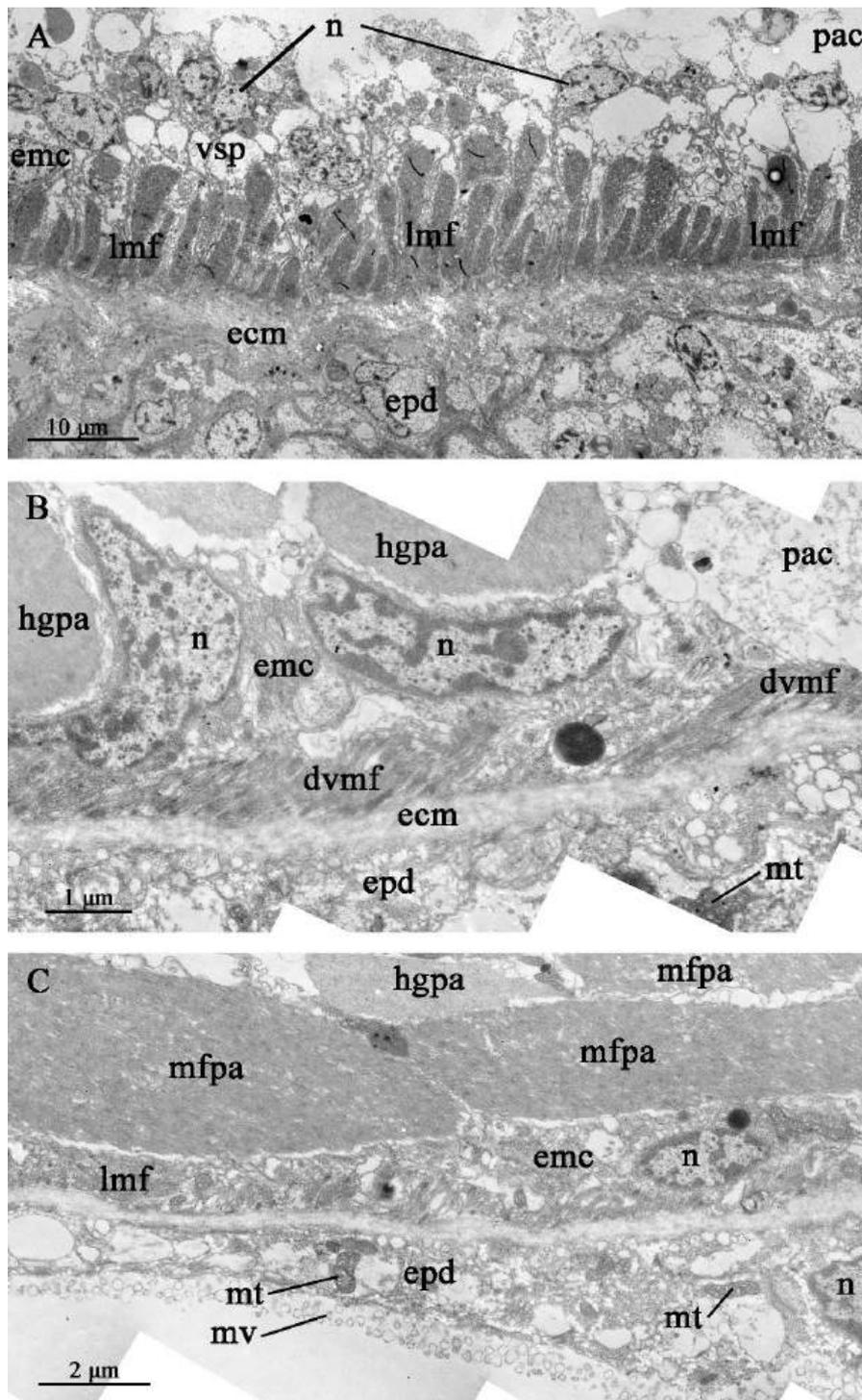


Рисунок 36. Ультраструктура выстилки камер задних аддукторов, ТЭМ, поперечные срезы. А – медиальная сторона; В, С – латеральная сторона. Обозначения: dvmf – дорсовентральные мышечные волокна; есм – внеклеточный матрикс; emc – эпителиально-мышечные клетки; epd – эпидермальные клетки; hgpa – аморфная часть заднего аддуктора; lmf – продольные мышечные волокна; mfpa – мышечные волокна заднего аддуктора; mt – митохондрии; mv – микроворсинки; n – ядра; pac – камера заднего аддуктора; vsp – средняя часть цитоплазмы с крупными вакуолями.

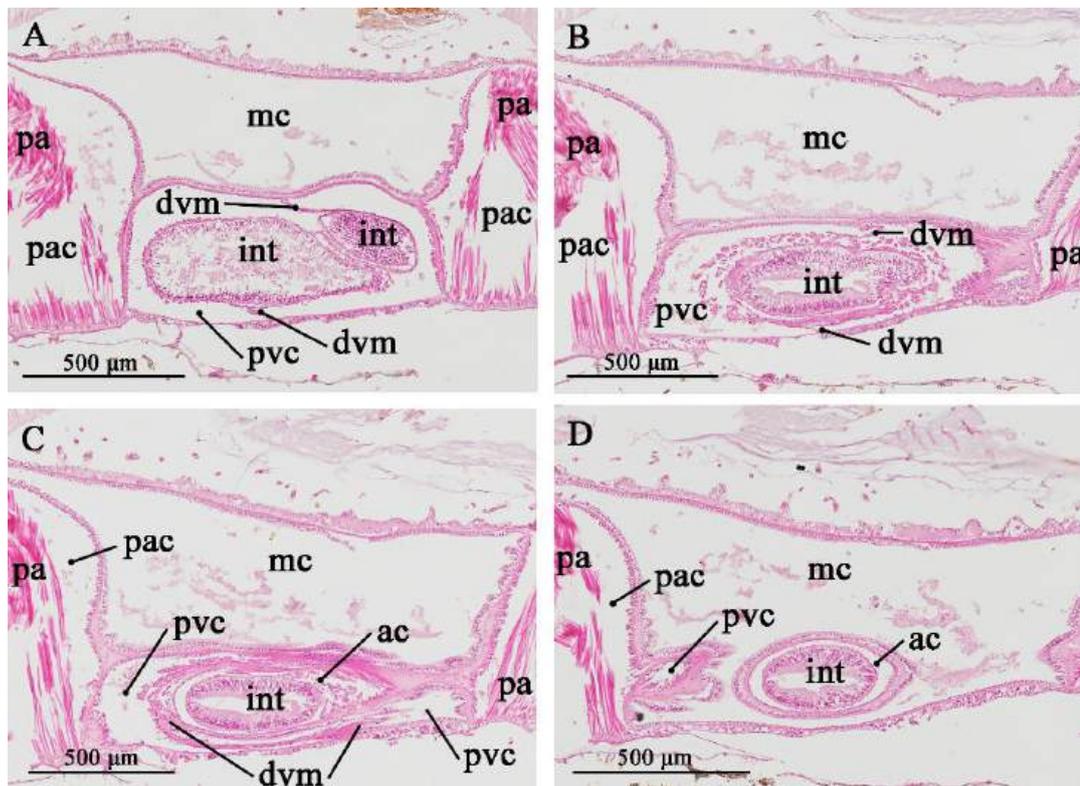


Рисунок 37. Взаиморасположение анальной целомической камеры, дорсовентрального мезентерия и перивисцерального (туловищного) целома, поперечные гистологические срезы. А – срез через переднюю часть прямой кишки; В–С – срезы через заднюю часть прямой кишки, окружённую анальной камерой. Обозначения: ас – анальная целомическая камера; dvm – дорсовентральный мезентерий; int – задняя кишка; mc – мантийная полость; ра – задние аддукторы; рас – камеры задних аддукторов; pvc – перивисцеральный (туловищный) целом.

Обычная целомическая выстилка, однако, обнаруживается в боковых стенках камер задних аддукторов – медиальной, обращённой к сагиттальной плоскости тела, и латеральных (Рис. 36). С медиальных сторон целомическая выстилка представлена эпителиально-мышечным целотелием (Рис. 36А) с выраженной апико-базальной полярностью: в апикальных частях клеток находятся ядра, в средних – крупные вакуоли с электронно-прозрачным содержимым, в базальной – миофиламенты. Миофиламенты в данной области ориентированы продольно, вдоль передне-задней оси целома (Рис. 36А). С латеральных сторон задних аддукторов целомическая выстилка представлена простым миоэпителием, миофиламенты которого ориентированы либо также

продольно, либо дорсо-вентрально (Рис. 36В,С); ориентация миофиламентов здесь не показывает какой-либо регулярности. Стоит отметить, что к латеральным стенкам камер задних аддукторов вплотную подходят мышечные пучки задних аддукторов; таким образом, целомическая выстилка здесь визуально практически сливается с массой заднего аддуктора, клетки которого также являются производным миоэпителиальной выстилки (Рис. 36В,С).

4. Непарная анальная камера (Analkammer, термин по Blochmann, 1892) окружает наиболее заднюю часть прямой кишки (Рис. 12, 13В, 28В,С, 37) и представляет собой узкую целомическую камеру, просвет которой (между стеной тела и стенкой пищеварительного тракта) варьирует от 5-30 мкм с дорсальной и вентральной сторон до 10-50 мкм в латеральных частях (Рис. 37, 38). При прослеживании данного целомического компартмента по гистологическим срезам можно увидеть, что передняя часть анальной камеры пронизывает дорсовентральный мезентерий перивисцерального целома таким образом, что и дорсальная, и вентральная его часть распадаются на два латеральных листка (Рис. 37С, хорошо заметно в вентральной части), которые затем вливаются в соединительнотканые стенки, разделяющие камеры задних аддукторов и задний мантийный просвет (Рис. 37D). Сама анальная камера никаких мезентериев и перегородок не содержит (Рис. 37D). Сзади анальная камера заканчивается слепо на уровне ануса (Рис. 28В,С).

Целомическая выстилка анальной камеры обладает ясным и хорошо выраженным разделением на внешнюю (прилегающую к стенке тела, а точнее, анальной папиллы) и внутреннюю (прилегающую к прямой кишке) зоны (Рис. 38). В обеих зонах целомическая выстилка анальной камеры представляет собой простой миоэпителий с базально расположенными миофиламентами и апикально расположенной свободной от миофиламентов цитоплазмой с ядрами (Рис. 38). Различаются зоны по ориентации и мощности миофиламентов: в зоне стенки тела миофиламенты ориентированы

концентрически и расположены относительно мощным слоем толщиной 4-8 мкм, тогда как в зоне прямой кишки миофиламенты ориентированы продольно (вдоль пищеварительного тракта) и их слой редко достигает 2 мкм в высоту (Рис. 38). Внешняя концентрическая выстилка особенно сильно развита с дорсальной и латеральных сторон анальной камеры (Рис. 38А,С), где заполненная миофиламентами цитоплазма клеток внешней зоны местами подходит вплотную к клеткам внутренней зоны и прямой кишки (Рис. 38А).

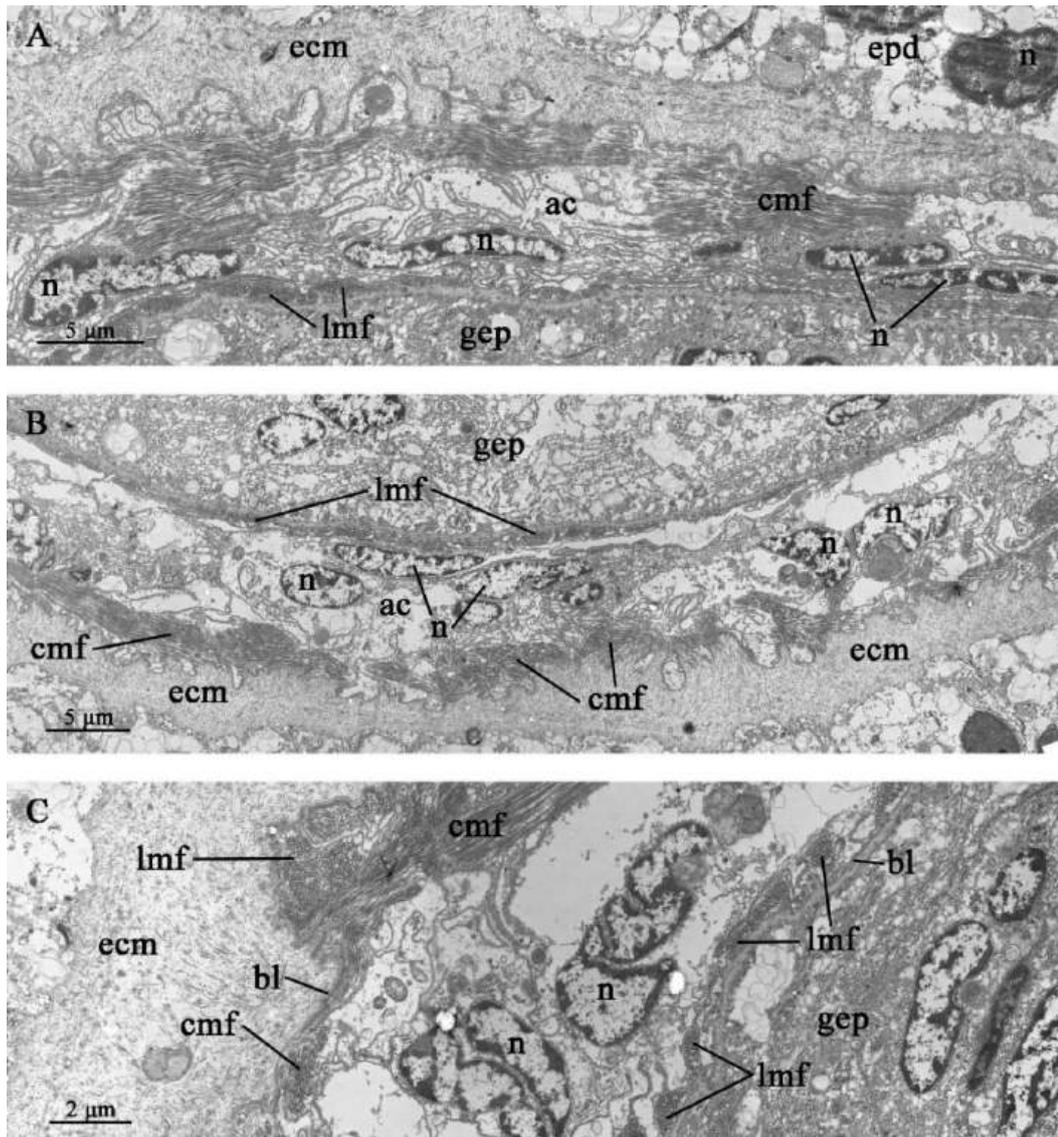


Рисунок 38. Ультраструктура анальной целомической камеры, ТЭМ, поперечные срезы. А – дорсальная сторона; В – вентральная сторона; С – латеральная сторона. Обозначения: ac – анальная целомическая камера; bl – базальная пластинка; cmf – кольцевые мышечные волокна; ecm – внеклеточный матрикс; epd – эпидермальные клетки; gep – кишечный эпителий; lmf – продольные мышечные волокна; n – ядра.

4.4. Мышечная система

4.4.1. Мышцы, связанные с лофофором

Не считая тонких миоэпителиальных выстилок различных целомических компартментов, у *N. anomala* можно выделить семь пар обособленных мышц и одну непарную мышцу (Рис. 39, 40): 1) парные брахиальные протракторы, занимающие практически всю полость фронтальных целомических камер; 2) парные брахиальные мышцы, занимающие проксимальные и средние части малых брахиальных синусов (частей щупальцевого целома); 3) парные брахиальные элеваторы, расположенные в перивисцеральном (туловищном) целоме между передними аддукторами и соединительнотканной перегородкой, разделяющей перивисцеральный и щупальцевый целома; 4) парные передние аддукторы; расположенные в перивисцеральном целоме по бокам от желудка; 5) парные внутренние косые мышцы, простирающиеся от вентрального возвышения соединительной ткани посередине туловища к краям дорсального листка мантии латеральнее задних аддукторов; 6) парные латеральные косые мышцы, простирающиеся от передне-латеральных участков стенки туловища к задней стенке туловища; 7) парные задние аддукторы, занимающие большую часть соответствующих целомических камер; 8) непарная медиальная мышца, отходящая от заднего края дорсального листка мантии к медиально-задней стенке туловища в области кишечника и ректума. Кроме того, к функционально значимой мускулатуре можно отнести и продольную миоэпителиальную выстилку перивисцерального целома (Рис. 40А), которая подробно описана в разделе 4.3.

Основываясь на расположении мышц, совокупность мускулатуры можно условно разделить на две функциональные группы: мускулатуру, ассоциированную с движениями лофофора, и мускулатуру, ассоциированную с движениями раковины. В первую группу входят брахиальные протракторы, брахиальные мышцы и брахиальные элеваторы; во вторую группу входят передние аддукторы, внутренние и латеральные косые мышцы и задние

аддукторы; непарную медиальную мышцу не удаётся отнести ни к одной из выделенных выше групп (см. раздел 5.4), поэтому она будет рассмотрена отдельно.

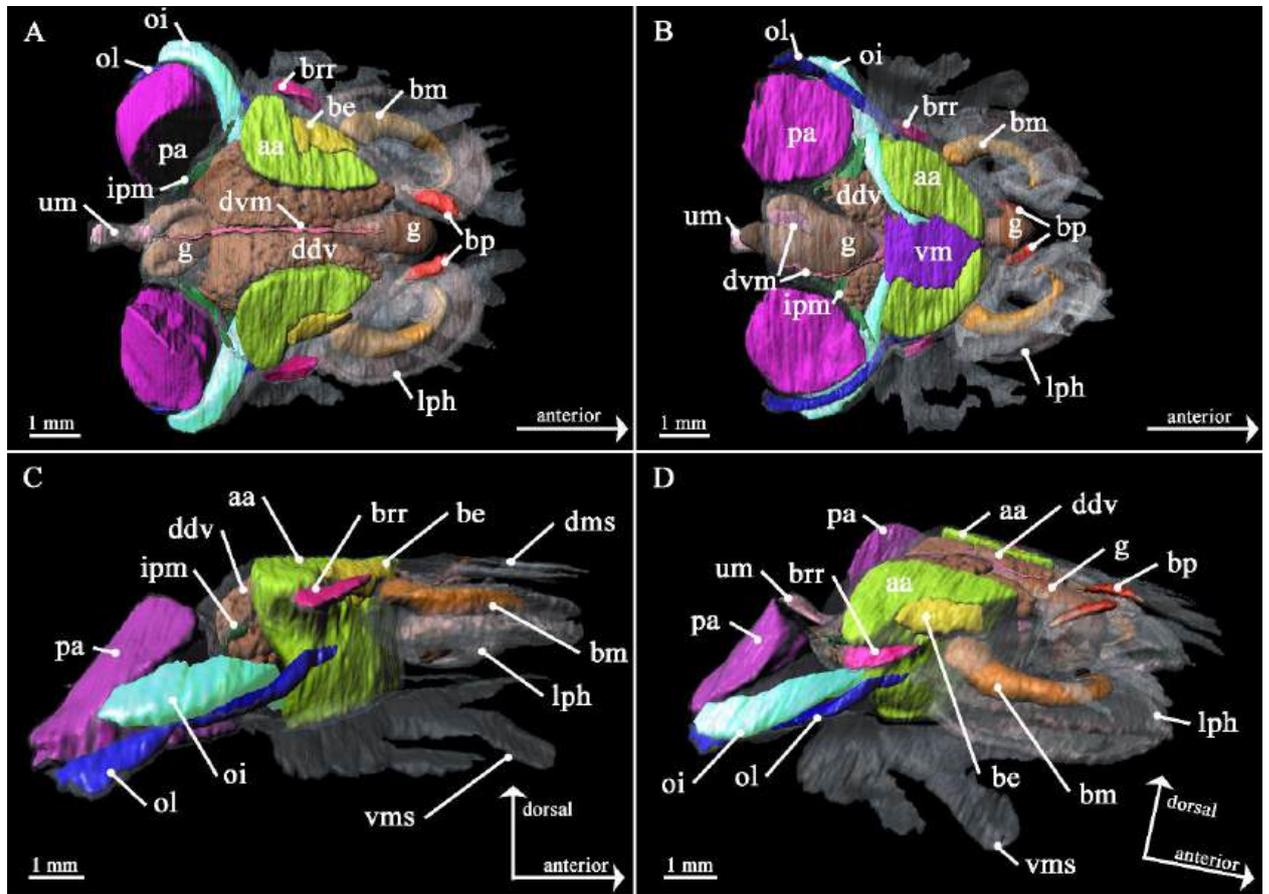


Рисунок 39. 3D-реконструкции мускулатуры по данным компьютерной микротомографии. А – вид с дорсальной стороны; В – вид с вентральной стороны; С – вид справа; D – вид спереди справа. Обозначения: aa – передние аддукторы; be – брахиальные элеваторы; bm – брахиальные мышцы; bp – брахиальные протракторы; brr – «брахиальные ретракторы»; ddv – пищеварительные дивертикулы; dvm – дорсовентральный мезентерий; g – пищеварительный тракт; ipm – илеопариетальные мезентерии; lph – руки лофофора; oi – внутренние косые мышцы; ol – латеральные косые мышцы; pa – задние аддукторы; um – непарная медиальная мышца; vm – вентральное возвышение соединительной ткани.

Брахиальные протракторы расположены во фронтальных целомических камерах, практически полностью повторяя их форму и, следовательно, простираясь от дорсального листка мантии спереди к задней области основания лофофора и передней стенке тела (Рис. 39А,В,Д, 40А, 41, 42А,В). Как видно на поперечных срезах (Рис. 26, 42А,В), мышечные волокна

брахиальных протракторов ориентированы вдоль продольной оси фронтальных камер. У взрослых особей эти мышцы достигают 1 мм в длину и 0,2 мм в ширину.

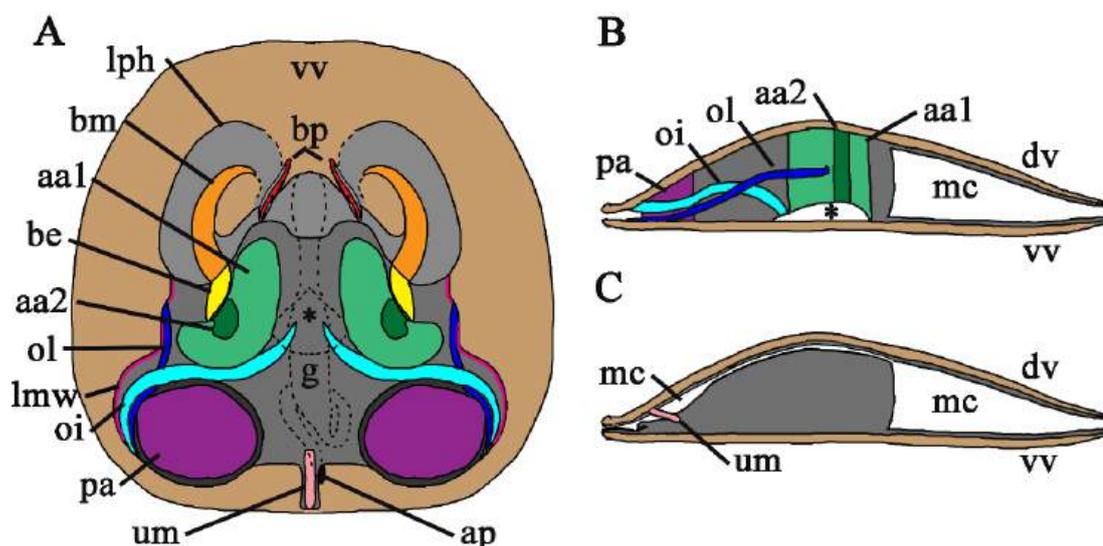


Рисунок 40. Схематические рисунки мускулатуры. А – общий вид с дорсальной стороны; В – мышцы, ассоциированные с движениями створок раковины, вид справа; С – непарная медиальная мышца, остальные мышцы не показаны, вид справа. Обозначения: aa1 – основная часть передних аддукторов; aa2 – внутренняя часть передних аддукторов; ap – анальная папилла (содержащая наиболее заднюю часть пищеварительного тракта и анальную целомическую камеру); be – брахиальные элеваторы; bm – брахиальные мышцы; bp – брахиальные протракторы; dv – дорсальная створка раковины; g – пищеварительный тракт; lmw – продольная мускулатура стенки тела; lph – руки лофофора; mc – мантийная полость; oi – внутренние косые мышцы; ol – латеральные косые мышцы; pa – задние аддукторы; vv – вентральная створка раковины; um – непарная медиальная мышца. Звёздочка указывает на расположение вентрального возвышения соединительной ткани.

Брахиальные мышцы занимают проксимальные и средние части каждого малого брахиального синуса, занимая в них весь просвет за исключением небольшой передней части (Рис. 15А). Эти мышцы проходят в первом витке рук лофофора дорсально (в соответствии с расположением малых брахиальных синусов) и постепенно сужаются к дистальному концу (Рис. 39–

41, 42А). Их проксимальный конец закреплён в задней стенке малых брахиальных синусов, где они подходят ближе всего к перивисцеральному целому, и где руки лофофора поворачивают к сагиттальной плоскости, а малые брахиальные синусы переходят в соединительные каналы щупальцевого целомического компартмента (Рис. 39–41, ср. с Рис. 14А–С). Несмотря на то, что брахиальные мышцы на всём протяжении заключены в малые брахиальные синусы, они не продолжают вместе с малыми брахиальными синусами в дистальные витки рук лофофора (Рис. 39–41); также не продолжают они и в соединительные каналы щупальцевого целомического компартмента и в перизофагеальный целом, что и позволяет установить условную границу между малыми брахиальными синусами и соединительными каналами (см. раздел 4.3). Брахиальные мышцы – это относительно массивные мышцы, достигающие 4 мм в длину и 0,8 в ширину у взрослых особей.

Данные трансмиссионной электронной микроскопии показывают, что клетки брахиальных мышц, образованные видоизменённой выстилкой малых брахиальных синусов, достигают 4 мкм в ширину и как минимум (возможно, их полную длину не удалось проследить по срезам) 70 мкм в длину (Рис. 43). Они тесно прилегают к стенкам малых брахиальных синусов (Рис. 43А), будучи закреплены в ней гемидесмосомами (Рис. 43D). Мышечные волокна клеток брахиальных мышц поперечнополосатые (Рис. 43В). Ядра этих клеток занимают маргинальное положение (Рис. 43В). Саркомеры брахиальной мышцы имеют длину около 0,8 мкм. Как и другие мышцы *N. anomala*, они не отделены от целомической полости, непосредственно контактируя с ней на большей части поверхности (Рис. 43В). Интересно, что в местах ответвления от малых брахиальных синусов щупальцевых целомических каналов части брахиальных мышц заходят в щупальцевые каналы со фронтальной стороны, таким образом давая начало фронтальной щупальцевой мускулатуре (Рис. 43С).

«Брахиальные ретракторы», расположенные в латеральных сторонах перивисцерального целома с дорсальной стороны (Рис. 39А,С,Д, 41А, 42D) , настоящими мышцами не являются; тем не менее, их общую морфологию следует рассмотреть в данном разделе, так как исторически они относились к мускулатуре (см. раздел 5.4). На гистологических срезах видно, что «брахиальные ретракторы» представляют собой серию пальцевидных впячиваний перивисцерального целома в соединительной ткани стенки тела, выстланных миоэпителием, как уже показано и на ультратонких срезах (Рис. 33); эти впячивания (целомические каналы) располагаются по 4-5 штук в одной поперечной плоскости (Рис. 42D); сравнив размеры всего «брахиального ретрактора» (Рис. 41А) и отдельного канала, а также расстояния между ними, можно приблизительно оценить общее количество каналов в каждом «брахиальном ретракторе» в несколько десятков.

Брахиальные элеваторы располагаются в тех же латеро-дорсальных выростах перивисцерального целома, что и «брахиальные ретракторы» (Рис. 42D), слегка спереди от последних (Рис. 39, 41А, 44А), однако, в отличие от «брахиальных ретракторов», представляют собой настоящие отдельные мышцы. Они начинаются в дорсальной стенке тела латеральнее мест прикрепления к ней же внутренних (меньших) частей передних аддукторов, проходя наискосок к соединительнотканной перегородке, разделяющей перивисцеральный целом и малые брахиальные синусы и прикрепляясь к ней с обратной стороны от прикрепления брахиальных мышц (Рис. 44, 45А). Таким образом, их можно рассматривать как функциональные продолжения брахиальных мышц; следует отметить, однако, что связь их исключительно функциональная, так как мышечные волокна брахиальных элеваторов или брахиальных мышц не проходят через обозначенную выше соединительнотканную перегородку. Брахиальные элеваторы относительно небольшие, достигают 1,4 мм в длину и 0,5 мм в ширину у взрослых особей. К соединительнотканной перегородке они прикреплены множеством

гемидесмосом (Рис. 45С). Мышечные волокна брахиальных элеваторов поперечнополосатые; саркомеры несколько различаются по длине, но в среднем имеют длину 1,3 мкм; миозиновые (толстые) филаменты брахиальных элеваторов имеют толщину около 31 нм (Рис. 45А,В).

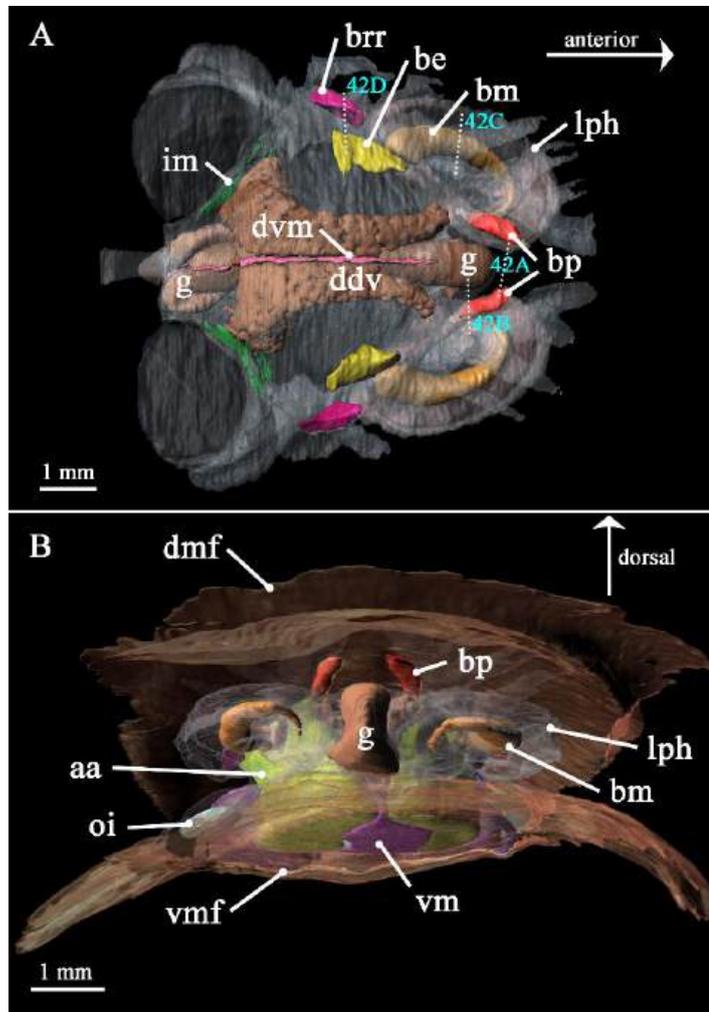


Рисунок 41. 3D-реконструкции мышц, ассоциированных с движениями лофофора, по данным компьютерной микротомографии. А – вид с дорсальной стороны; В – вид спереди, показаны листки мантии. Обозначения: aa – передние аддукторы; be – брахиальные элеваторы; bm – брахиальные мышцы; bp – брахиальные протракторы; brr – «брахиальные ретракторы»; ddv – пищеварительные дивертикулы; dmf – дорсальный листок мантии; dvm – дорсовентральный мезентерий; g – пищеварительный тракт; ipm – илеопариетальный мезентерий; lph – руки лофофора; oi – внутренние косые мышцы; vm – вентральное возвышение соединительной ткани; vmf – вентральный листок мантии. Пунктирные линии на рис. 41А приблизительно показывают плоскости соответствующих поперечных срезов на рис. 42А,В.

4.4.2. Мышцы, связанные с раковиной

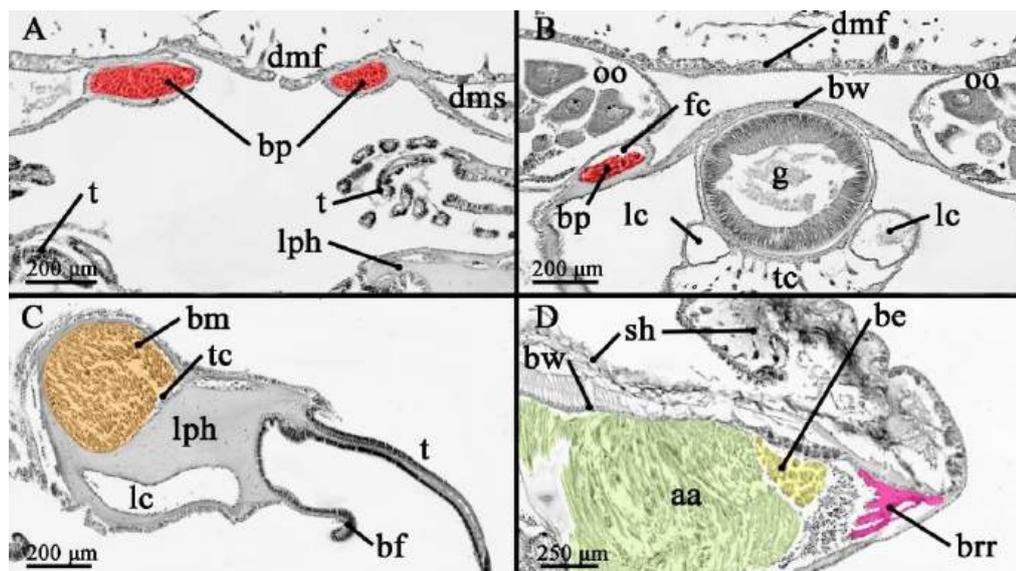


Рисунок 42. Поперечные гистологические срезы мышц, ассоциированных с движениями лофофора. А, В – срезы через фронтальные целомические камеры с брахиальными протракторами; С – срез через руку лофофора с брахиальными мышцами; D – срез через передне-латеральную сторону перивисцерального (туловищного) целома на уровне «брахиальных ретракторов». Обозначения: aa – передние аддукторы; be – брахиальные элеваторы; bf – брахиальная складка; bm – брахиальная мышца; bp – брахиальные протракторы; brr – «брахиальные ретракторы»; bw – стенка тела; dmf – дорсальный листок мантии; fc – фронтальные целомические камеры; g – пищеварительный тракт; lc – большой брахиальный синус; lph – рука лофофора; ms – мантийные синусы; oo – ооциты; sh – органический матрикс раковины; t – щупальца; tc – щупальцевый целом.

Передние аддукторы – это самые крупные мышцы *N. anomala*; они занимают почти половину объёма основной части перивисцерального целома (не считая мантийных синусов) и характеризуются сложной морфологией. Передние аддукторы проходят от вентральной стенки тела к дорсальной, прикрепляясь и к той и другой на большой площади (Рис. 39, 40А,В, 44, 46А,В, 47, 48В). С вентральной стороны область прикрепления передних аддукторов отчасти проходит по вентральному возвышению соединительной ткани (Рис. 46С). С дорсальной стороны передние аддукторы близко подходят к области прикрепления брахиальных элеваторов, контактируя с ними, но не сливаясь с ними (Рис. 42D, 44, 46В,С). Мышечные волокна передних аддукторов

ориентированы дорсовентрально, перпендикулярно створкам раковины (Рис. 46А) и почти перпендикулярно ориентации брахиальных элеваторов (Рис. 44В,С).

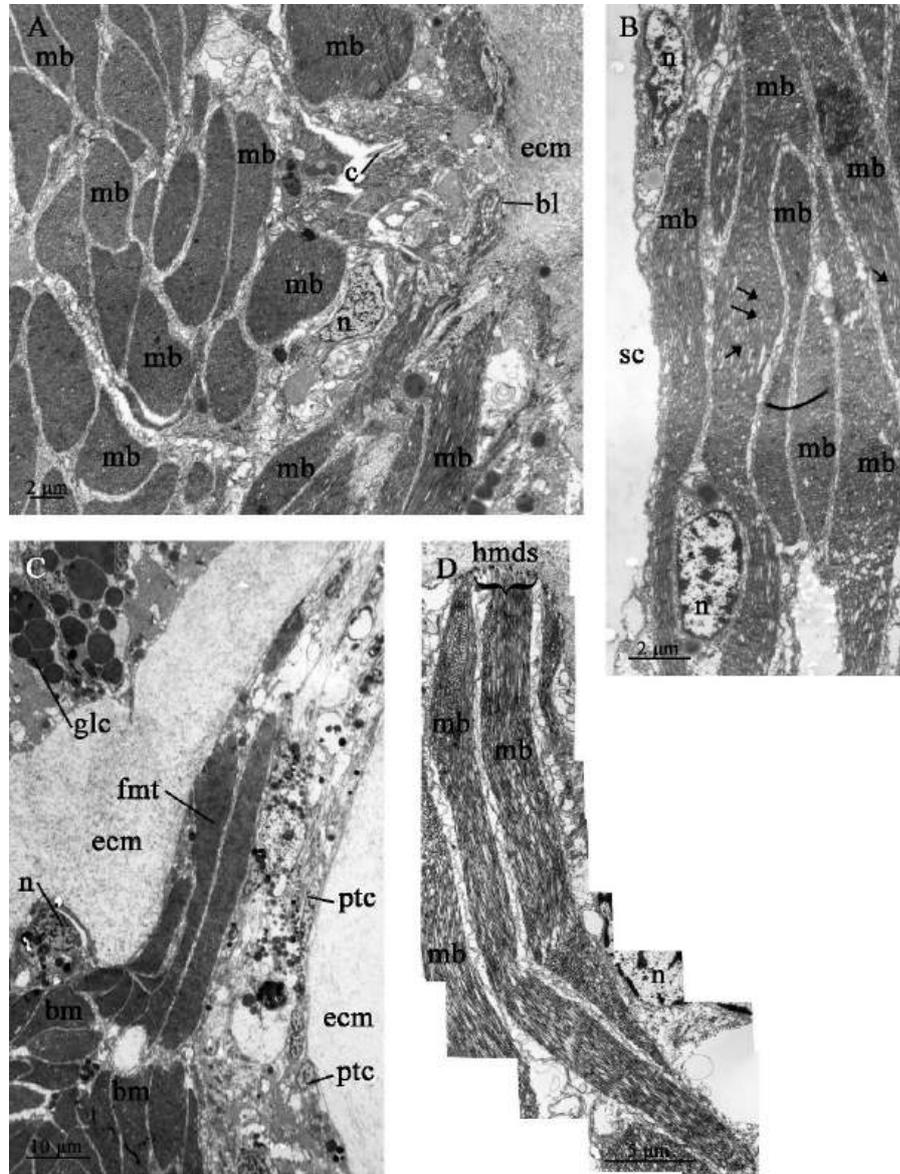


Рисунок 43. Ультраструктура брахиальных мышц, ТЭМ. А – поперечный срез вблизи стенки малого брахиального синуса; В – продольный срез в средней части руки лофофора; С – поперечный срез, ответвление брахиальной мышцы в щупальцевый целомический канал; D – продольный срез, прикрепление мышечных волокон брахиальной мышцы к базальной пластинке. Обозначения: bl – базальная пластинка; c – жгутики; ecm – внеклеточный матрикс; fmt – фронтальная мускулатура щупальца; glc – глобулярные клетки; hmds – гемидесмосомы; mb – мышечные волокна; n – ядра; ptc – перитонеальные клетки; sc – малый брахиальный синус. Стрелками обозначены Z-линии поперечнополосатых мышечных волокон.

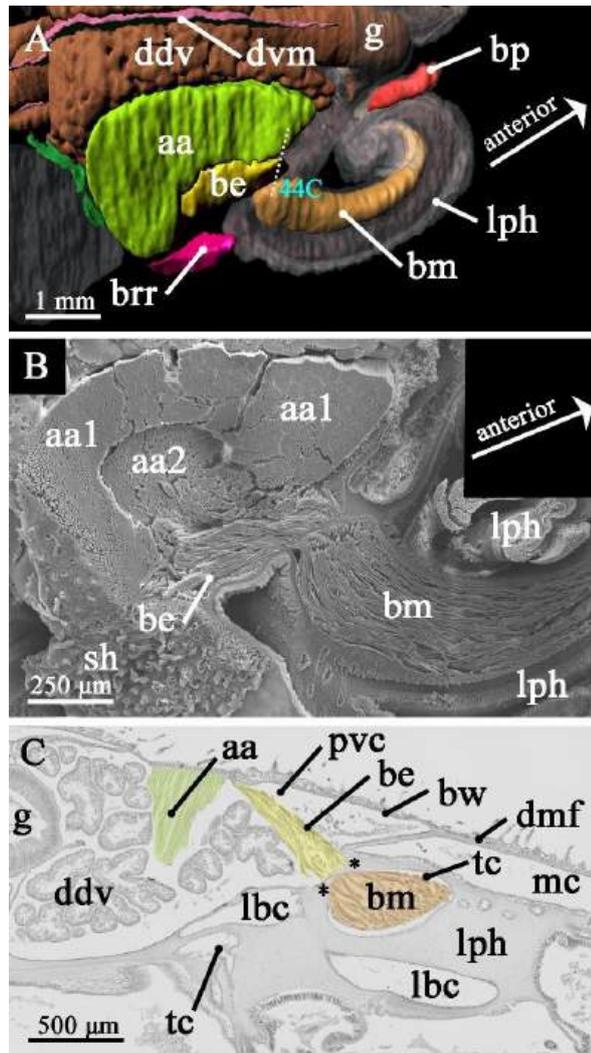


Рисунок 44. Взаимное расположение брахиальных мышц, брахиальных элеваторов и передних аддукторов. А – 3D-реконструкция по данным компьютерной микротомографии, вид с дорсальной стороны на перивисцеральный (туловищный) целом и проксимальную часть правой руки лофофора; В – СЭМ, та же область, фронтальный срез, видны две части переднего аддуктора; С – поперечный гистологический срез в месте соединения руки лофофора с туловищем. Обозначения: aa – передние аддукторы; aa1 – основная часть переднего аддуктора; aa2 – внутренняя часть переднего аддукторы; be – брахиальные элеваторы; bm – брахиальные мышцы; bp – брахиальные протракторы; brr – «брахиальные ретракторы»; bw – стенка тела; ddv – пищеварительные дивертикулы; dmf – дорсальный листок мантии; dvm – дорсовентральный мезентерий; g – пищеварительный тракт; lc – большой брахиальный синус; lph – руки лофофора; mc – мантийная полость; pvc – перивисцеральный (туловищный) целом; shr – органический матрикс раковины; tc – щупальцевый целом. Пунктирные линии на рис. 44А приблизительно показывают плоскость среза 44С. Звёздочками обозначена пластинка соединительной ткани, разделяющая щупальцевый и перивисцеральный целомы.

Каждый передний аддуктор состоит из двух частей, расположенных вплотную друг к другу. Эти части хорошо различимы как на микрофотографических проекциях, так как они образуют отдельные мышечные пучки различной плотности (Рис. 46С), и на гистологических срезах при окраске по Маллори, так как они окрашиваются оранжем G с различной интенсивностью (Рис. 47). Большая, более плотная (и потому более яркая на микрофотографических проекциях) часть образует переднюю, медиальную и заднюю стороны переднего аддуктора, и частично окружает меньшую внутреннюю, колонноподобную часть, расположение которой можно описать как передне-латеральное (Рис. 46В–D, 47). Внутренняя часть переднего аддуктора лучше окрашивается оранжем G при окраске по Маллори (Рис. 47); при этом микрофотографические проекции показывают, что эта часть менее плотная, чем большая наружная (Рис. 46С).

Передние аддукторы имеют бобовидную форму (Рис. 39, 40, 44А,В, 46В, D), слегка закруглённую с вентральной стороны (Рис. 46D). По медиовентральным сторонам передних аддукторов проходят желобки, в которых помещается передняя часть внутренней косой мышцы той же стороны (Рис. 46Е).

Передние аддукторы достигают 1,8 мм в высоту и 3 мм в длину (спереди назад). Диаметр меньшей (внутренней) части переднего аддуктора у взрослых особей достигает 0,4 мм.

Внутренние косые мышцы – это самые длинные мышцы *N. anomala*. Они начинаются в центре вентрального возвышения соединительной ткани (Рис. 39В, 40А,В, 48А,В, F). В передней части, около области прикрепления, относительно тонкие внутренние косые мышцы простираются вдоль вентро-медиальных сторон передних аддукторов (Рис. 48В). Затем у задних поверхностей передних аддукторов они поворачивают, направляясь дорсально и латерально (Рис. 48С). Сзади внутренние косые мышцы проходят в выростах перивисцерального целома латеральнее задних аддукторов и дорсальнее

латеральных косых мышц (Рис. 48D) и прикрепляются к латеральным краям дорсальной стенки тела и, соответственно, дорсальной створки раковины (Рис. 48E,F). По форме внутренние косые мышцы овальные или округлые; на всём протяжении, кроме самых передних частей, имеют примерно постоянный диаметр в 0,5 мм. Длина этих мышц у взрослых особей достигает 5,5 мм.

Латеральные косые мышцы начинаются у заднего латерального края вентральной стенки тела (Рис. 39, 40А,В, 48E,F), их начала располагаются чуть позади мест прикрепления внутренних косых мышц к дорсальной стенке тела (Рис. 48G), в обособленных выростах перивисцерального целома, расположенных латеральнее задних аддукторов и вентральнее выростов, в которых расположены внутренние косые мышцы (Рис. 39, 40А,В, 48D, 50А,В). В середине они пересекаются со внутренними косыми мышцами (Рис. 39, 40А,В, 48С) и затем, к переднему концу, слегка поворачивают к дорсальной стороне и прикрепляются к передне-латеральной стенке тела довольно тонкими пучками (Рис. 39С,Д, 40А,В, 48А,В). Диаметр латеральных косых мышц меньше, чем внутренних косых, и составляет не более 0,3 мм, при длине у взрослых особей до 4 мм. В отличие от внутренних косых, эти мышцы не выглядят настолько косыми, как их обязывает их название; по большей части они проходят вдоль латеральной стенки тела, лишь слегка поворачивая, во многом повторяя изгибы самой стенки тела (Рис. 40А, 48А,Ф).

Задние аддукторы являются одними из самых больших мышц *N. anomala*, уступая по объёму только передним аддукторам. Они занимают обособленные камеры задних аддукторов (Рис. 12, 13, 39, 40), тесно примыкающие в задней части тела к выростам перивисцерального целома, содержащим внутренние и латеральные косые мышцы (Рис. 39, 40А,В, 48D,E,G). Подобно мышечным волокнам передних аддукторов, мышечные волокна задних аддукторов ориентированы дорсовентрально (Рис. 48D,G). В отличие от передних аддукторов, задние аддукторы представляют собой единую мышцу, не разделённую на части. Форма задних аддукторов неправильно-

цилиндрическая, с прямыми вентральными поверхностями и гребнем с дорсальной стороны, повторяющим очертания целомических камер. Задние аддукторы достигают 3 мм в высоту и 2,5 мм в передне-заднем направлении.

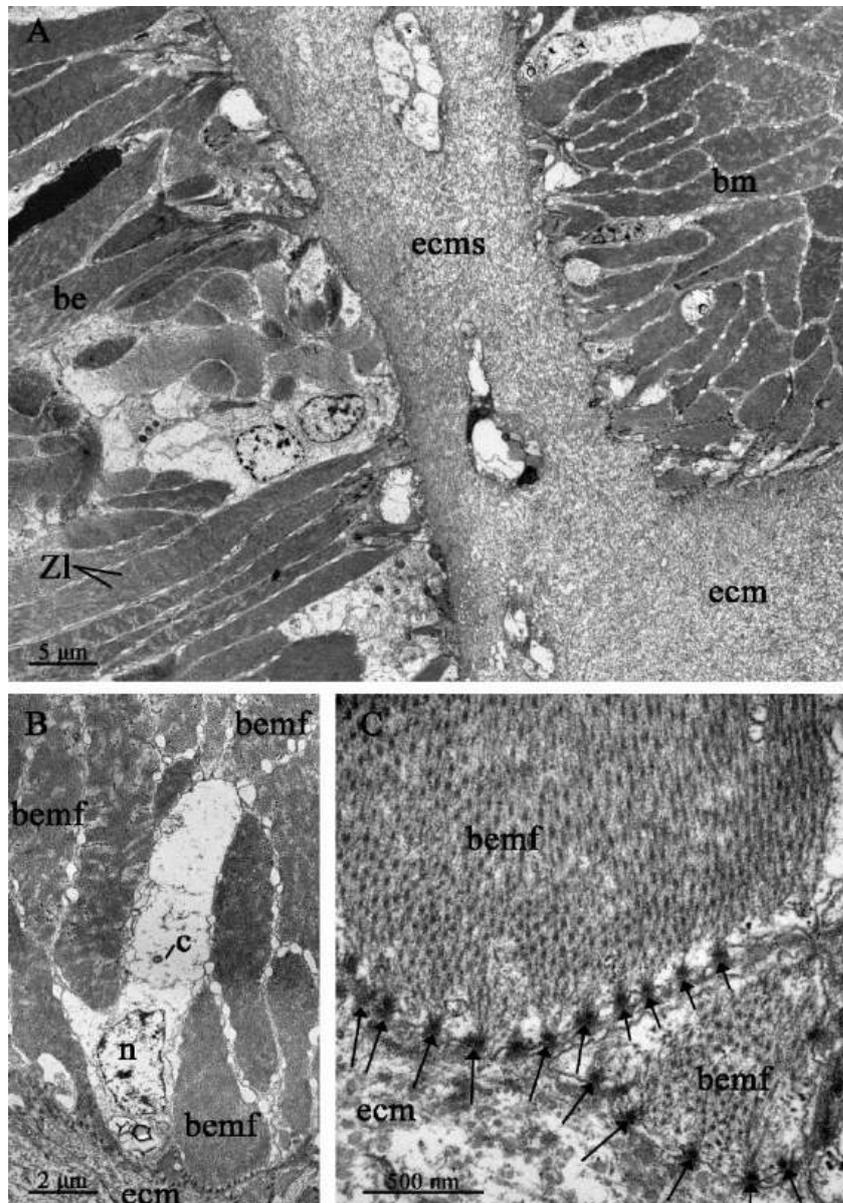


Рисунок 45. Ультраструктура брахиального элеватора, ТЭМ. А – общий вид на брахиальную мышцу и брахиальный элеватор, разделённые пластинкой соединительной ткани; В – фронтальный срез, мышечные волокна брахиального элеватора; С – парасагиттальный срез, прикрепление мышечного волокна брахиального элеватора к базальной пластинке. Обозначения: be – брахиальный элеватор; bemf – мышечные волокна брахиального элеватора; bm – брахиальная мышца; с – жгутики; есм – внеклеточный матрикс; ecms – внеклеточный матрикс перегородки между щупальцевым и перивисцеральным целомами; n – ядра; Zl – Z-линии поперечнополосатой мускулатуры.

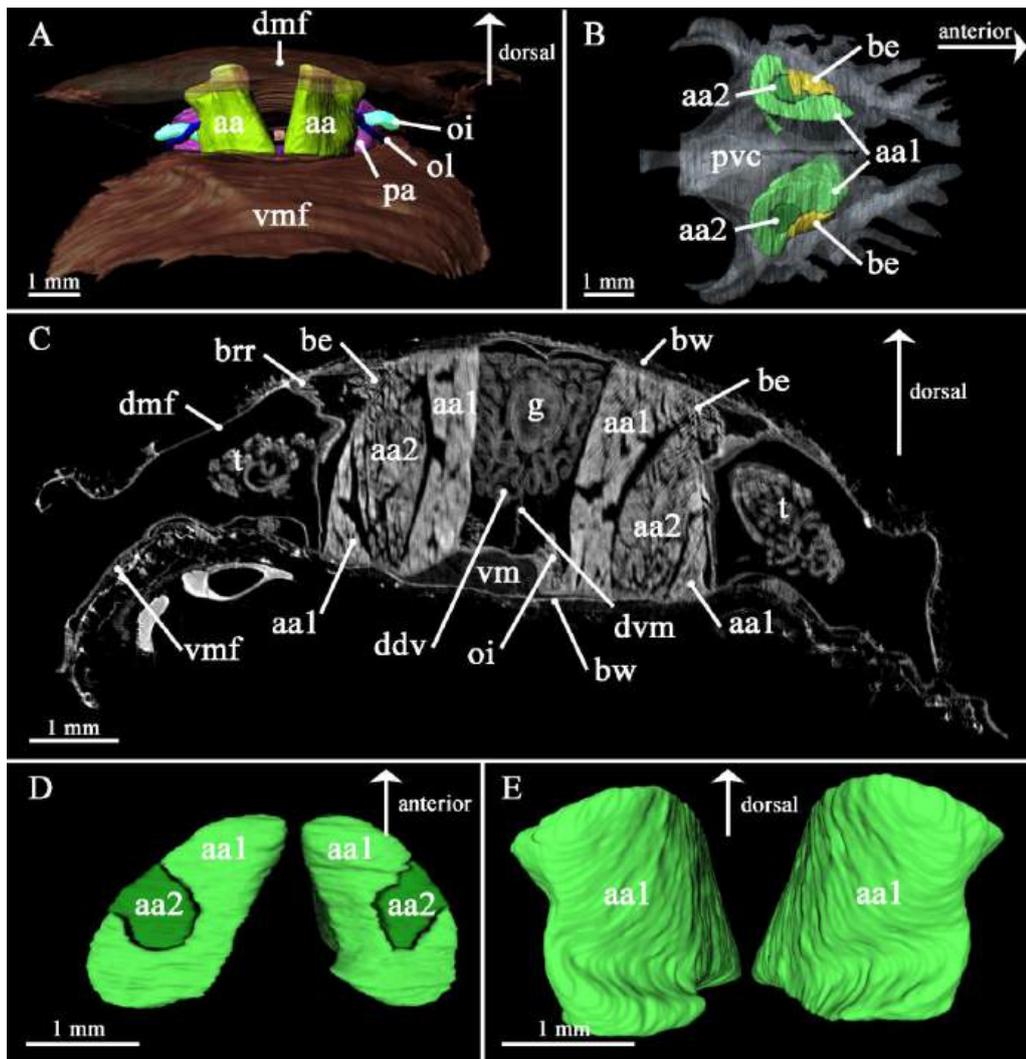


Рисунок 46. Морфология и локализация передних аддукторов. А – 3D-реконструкция по данным компьютерной микротомографии, вид спереди; В – 3D-реконструкция по данным компьютерной микротомографии, вид с дорсальной стороны, демонстрирует взаимное расположение передних аддукторов и брахиальных элеваторов; С – поперечная микротомографическая проекция, демонстрирующая две части передних аддукторов; D – отдельная 3D-реконструкция передних аддукторов по данным компьютерной микротомографии, вид с вентральной стороны; E – 3D-реконструкция по данным компьютерной микротомографии, вид сзади. Обозначения: aa – передние аддукторы; aa1 – основная часть переднего аддуктора; aa2 – внутренняя часть переднего аддуктора; be – брахиальные элеваторы; brr – «брахиальные ретракторы»; bw – стенка тела; ddm – пищеварительные дивертикулы; dmf – дорсальный листок мантии; dvm – дорсовентральный мезентерий; g – пищеварительный тракт; oi – внутренние косые мышцы; ol – латеральные косые мышцы; pa – задние аддукторы; pvc – перивисцеральный (туловищный) целом; vm – вентральное возвышение соединительной ткани; vmf – вентральный листок мантии.

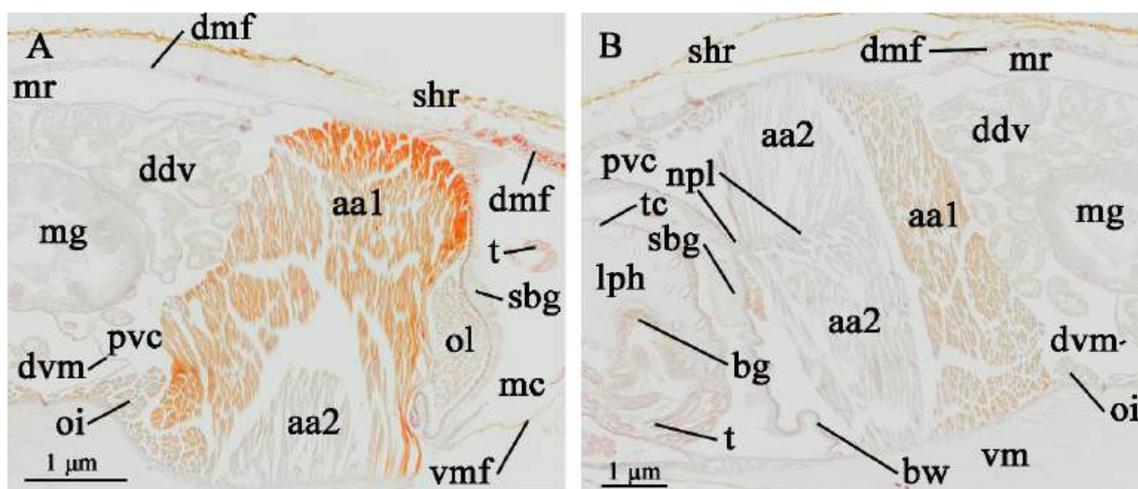


Рисунок 47. Поперечные гистологические срезы через передние аддукторы, окраска по Маллори. Обозначения: aa1 – основная часть переднего аддуктора; aa2 – внутренняя часть переднего аддуктора; bg – брахиальный (пищевой) желобок; bw – стенка тела; ddv – пищеварительные дивертикулы; dmf – дорсальный листок мантии; dvm – дорсовентральный мезентерий; lp – соединительная ткань руки лофофора; mc – мантийная полость; mg – желудок; mr – мантийный просвет; npl – нервная «пластинка», иннервирующая передний аддуктор; oi – внутренние косые мышцы; ol – латеральные косые мышцы; pvc – перивисцеральный (туловищный) целом; sbg – подглоточный ганглий (вентральный нервный ствол); shr – органический матрикс раковины; t – щупальца; tc – щупальцевые целомические каналы; vm – вентральное возвышение соединительной ткани; vmf – вентральный листок мантии.

Цитологическая организация передних и задних аддукторов несколько отличается в деталях. Передние аддукторы составлены как гладкими (Рис. 49А) мышечными волокнами в основной (большей) части, так и поперечнополосатыми во внутренней (меньшей) части (Рис. 49С), тогда как задние аддукторы составлены исключительно гладкими волокнами (Рис. 49В, см. раздел 5.4). Саркомер внутренней (поперечнополосатой) части переднего аддуктора имеет длину приблизительно 1,6 мкм и толщину миозиновых филаментов около 22 нм (Рис. 49С). В основной (гладкой) части переднего аддуктора предположительно миозиновые филаменты имеют толщину около 80 нм. И передние, и задние аддукторы прикрепляются к дорсальной и вентральной стенкам тела плотными пучками тонофибрилл (промежуточных филаментов), проходящих через соединительную ткань и эпидермис,

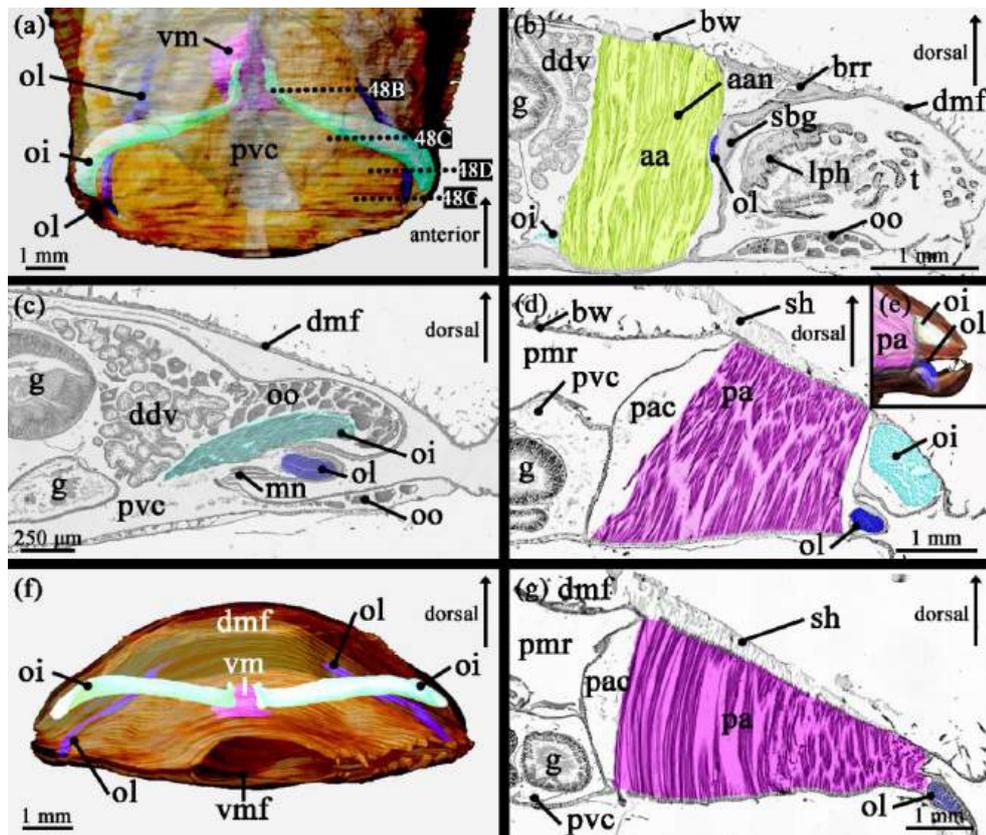


Рисунок 48. Взаимное расположение и морфология внутренних косых мышц, латеральных косых мышц и задних аддукторов. А – 3D-реконструкция задней части тела по данным компьютерной микротомографии, вид с дорсальной стороны, показаны только косые мышцы; В – поперечный гистологический срез через передние части косых мышц; С – поперечный гистологический срез через средние части косых мышц; D – поперечный гистологический срез через задние части косых мышц и среднюю часть заднего аддуктора; Е – 3D-реконструкция по данным компьютерной микротомографии, прикрепления косых мышц к мантии и их расположение относительно заднего аддуктора; F – тот же ракурс, общий вид, показаны только косые мышцы; G – поперечный гистологический срез через задние части латеральной косой мышцы и заднего аддуктора. Обозначения: aa – передний аддуктора; brr – «брахиальный ретрактор»; bw – стенка тела; ddv – пищеварительные дивертикулы; dmf – дорсальный листок мантии; g – пищеварительный тракт; lph – рука лофофора; mn – метанефридий; mr – мантийный просвет; npl – нервная «пластинка»; oi – внутренние косые мышцы; ol – латеральные косые мышцы; oo – ооциты; pa – задние аддукторы; pac – камеры задних аддукторов; pvc – перивисцеральный (туловищный) целом; sbg – подглоточный ганглий; shr – органический матрикс раковины; t – щупальца; vm – вентральное возвышение соединительной ткани; vmf – вентральный листок мантии. Пунктирные линии на Рис. 48А приблизительно показывают плоскости соответствующих поперечных срезов.

подстилающий раковину (наружный мантийный эпидермис; Рис. 49D). Как в передних (Рис. 49А,Е), так и в задних (Рис. 49F) аддукторах среди обычных мышечных волокон встречаются аморфные тяжи с содержанием средней электронной плотности, в которых при больших увеличениях ТЭМ можно увидеть тонкие исчерченные фибриллы неизвестной природы (Рис. 49G).

4.4.3. Непарная медиальная мышца

Непарная медиальная мышца (термин по Williams et al., 1997b; по Blochmann, 1892 – анальный элеватор, *levator ani*) – единственная непарная мышца в мускулатуре *N. anomala*. Она начинается у заднего края дорсального листка мантии (впереди плоски соединения створок, но близко к ней) и спускается вентрально и вперёд к задним отделам пищеварительной системы (Рис. 39А, 40А,С, 50А,В). Непарная медиальная мышца со всех сторон окружена задним непарным выростом перивисцерального целома и представляет собой его разросшуюся миоэпителиальную выстилку (Рис. 32, 50С, D). В связи с этим ультраструктура непарной медиальной мышцы подробно обсуждается в разделе 4.3.

4.4.4. Мышечные отпечатки

Большинство из вышеописанных мышц оставляют на створках раковины так называемые мышечные отпечатки (*muscle scars*). Отпечатки одних и тех же мышц варьируют по форме и отчётливости у разных особей (Рис. 51). Отпечатки передних и задних аддукторов, наблюдаемые на всех пяти исследованных дорсальных створках, в значительной степени различаются по форме. Например, отпечатки задних аддукторов изменяют свою форму от неправильно-яйцевидной (Рис. 51А) до практически идеально круглой (Рис. 51С) или картофелеобразной (Рис. 51D). Интересно, что в некоторых случаях даже отпечатки аддукторов одной пары у одной особи могут отличаться друг от друга (ср., например, отпечатки левого и правого задних аддукторов на Рис. 51А или Рис. 51Е). Отпечатки передних аддукторов менее вариабельны, чем

отпечатки задних аддукторов, и в основном демонстрируют закруглённо-овальную форму на всех исследованных дорсальных створках. Отпечатки внутренних косых мышц всегда одинаковы и выглядят как округлые отметины, расположенные латеральнее отпечатков задних аддукторов (Рис. 51).

В целом нужно отметить, что наиболее мощные мышцы оставляют наиболее заметные и отчётливые мышечные отпечатки; это касается, в частности, основной части передних аддукторов и задних аддукторов. В местах прикрепления этих мышц микроструктура вторичного слоя раковины сильно отличается от таковой в областях, свободных от прикрепления мышц (Рис. 52D). Малая, внутренняя часть передних аддукторов, прикрепляясь к дорсальной створке, не меняет микроструктуру вторичного слоя столь значительно, хотя отпечаток её также отчётливо виден (Рис. 52A,B).

Отпечатки брахиальных протракторов наблюдаются только на нескольких из исследованных дорсальных створок. Они неотчётливы, очень непостоянны по форме и, в отличие от прочих мышечных отпечатков, представляют собой короткие гребни, ориентированные спереди назад (Рис. 52E). У некоторых особей эти отпечатки полностью отсутствуют.

Отпечаток непарной медиальной мышцы в большинстве случаев неразличим (Рис. 51). У тех особей, у которых он есть, он представляет собой небольшой ямку уплощённо-овальной формы, расположенную близко к заднему краю дорсальной створки между отпечатками задних аддукторов (Рис. 52F).

В рамках данной работы не найдено никаких следов отпечатков брахиальных элеваторов. Вместе с тем, на одной из исследованных дорсальных створок есть небольшой вырост, по расположению соответствующий не являющимся настоящими мышцами «брахиальным

ретракторам» (Рис. 52В). Интересно, что это вырост отсутствует на другой (правой) стороне той же дорсальной створки.

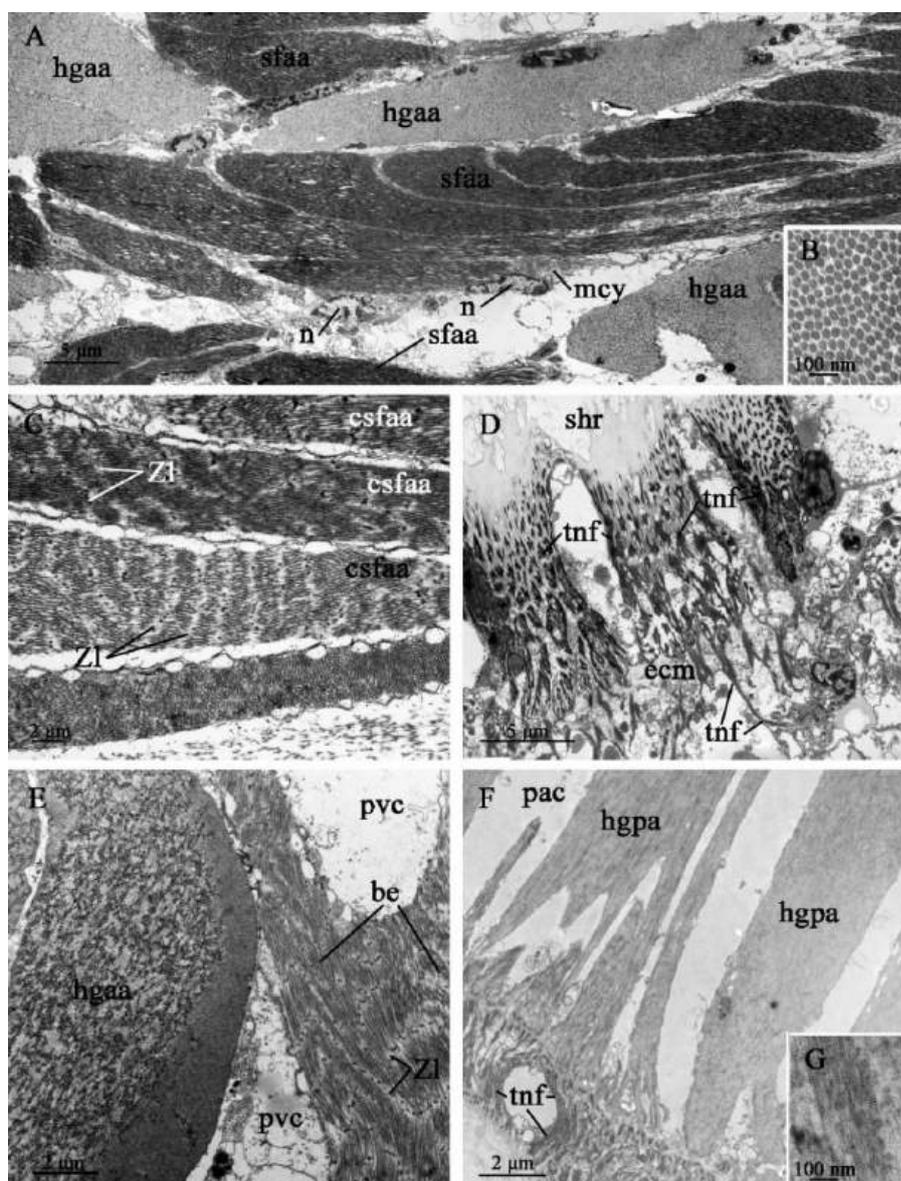


Рисунок 49. Ультраструктура передних и задних аддукторов, ТЭМ. А – поперечный срез через передний участок основной части переднего аддуктора; В – миофиламенты заднего аддуктора на участке фронтального среза; С – поперечный срез через средний участок внутренней части переднего аддуктора; D – прикрепление переднего аддуктора к дорсальной створке раковины через мантию, поперечный срез; E – участок поперечного среза в области передней части переднего аддуктора, демонстрирующий примыкание брахиального элеватора к переднему аддуктору; F – прикрепление аморфных волокон заднего аддуктора к дорсальному листку мантии, поперечный срез; G – деталь ультраструктуры аморфного волокна заднего аддуктора. Обозначения: be – брахиальный элеватор; csfaa – поперечнополосатые мышечные волокна переднего аддуктора; ecm –

внечелюстной матрикс; hгаа – аморфная часть переднего аддуктора; hгра – аморфная часть заднего аддуктора; mcy – маргинальная цитоплазма, свободная от миофиламентов; n – ядра; pac – камера заднего аддуктора; pvc – перивисцеральный (туловищный) целом; sfaa – гладкие мышечные волокна переднего аддуктора; shr – органический матрикс вторичного слоя раковины; tnf – тонофибриллы; Zl – Z-линии поперечнополосатой мускулатуры.

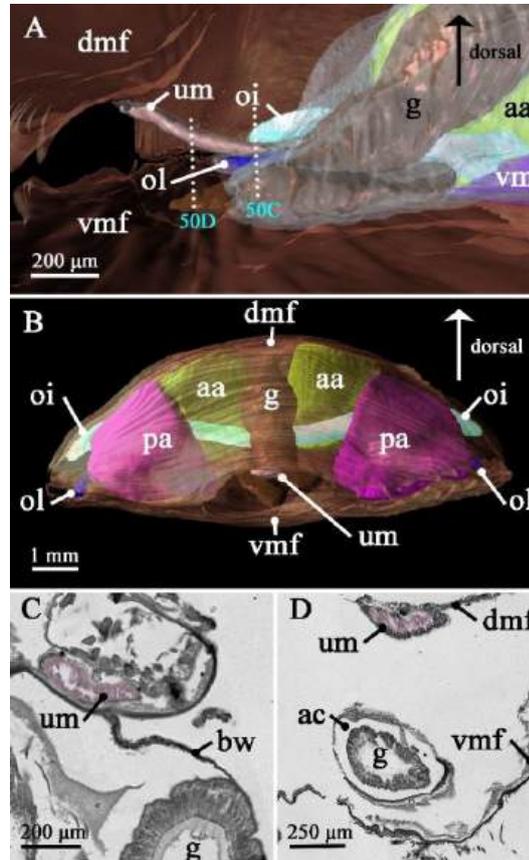


Рисунок 50. Морфология и локализация непарной медиальной мышцы (*levator ani*). А – 3D-реконструкция по данным компьютерной микротомографии, вид справа изнутри мантийного просвета, задние аддукторы не показаны; В – 3D-реконструкция по данным компьютерной микротомографии, взаимное расположение непарной медиальной мышцы, задних аддукторов и ректума, вид сзади; С – поперечный гистологический срез через среднюю часть непарной медиальной мышцы; D – поперечный гистологический срез через заднюю часть непарной медиальной мышцы. Обозначения: aa – передние аддукторы; ac – анальная камера; bw – стенка тела; dmf – дорсальный листок мантии; g – пищеварительный тракт; oi – внутренние косые мышцы; ol – латеральные косые мышцы; pa – задние аддукторы; vm – вентральное возвышение соединительной ткани; vmf – вентральный листок мантии; um – непарная медиальная мышца. Пунктирные линии на рис. 47А приблизительно показывают плоскости соответствующих поперечных срезов.

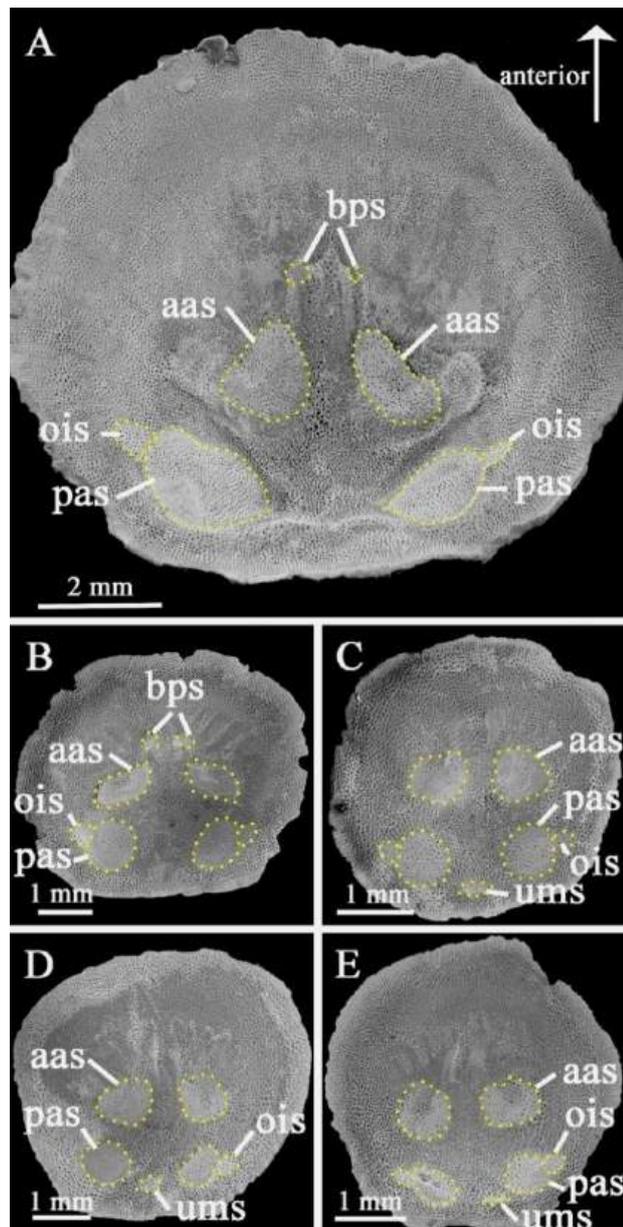


Рисунок 51. Общие виды мышечных отпечатков на дорсальной створке, СЭМ. Рисунки А–Е демонстрируют различия в отчётливости и форме различных мышечных отпечатков. Обозначения: aas – отпечатки передних аддукторов; bps – отпечатки брахиальных протракторов; ois – отпечатки внутренних косых мышц; pas – отпечатки задних аддукторов; ums – отпечатки непарных медиальных мышц. Жёлтым пунктиром обозначены границы отпечатков различных мышц.

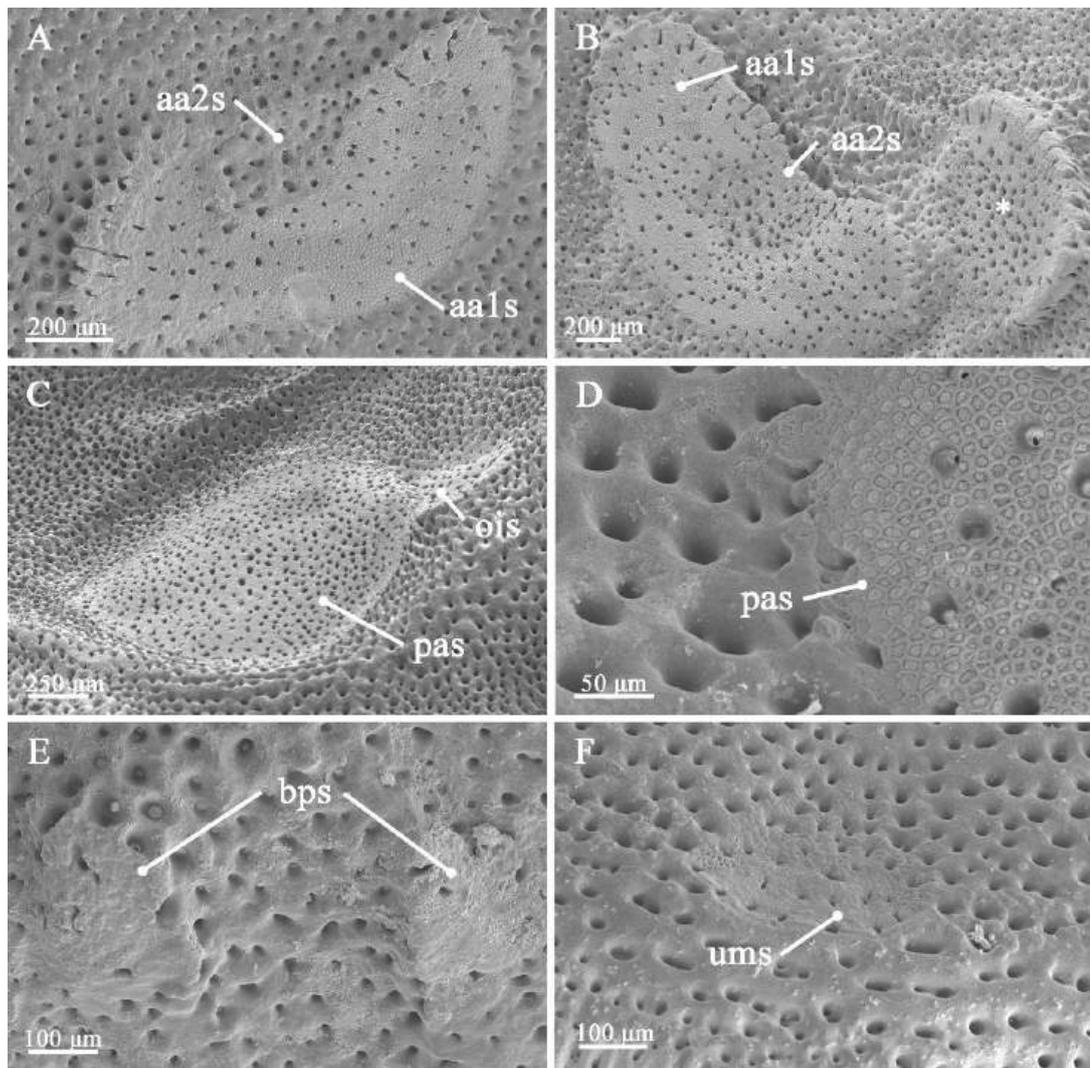


Рисунок 52. Детали мышечных отпечатков на дорсальной створке, СЭМ. А, В – отпечатки передних аддукторов; С, D – отпечатки задних аддукторов; Е – отпечатки брахиальных протракторов; F – отпечаток непарной медиальной мышцы. Обозначения: aa1s – отпечатки основных частей переднего аддуктора; aa2s – отпечатки внутренних частей переднего аддуктора; bps – отпечатки брахиальных протракторов; ois – отпечатки внутренних косых мышц; pas – отпечатки задних аддукторов; ums – отпечаток непарной медиальной мышцы. Звёздочка указывает на гребневидное поднятие поверхности раковины, предположительно соответствующее «брахиальному ретрактору».

Помимо пяти дорсальных створок, на предмет мышечных отпечатков также была обследована одна вентральная створка, однако в рамках данной работы мышечные отпечатки на ней не рассматриваются из-за плохой сохранности створки и, соответственно, нерепрезентативных результатов. В связи с этим не рассматриваются отпечатки латеральных косых мышц,

которые, судя по расположению соответствующих мышц, должны быть только на вентральной створке.

4.5. Нервная система

4.5.1. Иннервация лофофора

Основные и самые крупные элементы нервной системы *N. anomala* – это главные брахиальные нервы, иннервирующие руки лофофора и по расположению соответствующие надглоточному ганглию других брахиопод (Рис. 53), и подглоточный ганглий, продолжающийся вдоль латеральных стенок туловища парными латеральными нервными стволами (Рис. 53). Подглоточный ганглий связан с проксимальными частями главных брахиальных нервов тонкими окологлоточными коннективами; главные брахиальные нервы связаны друг с другом надглоточной комиссурой (Рис. 53). От латеральных нервных стволов отходит три пары нервов, иннервирующих крупные мышцы: это нервы передних аддукторов, нервы косых мышц и нервы задних аддукторов (Рис. 53). Предполагается, хотя и не было установлено точно, существование нервной сети в эпителии пищеварительного тракта (Рис. 53).

Нервная система лофофора *N. anomala* состоит из трёх пар нервов (Рис. 15А, 53, 54):

1) главные брахиальные нервы (левый и правый) проходят базиэпидермально вентральнее больших каналов лофофора с передней стороны, вблизи основания брахиальной складки (Рис. 15А, 54), и имеют округло-треугольную форму в сечении (рис. 15А) и диаметр до 10 мкм;

2) добавочные брахиальные нервы (левый и правый) проходят с базальной стороны эпидермиса брахиального (пищевого) желобка (Рис. 15А, 54) и на протяжении лофофора имеют изменчивую форму и неопределённые границы (Рис. 15А);

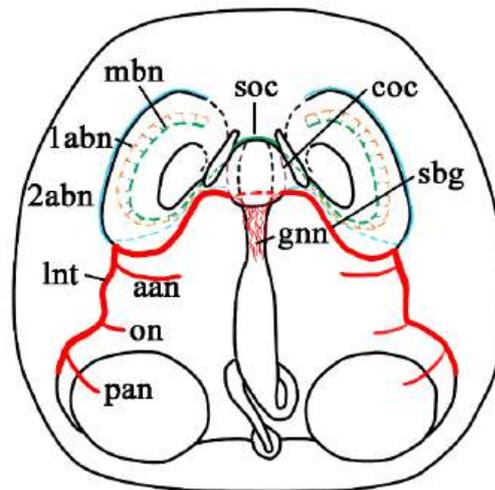


Рисунок 53. Схема организации нервной системы. Обозначения: aan – нервы передних аддукторов; soc – окологлоточные коннективы; gnn – кишечная нервная сеть; Int – латеральные нервные стволы; mbn – главные брахиальные нервы; on – нервы косых мышц; pan – нервы задних аддукторов; sbg – подглоточный ганглий; soc – надглоточные комиссуры; 1abn – добавочные брахиальные нервы; 2abn – вторичные добавочные брахиальные нервы.

3) вторичные добавочные брахиальные нервы (левый и правый) проходят под основаниями внутренних щупалец (Рис. 15А) и имеют диаметр 4-5 мкм.

Отдельно показан на реконструкциях подглоточный «ганглий»: он представляет собой толстый пучок нервных волокон, расходящихся латерально назад из-под пищевода сзади основной части периезофагеального целома; в латеральных частях он проходит в эпидермисе вентральной стенки туловища в передне-заднем направлении, постепенно утончаясь (Рис. 54).

Все нервные элементы *N. anomala* залегают базиэпидермально, то есть проходят между базальными частями эпидермальных клеток и базальной пластинкой. Нервы лофофора имеют сходную ультратонкую организацию и отличаются по толщине, которая определяется числом нервных волокон и перикариев, входящих в их состав, типам перикариев и их многочисленности, и по наличию глиальных клеток.

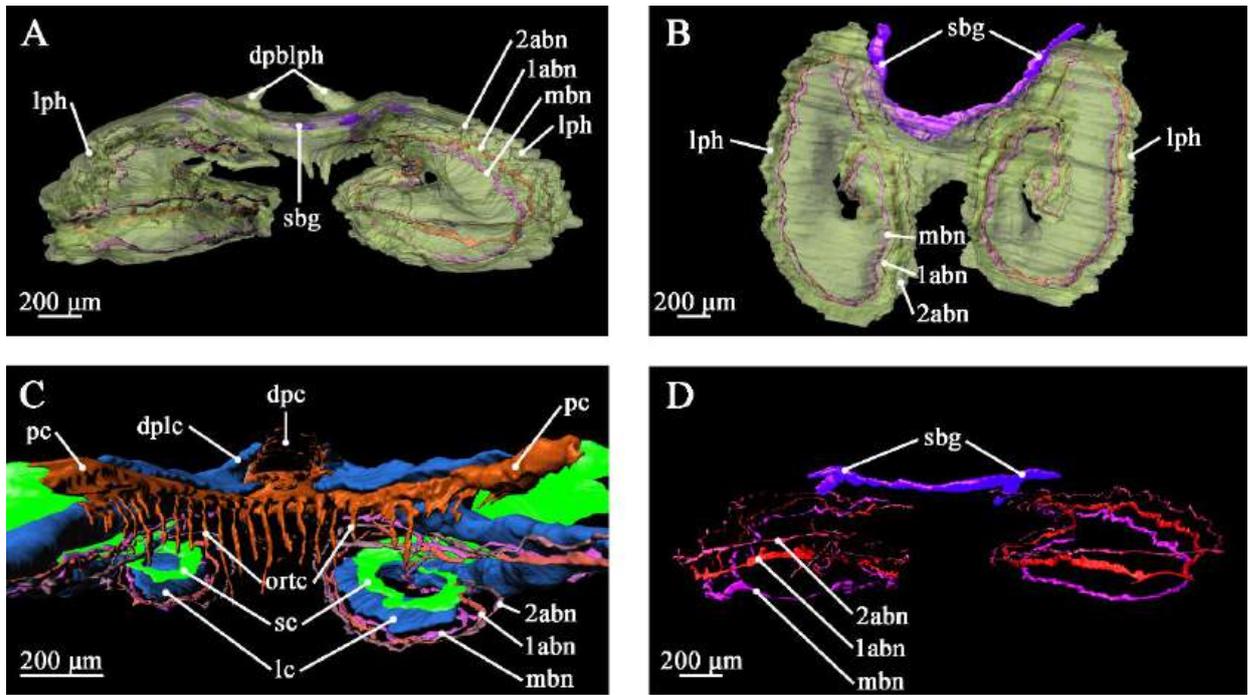


Рисунок 54. 3D-реконструкции нервной системы по полутонким срезам. А – вид спереди; В – вид с дорсальной стороны; С – вид сзади, показаны целомические полости лофофора; D – вид спереди, стенка лофофора не показана. Обозначения: dpblph – дорсальные выросты основания основания (содержащие соответствующие выросты больших брахиальных синусов); dpc – дивертикулы перизофагеального целома; dplc – дорсальные выросты больших брахиальных синусов; lc – большие брахиальные синусы; lph – руки лофофора; mbn – главный брахиальный нерв; ortc – целомические каналы околоротовых (оральных) щупалец; pc – перизофагеальный целом и соединительный канал щупальцевого целомического компартмента; sbg – подглоточный ганглий; sc – малые брахиальные синусы; 1abn – добавочный брахиальный нерв; 2abn – вторичный добавочный брахиальный нерв.

Все основные нервы *N. anomala* могут быть охарактеризованы как в той или иной степени стратифицированный нейроэпителий, в котором различные элементы располагаются ярусами. Наилучшим образом стратификация выражена у главных брахиальных нервов (Рис. 55А), по этой причине стратификация далее рассматривается именно на их примере.

Апикальный ярус образован телами клеток покровного эпителия. Их строение может различаться в деталях, но в целом довольно сходно. Это веретеновидные высокие клетки с расширенной апикальной частью и узкими

базальными отростками, проходящими между нервными волокнами и доходящими до базальной пластинки. Цитоплазма базального отростка заполнена пучками тонофибрилл (промежуточных филаментов), которые прикрепляются к базальной пластинке при помощи гемидесмосом. Эти филаменты проходят сквозь всю клетку, начинаясь небольшими пучками в основании микроворсинок апикальной поверхности и сливаясь в крупные пучки в базальном отростке. Апикальная поверхность клеток несёт длинные микроворсинки и жгутик. Среднюю часть клетки занимает крупное ядро, вытянутое в апикально-базальном направлении.

Второй ярус стратифицированного нейроэпителлия занимают тела нервных клеток – перикарии. По особенностям ультраструктурной организации тела нейронов, входящие в состав нервов, могут быть подразделены на три типа (Рис. 55А). Тела нейронов первого типа достигают 7 мкм в диаметре, ядро округлое, крупное, имеет более относительно плотную кариоплазму и значительное количество пристеночного конденсированного хроматина. Нейроны второго типа имеют крупную сому, диаметр которой достигает 8 мкм. Тело клетки полностью занято крупным ядром, которое лишено ядрышка, содержит небольшие глобулы электронно-плотного хроматина и имеет электронно-светлую кариоплазму. Вокруг ядра располагаются многочисленные митохондрии очень небольшого диаметра с электронно-плотным матриксом. Нейроны третьего типа имеют небольшие размеры тела (его диаметр не превышает 5 мкм), содержащего небольшое вытянутое ядро с электронно-плотной кариоплазмой и большим количеством конденсированного хроматина. Нейроны всех трёх типов многочисленны в составе главных брахиальных нервов.

Следующий ярус стратифицированного нейроэпителлия составляет нейропилль – скопление нервных отростков нейронов. В главных брахиальных нервах нервные отростки проходят продольно, вдоль брахиальной оси (Рис. 55А). Нейропилль всех брахиальных нервов включает нейриты разных типов,

которые различаются по диаметру (крупные и мелкие) и плотности цитоплазмы (электронно-светлая и средней электронной плотности). Нейриты большого диаметра, как правило, имеют светлую цитоплазму, более мелкие нейриты имеют относительно электронно-плотную цитоплазму (Рис. 55, 56).

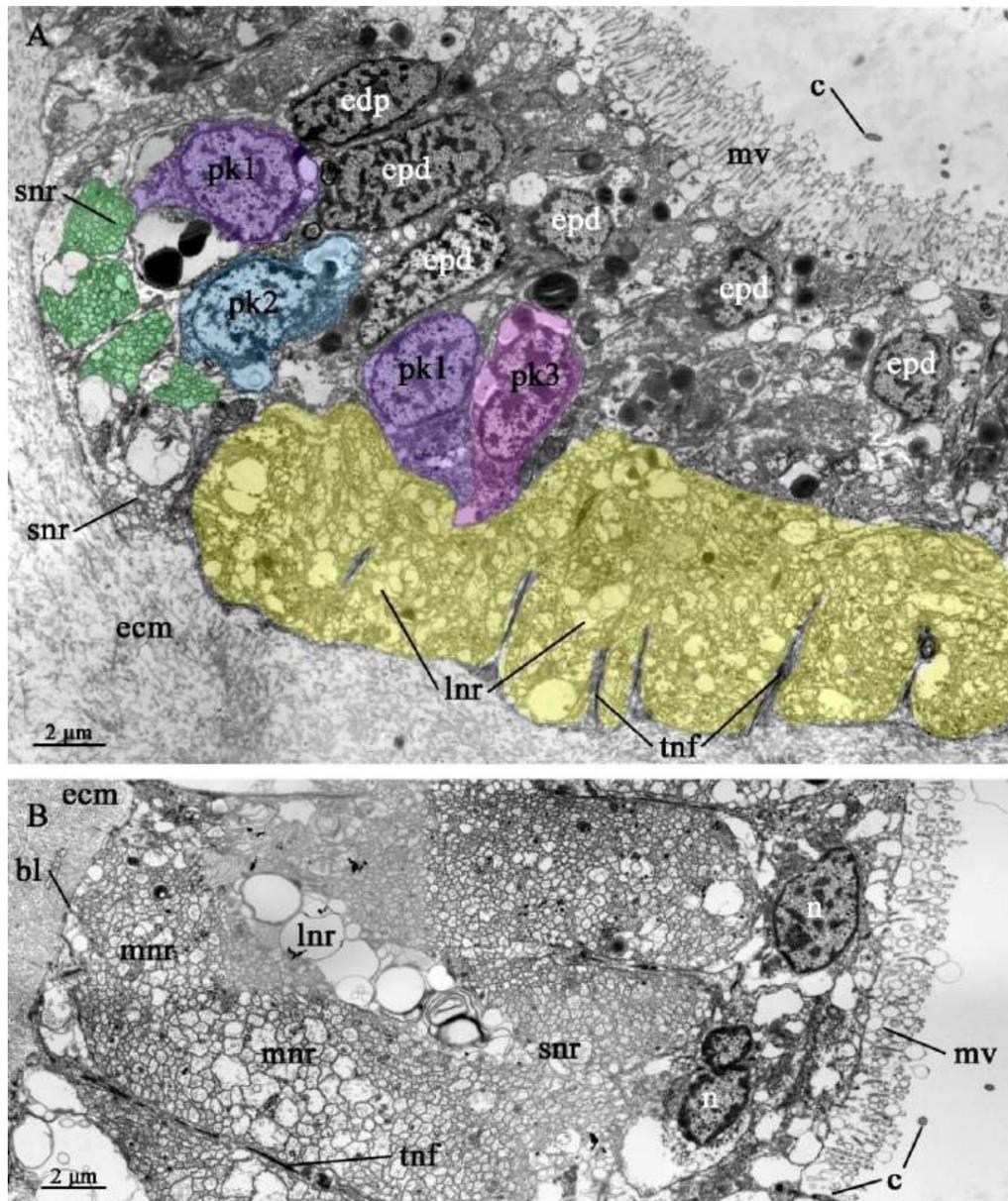


Рисунок 55. Ультраструктура центральной нервной системы, ТЭМ. А – поперечный срез через главный брахиальный нерв (=надглоточный ганглий); В – поперечный срез через латеральную часть подглоточного ганглия в месте его перехода в вентролатеральный нервный ствол. Обозначения: с – жгутики; есм – внеклеточный матрикс; ерд – эпидермальные клетки; лnr – крупные нейриты; mv – микроворсинки; n – ядра эпидермальных клеток; пр – нейропилы; pk1, pk2, pk3 – различные типы перикариев; snr – мелкие нейриты; tnf – промежуточные филаменты (тонофибриллы).

Главные брахиальные нервы связаны с добавочными брахиальными нервами многочисленными поперечными нервными пучками толщиной не более 5 мкм (Рис. 56А, 57А). Электронно-светлые нейриты в них окружены отростками маргинально расположенных простых глиальных клеток с крупными, до 2 мкм, электронно-плотными включениями (Рис. 56А).

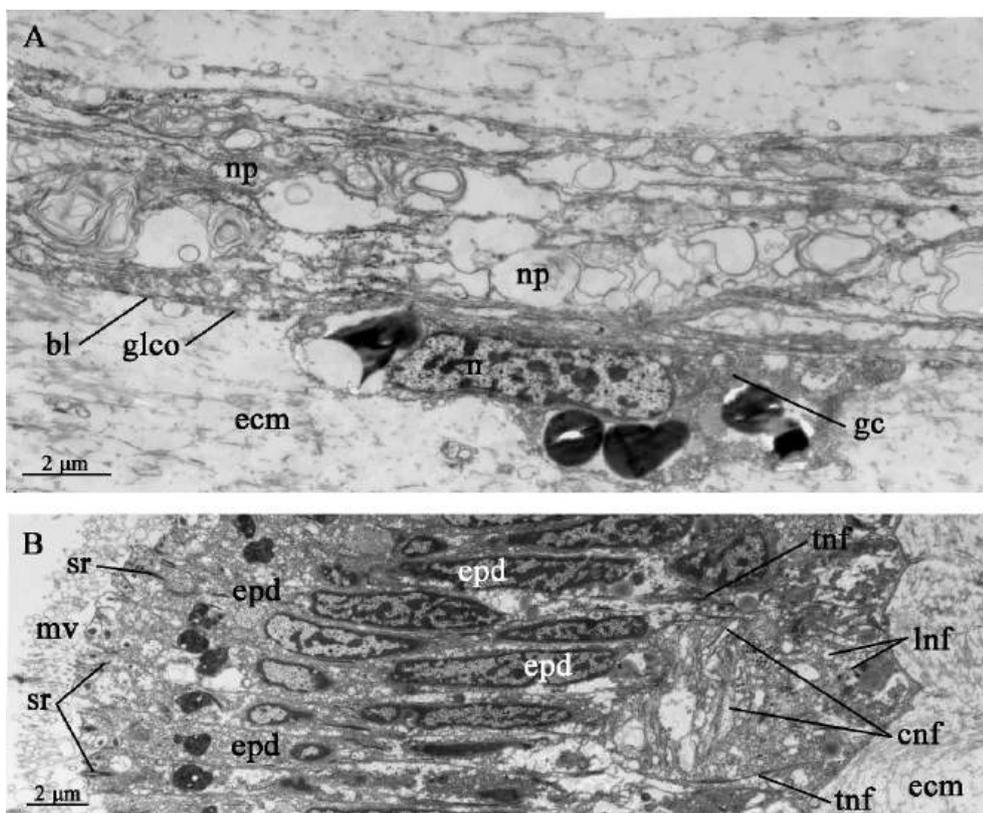


Рисунок 56. Ультраструктура поперечных нервов и добавочного брахиального нерва, ТЭМ, поперечные срезы через руку лофофора. А – продольно срезанный поперечный нерв в толще соединительной ткани руки лофофора; В – добавочный брахиальный нерв. Обозначения: bl – базальная пластинка; cnf – поперечные нервные отростки; ecm – внеклеточный матрикс; epd – эпидермальные клетки; gc – глиальная клетка; glco – отросток глиальной клетки; Inf – продольные нервные отростки; mv – микроворсинки; np – нейропилль; sr – исчерченные корешки; tnf – промежуточные филаменты (тонофибриллы).

Добавочный брахиальный нерв находится в основании столбчатого эпидермиса брахиальной складки (эпидермиса I типа), в области добавочного брахиального нерва устроенного аналогично эпидермису над главным брахиальным нервом (Рис. 56В). В добавочном брахиальном нерве можно различить множество нервных отростков различных типов: крупных

продольных с электронно-светлой цитоплазмой, мелких продольных с более плотной цитоплазмой и таких же поперечных (Рис. 56В, 57А). Тонкие нейриты расположены базальнее крупных. Тела нервных клеток в добавочном нерве не были обнаружены.

Вторичный добавочный брахиальный нерв, расположенный на дорсальной стороне брахиальной складки у оснований щупалец (Рис. 15А, 57В), стратифицирован схожим образом с главным брахиальным нервом: в нём также есть апикально расположенные тела эпидермальных клеток, средний слой из перикариев и базальный слой, составленный нервными отростками и базальными отростками эпидермальных клеток, тянущимися к базальной пластинке (Рис. 57С). Нервные отростки в нём ориентированы, как и в добавочном брахиальном нерве, и продольно (в основном), и поперечно (Рис. 57С). В них заметны синаптические пузырьки небольшого диаметра (Рис. 57С).

Так называемый подглочный ганглий (Рис. 54В,Д), как показывает трансмиссионная электронная микроскопия, в действительности представляет собой не ганглий, а очень крупное (до 40 мкм в высоту) скопление нервных отростков, залегающих под апикальным эпидермальным ярусом (Рис. 55В). Тела эпидермальных клеток образуют слой толщиной до 7 мкм, на поверхности нейропиля. Базальные отростки эпителиальных клеток проходят между нейритами и их цитоплазма содержит промежуточные филаменты, тогда как совокупность нервных пучков занимает всё пространство между базальной пластинкой и телами эпидермальных клеток и имеет толщину 30-35 мкм (рис. 51В). Стратификация нейритов по диаметру и наличию включений отличается от таковой брахиальных нервов; можно выделить: 1) нейриты небольшого диаметра (100-150 нм), содержащие множество микротрубочек и относительно небольшое количество электронно-плотных гранул, располагаются в основном апикально, но их также много и в базальной части нейроэпителия, где они чередуются с нейритами средних размеров; 2)

крупные нейриты (до 1,5 мкм), расположенные базальнее малых нейритов и содержащие электронно-светлую цитоплазму, в которой обнаруживаются лишь синаптические пузырьки; 3) нейриты среднего размера (до 500 нм), расположенные в базальной части нейроэпителия и содержащие множество микротрубочек и электронно-плотных гранул. Тела нервных клеток в подглоточном ганглии *N. anomala* нами не были обнаружены.

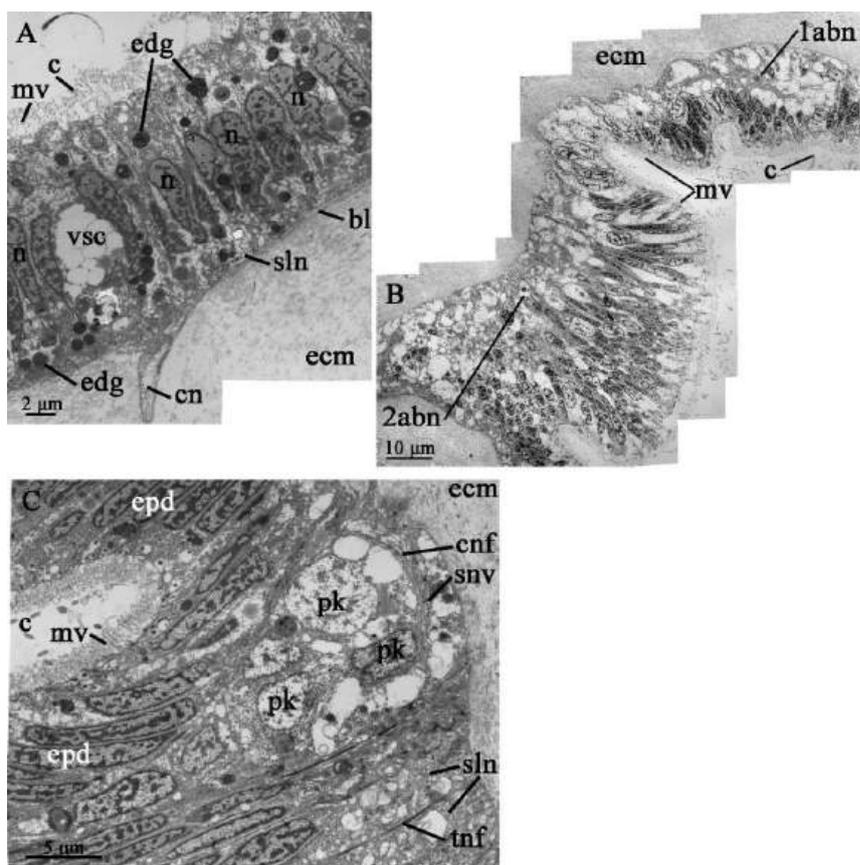


Рисунок 57. Ультраструктура добавочного и второго добавочного брахиальных нервов, ТЭМ, поперечные срезы. А – добавочный брахиальный нерв; В – взаиморасположение добавочного и второго добавочного брахиальных нервов в брахиальном желобке; С – второй добавочный брахиальный нерв. Обозначения: bl – базальная пластинка; с – жгутики; cn – поперечный нерв в толще соединительной ткани; cnf – мелкие поперечные нейриты; ecm – внеклеточный матрикс; edg – электронно-плотные включения; epd – эпидермальные клетки; mv – микроворсинки; mv – микроворсинки; pk – перикарии; sln – мелкие продольные нейриты; snv – синаптические пузырьки; tnf – промежуточные филаменты (тонофибриллы); vsc – крупные везикулы с электронно-прозрачным содержимым; 1abn – добавочный брахиальный нерв; 2abn – второй добавочный брахиальный нерв.

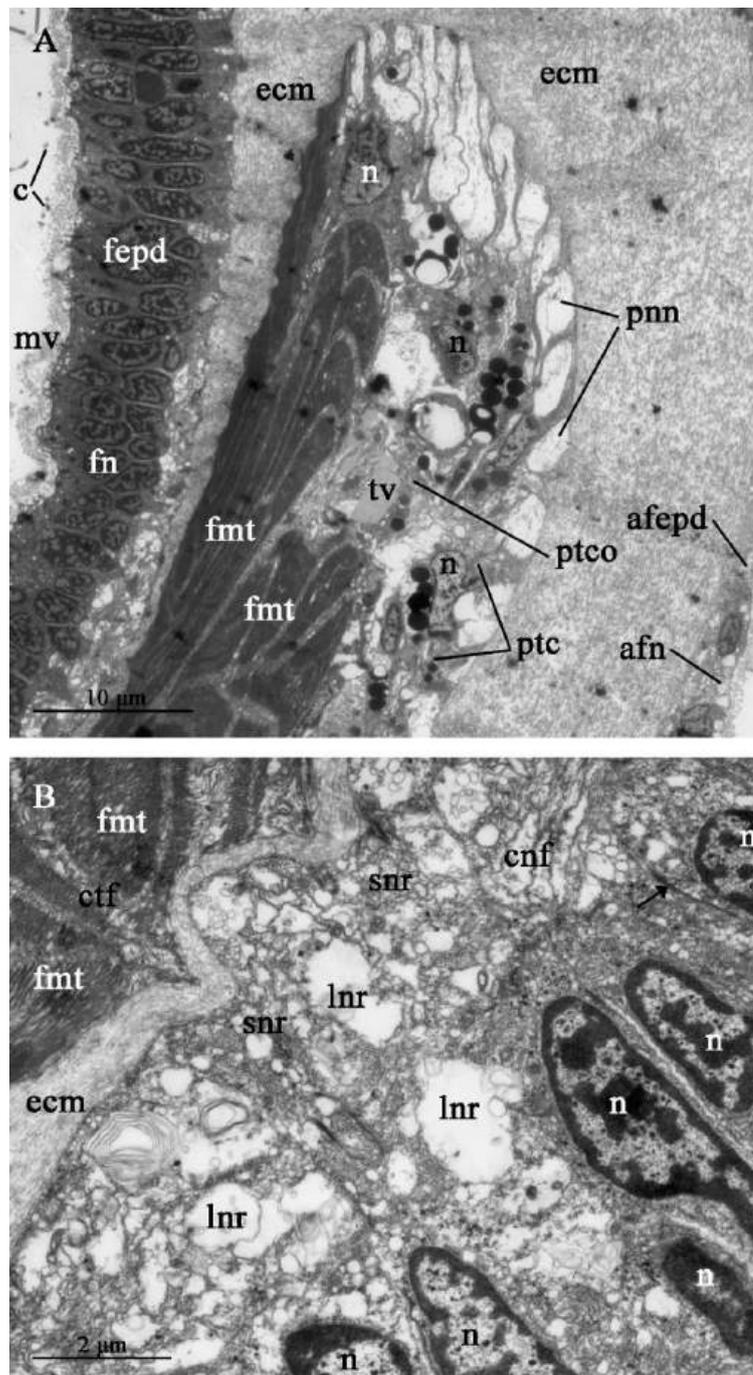


Рисунок 58. Ультраструктура щупальцевых нервов, ТЭМ. А – продольный срез через основание щупальца; В – поперечный срез через фронтальный нерв наружного щупальца. Обозначения: afepd – абфронтальный эпидермис; afn – абфронтальные нейриты щупальца; с – жгутики; snr – поперечные нейриты; ctf – соединительнотканная пластинка, соединяющая внеклеточный матрикс щупальца с щупальцевым сосудом; ecm – внеклеточный матрикс; fepd – фронтальный эпидермис; fmt – фронтальная мускулатура щупальца; fn – фронтальный щупальцевый нерв; mv – микроворсинки; lnr – крупные нейриты; n – ядра; pnn – перитонеальные нейриты; ptc – перитонеальные клетки; ptco – отростки перитонеальных клеток; snr – мелкие нейриты; tv – щупальцевый сосуд

Отдельно следует рассмотреть иннервацию щупалец. Во всех щупальцах хорошо выражен и заметен как минимум фронтальный щупальцевый нерв (рис. 23A,D, 57), расположенный базиэпидермально во фронтальном эпидермисе и включающий в себя крупные нейриты, ориентированные продольно, и мелкие нейриты, ориентированные продольно и поперечно. Есть также очень тонкие нервные отростки, предположительно соответствующие абфронтальному щупальцевому нерву других брахиопод (Рис. 58А). Как в наружных, так и во внутренних щупальцах в базальной части целомической выстилки проходят перитонеальные нейриты (рис. 23А–D; см. раздел 4.3).

4.5.2. Иннервация мускулатуры

В рамках данной работы была изучена иннервация только некоторых мышц: брахиальных мышц, брахиальных элеваторов и передних аддукторов.

Брахиальные мышцы и брахиальные элеваторы имеют общую иннервацию через соединительнотканную пластинку (Рис. 59), разделяющую малые брахиальные синусы и перивисцеральный целом (Рис. 44, 45А). В них проходят поперечные нейриты диаметром до 4 мкм со светлой цитоплазмой (Рис. 59); некоторые из них плотно заполнены микротрубочками и так называемыми «dense-core»-везикулами (Рис. 59). Нервные отростки окружены глиальными клетками (Рис.59А).

Передние аддукторы иннервируются через нервную пластинку (термин по Blochmann, 1892) – вырост соединительной ткани, отходящий от подглоточного ганглия (Рис. 60А,В). На ультратонких срезах хорошо видно, как протяжённый нервный отросток проходит через толщу соединительной ткани под подглоточным ганглием (Рис. 60А) и затем проходит по нервной пластинке (Рис. 60В).

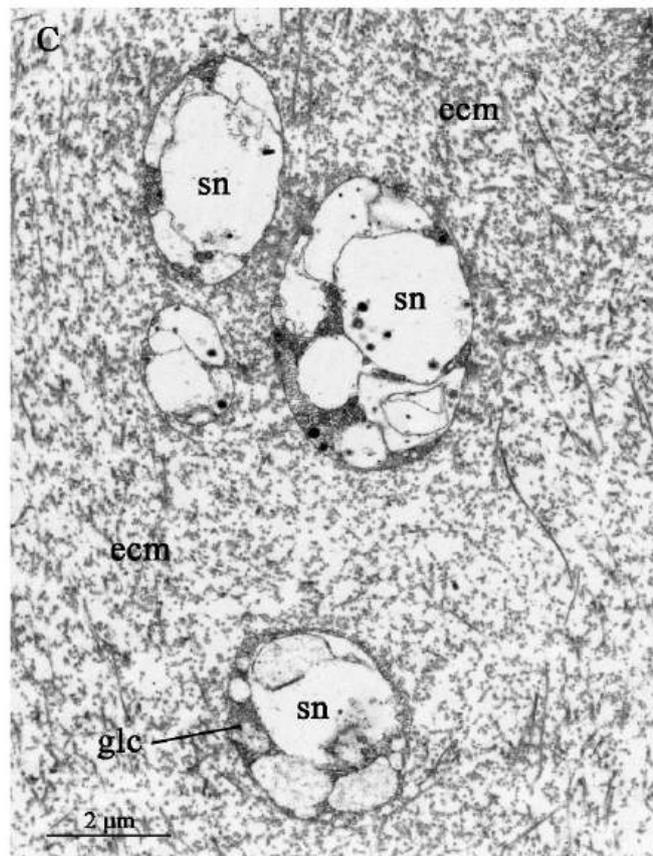
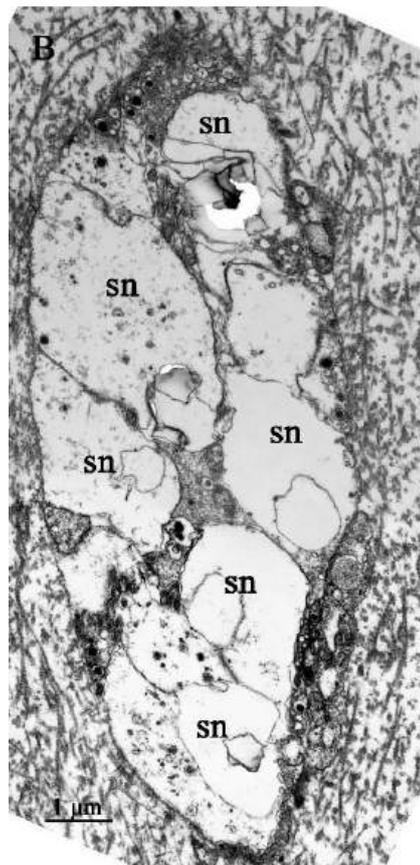
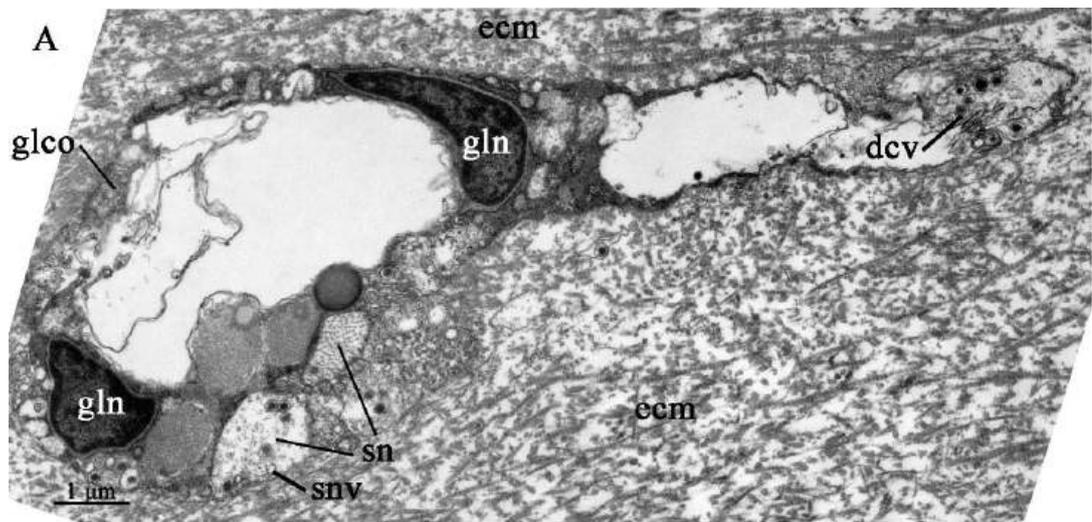


Рисунок 59. Ультраструктура нервных отростков в соединительнотканной перегородке между щупальцевым целомическим компартментом и перивисцеральным целомом, ТЭМ. Обозначения: dcv – «dense-core»-везикулы; ecm – внеклеточный матрикс; glco – отростки глиальных клеток; gln – ядро глиальной клетки; sn – поперечные нейриты, snv – синаптические пузырьки.

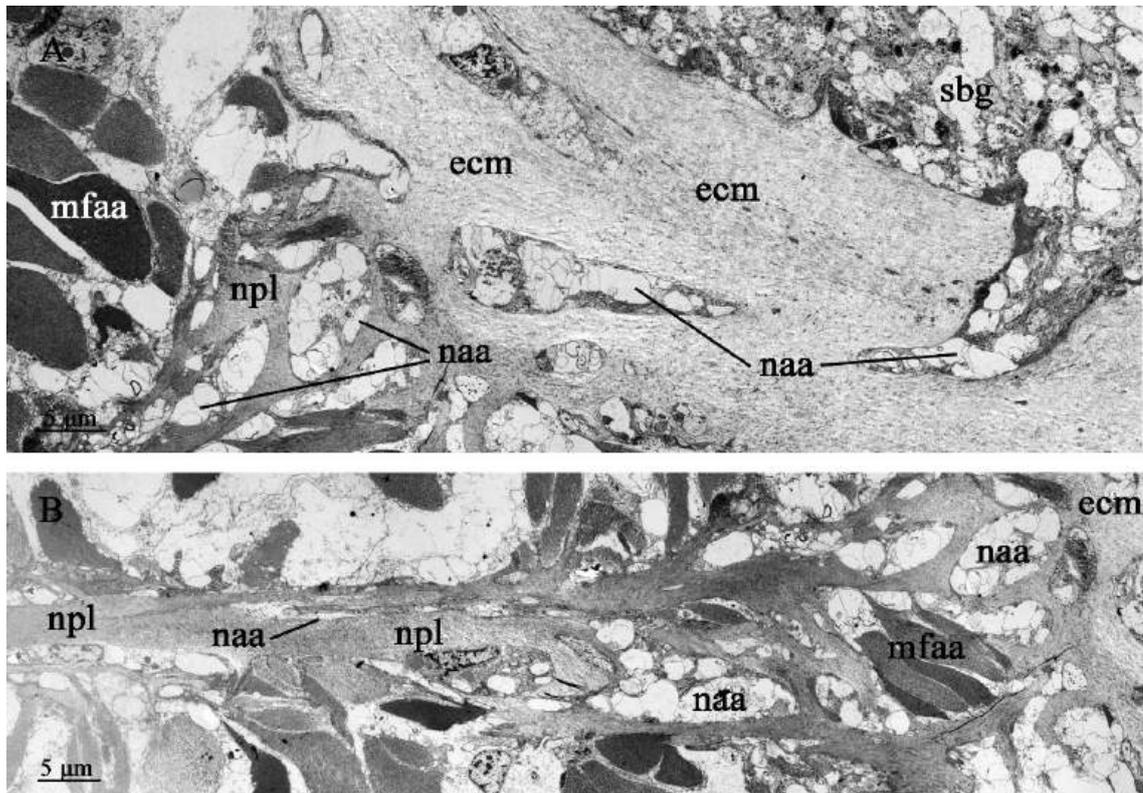


Рисунок 60. Иннервация передних аддукторов, ТЭМ. А – нерв переднего аддуктора, проходящий в толще соединительной ткани от подглоточного ганглия; В – нервная «пластинка» с нервом переднего аддуктора. Обозначения: ecm – внеклеточный матрикс; mfaa – мышечные волокна переднего аддуктора; naa – нерв переднего аддуктора; npl – нервная «пластинка»; sbg – подглоточный ганглий

5. ОБСУЖДЕНИЕ

5.1. Ультраструктура эпидермиса туловища и мантии

В эпидермисе лофофора выявлены моноцилиарные микровиллярные, в том числе секреторные, эпителиальные клетки, расположенные в один слой. Это соответствует приведённому в обзорных работах (James, 1997) описанию эпидермиса лофофора за одним исключением: не были выявлены моноцилиарные эпителиоциты без апикальных микроворсинок – все клетки эпидермиса лофофора являются микровиллярными. Клетки эпидермиса содержат многочисленные гранулы и включения различной электронной плотности, которые могут экскретироваться на поверхность микроворсинок; с этим, вероятно, связано образование гликокаликса из мукополисахаридов и гликозаминогликанов (James, 1997). Тот факт, что эпидермис фронтальных и латеральных сторон щупалец гораздо выше абфронтального, также можно связать с необходимостью увеличить количество ресничек на поверхности, так как эти зоны эпидермиса в большей степени выполняют секреторную функцию для транспортировки пищевых частиц (Atkins, Rudwick, 1962). На исследованных участках тела и лофофора *N. anomala* нами не был обнаружен многослойный эпидермис, описанный в одной из ранних работ по замковой брахиоподе *Laqueus californicus* (Reynolds, McCammon, 1977) и не подтверждённый впоследствии ни у этого вида (Reed, Cloney, 1977), ни у других видов брахиопод; таким образом, существование многослойного эпидермиса у брахиопод представляется сомнительным.

В рамках настоящей работы было обнаружено два типа внутреннего мантийного эпидермиса – плоский микровиллярный и железистый столбчатый микровиллярный. Ни один из этих типов эпидермиса не соответствует в полной мере приводимым в литературе данным по ринхонеллиформным брахиоподам (James et al., 1992; Williams et al., 1997a; Ратновская, 2022) с описанием внутреннего мантийного эпидермиса как железистого кубического микровиллярного. Уильямс с соавторами отмечают трансформацию

кубического эпителия в столбчатый вблизи края мантии (Williams et al., 1997a). Однако в настоящей работе столбчатый внутренний мантийный эпидермис был обнаружен далеко от края мантии, в области передних дорсальных мантийных синусов.

Наличие в эпидермисе дорсальной стенки тела в области мантийного просвета большого количества крупных электронно-плотных включений различных форм может говорить об активном фагоцитозе пищевых частиц непосредственно этим эпидермисом; подобное явление недавно было описано у эхиурид (Kuznetsov, Temereva, 2021). Вместе с тем, стоит отметить, что непосредственно

Строение и ультраструктура мантийных цекумов в целом соответствуют единственному в литературе полному описанию мантийных цекумов у краниид, сделанному Уильямсом и Райтом (Williams, Wright, 1970). Подтверждается также, что цекумы мантии краниид разветвляются в направлении периостракума (Williams, Wright, 1970; Nielsen, 2002), в отличие от большинства ринхонеллиформных брахиопод (Owen, Williams, 1969). Заметным отличием данных, приведённых в настоящей работе, от литературных является наличие в эпидермисе мантии, и в частности в основаниях цекумов, так называемых глобулярных клеток, описываемых у брахиопод обычно в соединительной ткани (Кузьмина и др., 2006; Kuzmina, Malakhov, 2009; Temereva, Kuzmina, 2017), в том числе мантии (Kuzmina, Malakhov, 2009; Ратновская, 2022). Единственное упоминание о глобулярных клетках в составе эпидермиса мантии содержится в работе А. Ратновской (2022) по виду *H. psittacea*. В работе Уильямса и Райта клетки в основании мантийного цекума представлены как обычные кубические эпителиоциты с небольшим количеством включений (Williams, Wright, 1970). Таким образом, в настоящей работе впервые показаны глобулярные клетки в мантийном эпидермисе краниид. Предполагается, что глобулярные клетки только созревают в эпидермальном слое (Ратновская, 2022), накапливая запасные

вещества и затем перемещаясь в соединительную ткань мантии, что доказывалось, в частности, более крупными размерами глобулярных клеток в соединительной ткани (Ратновская, 2022). С другой стороны, возможно, может происходить и наоборот: глобулярные клетки созревают в соединительной ткани, а их меньшие размеры в составе эпидермиса объясняются тем, что в цитируемой работе (Ратновская, 2022) они наблюдались в эпителиях уже после того, как ими была секретирована большая часть запасённых веществ. В рамках данной работы эти предположения не подлежат обсуждению, так как сравнение размеров глобулярных клеток в наружном эпидермисе мантии и глобулярных клеток в других местах не проводилось. Наличие глобулярных клеток в основании цекума заставляет предположить у цекумов запасящую функцию, предполагаемую для них в некоторых работах (Owen, Williams, 1969; James et al., 1992). В данной работе не обнаружены нервные отростки, подходящие к мантийным цекумам, как это описано у ювенилей *N. anomala* (Temereva, 2020a); таким образом, мы не можем подтвердить для цекумов сенсорную функцию (Thayer, 1986; см. также обсуждение в Rudwick, 1970). Вероятно, их отсутствие у взрослых особей можно связать с тем, что у взрослых особей раковина значительно толще, что затрудняет рецепцию и дальнешую передачу нервного сигнала. Дыхательная функция (Thayer, 1986) цекумов также представляется маловероятной, так как, во-первых, цекумы не контактируют с внешней средой непосредственно, будучи отделёнными от неё периостракумом, а во-вторых, у *N. anomala* и других брахиопод есть другие места, которые, предположительно, могут лучше справляться с функцией газообмена, например, лофофор и мантия.

5.2. Организация целомической системы и компартментализация тела

Анатомия целомической системы краниид обсуждалась ранее в нескольких работах (Joubin, 1886; Blochmann, 1892; James, 1997; Robinson,

2014). Представленные в настоящем исследовании результаты в целом согласуются с данными других авторов. Однако, некоторые особенности целомической компарментализации и самих целомов ранее не были описаны. В частности, не были ранее описаны отдельные фронтальные целомические камеры, хотя в литературе упоминаются находящиеся в них брахиальные протракторы (Joubin, 1886; Blochmann, 1892; Vulman, 1939; Robinson, 2014). Не совсем ясно происхождение фронтальных целомических камер. Поскольку они связаны с мантией, и соединительнотканная оболочка этих целомических камер переходит в соединительную ткань мантии, можно предположить, что они могут быть производными системы мантийных синусов, отделяющихся от последних в онтогенезе после метаморфоза, и являются таким образом производными туловищной целомической системы, а именно перивисцерального целома. С другой стороны, они могут происходить от дорсальных выростов больших брахиальных синусов, от которых они отделены всего лишь тонкой перегородкой. Наконец, есть вероятность, что фронтальные камеры имеют независимое происхождение. Тестирование всех этих гипотез невозможно без проведения соответствующих исследований онтогенеза. То же самое касается и камер задних аддукторов, вероятнее всего отделяющихся от перивисцерального целома в результате обособления заключённых в них мышц, но с некоторой вероятностью также имеющих независимое происхождение, например, от четвёртой пары целомических мешков личинки, описанных Нильсеном (Nielsen, 1991). Интересно также отметить, что задние части илеопариетального мезентерия вливаются в стенки, разделяющие перивисцеральный целом и камеры задних аддукторов; в спекулятивном порядке можно предположить, что камеры задних аддукторов и обособились в результате сильного разрастания илеопариетальных мезентериев, не отмеченного у лингулиформных и ринхонеллиформных брахиопод (Blochmann, 1900; Кузьмина и др., 2006). Я предполагаю, что обособление камер задних аддукторов, каким бы образом

оно ни происходило, имеет функциональное значение для механизма закрытия раковины (подробнее см. раздел 5.4).

Робинсон (Robinson, 2014) описывает «переднюю целомическую камеру», расположенную впереди «пояса кольцевой мышцы» в основании лофофора. Это описание соответствует периезофагеальному целому в настоящей работе, и я предпочитаю термин «периезофагеальный целом» по двум причинам: во-первых, это название в точности иллюстрирует расположение данной целомической камеры (вокруг пищевода – *oesophagus*); во-вторых, данный термин имеет гораздо большую историю употребления: термины «периезофагеальный целом» для основной полости и «периезофагеальные пространства» для дивертикулов вокруг пищевода употребляются по меньшей мере с 1892 года и для краниид (Blochmann, 1892; Numan, 1959), и для других брахиопод (Кузьмина и др., 2006; Kuzmina, Malakhov, 2011). С другой стороны, подходящим названием для этой целомической полости видится также термин «основная часть мезоцеля», предложенный Хайман (Numan, 1959); недостатком этого является неоднозначность архицеломатной концепции (с выделением протоцеля, мезоцеля и метацеля как основных целомических компартментов) в применении к брахиоподам (см. ниже), а также то, что к мезоцелю традиционно относятся также большие брахиальные синусы, с периезофагеальным целомом не связанные ни напрямую, ни опосредованно. В связи с этим я предлагаю обозначать совокупность периезофагеального целома, соединительных каналов и малых брахиальных каналов как «щупальцевый целом» (ранее не использовавшийся термин), а в качестве альтернативного обозначения для периезофагеального целома по необходимости использовать конструкцию «основная часть щупальцевого целома» – несмотря на то, что она видится несколько громоздкой, она наилучшим образом описывает соотношение периезофагеального целома и других разделов целомической системы лофофора. Термин «щупальцевый

целом» хорошо отражает тот факт, что от всех подразделений этого целомического компартмента отходят каналы в щупальца (внутренние, наружные, окологотовые), и именно сообщение щупалец с другими частями тела является, по-видимому, основным назначением этого целомического компартмента (в частности, как показано в разделах 4.3 и 4.4, в щупальцевые каналы из щупальцевого целома заходят мышцы и сосуды).

Как уже было написано в разделе 4.3, перивисцеральный целом, самый большой целомический компартмент *N. anomala*, обладает причудливой морфологией с двумя парами выростов, заключающих мышцы, задним непарным выростом, содержащим непарную медиальную мышцу, и разветвлённой системой мантийных синусов. Формирование полуобособленных камер для внутренних и латеральных косых мышц, вероятно, создаёт для упомянутых мышц дополнительную опору.

Анальная камера, ранее описанная Блохманном (Blochmann, 1892) и с тех пор совершенно не упоминаемая в литературных источниках, за исключением некоторых обзоров, также, как и фронтальные камеры и камеры задних аддукторов, представляет собой обособленный целомический компартмент, не связанный с перивисцеральным целомом.

Таким образом, целомическая система туловища у *N. anomala* включает в себя четыре целомических компартмента, из которых два парные (фронтальные камеры и камеры задних аддукторов) и два непарные (перивисцеральный целом и анальная камера), а в совокупности, с учётом одного парного и одного непарного целомических компартментов лофофора, целомическая система *N. anomala* является шестичастной (гексапартитной), и никакие из целомических компартментов при этом не являются полными сериальными гомологами. Подобная фрагментация целомической системы не была ранее описана ни у брахиопод, ни у каких-либо других животных. С учётом того, что онтогенез краниид изучен в основном на личиночных стадиях (Nielsen, 1991; Freeman, 2000; Lüter, 2007), а о развитии пост-метаморфозных

ювенилей известно мало, следует предположить, что количество зачатков целомов может составлять меньше шести пар, а разделение целомов, в частности туловищных, происходит уже после метаморфоза. Возможно также, что и отделение целомических компартментов лофофора друг от друга происходит на ювенильных стадиях, так как, по некоторым данным, у личинок, в том числе компетентных, целомическая полость одна и не разделена никакими перегородками (Freeman, 2000). Установление судьбы этого единого целомического зачатка требует дальнейших онтогенетических исследований на ювенилях. Стоит проверить также, в действительности ли у краниид образуется единый целомический зачаток, а не четыре, как описано Нильсеном (Nielsen, 1991), так как данных в пользу и той, и другой интерпретации в настоящий момент немного: фактически, они ограничиваются соответствующими статьями Нильсена и Фримена.

Отсутствие исследований постэмбрионального развития целомической системы также сильно затрудняет сравнение компартментализации тела *M. anomala* и других брахиопод, а также родственных им форонид и мшанок. В рамках архицеломатной гипотезы (Masterman, 1898) считается, что брахиоподы имеют двухчастный (бипартитный) целом, состоящий из лофофорального и туловищного целома (Nielsen, 1991; Temereva et al., 2015); у *L. anatina* описана трипартитная целомическая система с отдельным целомом в брахиальной складке, гомологизируемым в рамках архицеломатной концепции с протоцелом (Yatsu, 1902; Temereva et al., 2015). Впрочем, есть и исследования, противоречащие этим данным (Lüter, 1998, 2007), и кроме того, в некоторых работах у лингулид предполагается даже связь малых брахиальных синусов с перивисцеральным целомом (Blochmann, 1900; Trueman, Wong, 1987). Таким образом, в различных интерпретациях число обособленных целомических компартментов колеблется от одного до трёх или четырёх. Развитие целомической системы у лингулид, как и в случае краниид, практически не изучено. В рамках настоящей диссертации описаны

дивертикулы перизофагеального целома у брахиальной складки в области рта, по расположению соответствующие предротовому целома лингулид («протоцелю»), однако, в отличие от предротового целома лингулид (Temereva et al., 2015), эти дивертикулы у *N. anomala* приурочены только к околоротовой области, и не продолжают в брахиальной складке в руках. Поскольку эти дивертикулы явно связаны с перизофагеальным целомом, занимающим постротовое положение, они точно не могут быть гомологизированы с «протоцелом».

Трипартитная организация целомической системы, по последним данным, является плезиоморфной чертой фронид (Temereva, Malakhov, 2011b; Temereva, 2015a) – группы, которая по данным многих молекулярно-систематических работ является ближайшим родственником брахиопод (Cavalier-Smith, 1998; Cohen, Weydmann, 2005; Hausdorf et al., 2010; Cohen, 2013). Считается, что трипартитная организация целомической системы является плезиоморфной и для всех лофофорат (Emig, 1984), но во всех группах лофофорат исходная трипартитность так или иначе подвергается редукции (Bartolomaeus, 2011; Gruhl et al., 2005, 2009; Temereva, 2015a, 2017; Темерева, Малахов, 2006; Temereva, Malakhov, 2015; Temereva et al., 2015).

Стоит отметить, что целомическая система брахиопод в общем и *N. anomala* в частности с трудом вписывается в рамки архицеломатной концепции. Как отмечает Лютер, тримерия (архицеломия) имеет смысл только в том случае, когда она имеет какое-либо отражение в развитии брахиопод или в организации взрослых особей, притом ни того, ни другого в реальности не наблюдается (Lüter, 2007). Не наблюдается выраженной архицеломии и у взрослых особей *N. anomala*, так как их целомическая система состоит из шести полностью разделённых целомических компартментов. Такое сложное устройство тем более тяжело сопоставить с традиционно применяемой к брахиоподам «бипартитной» схемой, согласно которой у брахиопод исходно два целомических компартмента – «мезоцель» в лофофоре и «метацель» в

туловище. С другой стороны, такая гомологизация будет вполне оправдана, если мы, в отличие от К. Лютера (Lüter, 2007), будем учитывать не точное количество полностью отделённых друг от друга целомических компартментов, а только их расположение в хорошо различимых отделах тела, согласно общепринятой схеме (Малахов, 2004), – в таком случае большие брахиальные синусы и щупальцевый целом, расположенные в фильтрационном аппарате – лофофоре, соответствуют «мезоцелю», а перивисцеральный целом, камеры задних аддукторов и анальная камера, расположенные в туловище – «метацелю». Положение фронтальных целомических камер остаётся в такой схеме неопределённым; однако, можно предположить, что выделение их в качестве обособленного целомического компартмента, как и в случае камер задних аддукторов, связано с обеспечением большей эффективности расположенных в этих целомических полостях мышц (брахиальных протракторов и задних аддукторов соответственно). Фронтальные камеры, вероятнее всего, также являются производными «метацели», так как передней своей частью связаны с мантией и на срезах выглядят как сильно обособленные мантийные синусы (дивертикулы туловищного целома). Предположение Просса (Pross, 1980) о соответствии больших брахиальных синусов протоцелю представляется неверным, так как большие брахиальные синусы полностью расположены позади рта и брахиальной складки. Кроме того, следует отметить, что настоящая архимерия целома надёжно показана для ближайших родственников брахиопод – форонид (Temereva, Malakhov, 2006; Temereva, 2015).

Следует отметить некоторые сходства в целомической системе лофофора *N. anomala* и ринхонеллиформной брахиоподы *H. psittacea*. Во-первых, и те, и другие имеют выраженные дорсальные выросты больших брахиальных синусов (Кузьмина и др., 2006) похожей формы и схожие по расположению. Функция этих выростов, предположительно, состоит в запасании целомической жидкости, то есть они могут работать как резервуары, нужные

для накачивания дополнительного объёма целомической жидкости в руки лофофора, способствуя выполнению большими брахиальными синусами функции гидроскелета (см. раздел 5.3). Во-вторых, оба упомянутых вида обладают периэзофагеальным целомом, ответвляющим дивертикулы вокруг пищевода (Kuzmina, Malakhov, 2011). Есть также и значительные отличия периэзофагеального целома между этими видами: полость периэзофагеального целома *N. psittacea* по-другому расположена относительно пищевода, не продолжается внутрь вентрального мезентерия и в брахиальную складку (Kuzmina, Malakhov, 2011). Эти данные могут быть использованы в анализе филогенетических отношений между брахиоподами, который, как отмечает Карлсон (Carlson, 2016), должен включать в себя и морфологические, и молекулярные признаки; впрочем, интерпретировать эти данные в пользу какой-либо из филогенетических гипотез («Calciata» или «Inarticulata») в отрыве от остальных данных не представляется возможным.

В рамках данной работы продемонстрировано, что гаметогенная ткань («гонады») *N. anomala* равномерно распределена в двух областях: в мантийных синусах и на илеопариетальных мезентериях. Такой характер расположения гаметогенной ткани был ранее отмечен у краниид Жубеном (Joubin, 1886; Williams et al., 1997a). По расположению гаметогенной ткани, таким образом, кранииды оказываются схожими одновременно и с лингулиформными брахиоподами, у которых она расположена исключительно в перивисцеральном целоме, и с ринхонеллиформными брахиоподами, у которых «гонады» расположены в основном в латеральных мантийных синусах и только отчасти в перивисцеральном целоме вблизи воронок метанефридиев, через которые, вероятнее всего, выводятся во внешнюю среду созревшие гаметы (Williams et al., 1996; Kuzmina, Malakhov, 2009; Harper et al., 2017; Temereva, Kuzmina, 2018). Из этого наблюдения можно вывести несколько предположений. Во-первых, расположение гонад в равной степени и в мантийных синусах, и в основной полости

перивисцерального целома может быть плезиоморфным состоянием, которое сохранилось у Craniiformea, тогда как у Rhynchonelliformea и Linguliformea паттерн расположения гаметогенной ткани меняется в сторону мантийных синусов и перивисцерального целома соответственно. Во-вторых, возможно, что наиболее примитивным является расположение «гонад» в перивисцеральной полости у Linguliformea, тогда как Craniiformea и Rhynchonelliformea в той или иной степени «смещают» локализацию гаметогенной ткани в мантийные синусы, чтобы освободить пространство в основной перивисцеральной полости. В-третьих, можно предположить, что расположение гаметогенной ткани у Craniiformea является «промежуточным состоянием» между её расположением у Linguliformea и Rhynchonelliformea. Все эти предположения нуждаются в верификации гораздо более обширным филогенетическим анализом, в который необходимо включать и такие признаки как локализация гаметогенной ткани (Williams et al., 1996).

5.3. Ультраструктура целомической выстилки

5.3.1. Функциональные аспекты

Как показано в разделе 4.3, большие брахиальные синусы в значительной степени выстланы миоэпителием, миофиламенты которого ориентированы и вдоль брахиальной оси, и поперёк руки лофофора (полукольцом). Это подтверждает предположение о том, что большие брахиальные синусы могут выполнять опорную, гидростатическую функцию (Kuzmina et al., 2018; Ратновская, Кузьмина, 2022), будучи устроены по принципу классического гидроскелета (Trueman, Wong, 1987) и полностью изолированы и от других компартментов целомической системы, и друг от друга, как и других брахиопод (Pross, 1980; Temereva et al., 2015; Temereva, 2017c; Kuzmina et al., 2018; Ратновская, Кузьмина, 2022). Можно предположить следующий характер работы больших брахиальных синусов краниид: ретракция лофофора осуществляется брахиальными мышцами с некоторой помощью со стороны брахиальных элеваторов (см. раздел 5.4) и продольной миоэпителиальной

выстилки больших синусов; целомическая жидкость в больших брахиальных синусах, будучи практически несжимаемой, и, не имея возможности перейти в другие целомические компартментами в связи с изоляцией от последних, перекачивается в проксимальную часть больших синусов и в частности в их дорсальные выросты. При этом перитонеальная выстилка вентральной стороны, вероятно, может в определённых пределах растягиваться без разрыва за счёт базальных выростов клеток, глубоко заякоренных во внеклеточном матриксе. Обратная протракция (расправление) рук лофофора, вероятно, осуществляется просто за счёт расслабления всей продольной мускулатуры, из-за которого большие брахиальные синусы, а вместе с ними и руки лофофора целиком, возвращаются к исходному, расправленному и ненапряжённому состоянию. Некоторую роль в расправлении больших синусов может играть их «полукольцевая» мышечная выстилка, способная, по всей видимости, прокачивать целомическую жидкость вперёд. С вентральной стороны такая выстилка отсутствует; эта сторона выстлана перитонеальными клетками, заякоренными в толще соединительной ткани длинными отростками. Такая организация, предположительно, позволяет слою клеток вентральной выстилки больших брахиальных синусов растягиваться при прокачивании целомической жидкости вперёд без нарушения целостности слоя, что особенно важно в связи с тем, что с вентральной стороны большие брахиальные синусы отделены от стенки тела лишь небольшим слоем соединительной ткани. Эпидермис и целомическая выстилка в этой области также невысокая, что заставляет предположить, что в этом месте (возможно, среди некоторых других), происходит газообмен между целомом и мантийной полостью (Numan, 1959).

Дивертикулы перизофагеального целома, заполненные миоэпителиальными клетками с хорошо развитой мышечной частью (особенно в дивертикулах внутреннего ряда), выполняют роль кишечной мускулатуры, обеспечивая перистальтику, подобно аналогичным

дивертикулам перизофагеального целома *H. psittacea* (Kuzmina, Malakhov, 2011). Интересно, что у *H. psittacea* дивертикулы перизофагеального целома расположены в три слоя, а не в два (Kuzmina, Malakhov, 2011). У *H. psittacea*, также как у *N. anomala*, внутренние (ближние к пищеводу) дивертикулы обладают более мощной мускулатурой; при этом разделение дивертикулов на три ряда вместо двух связано у них с дифференциацией этой мускулатуры на кольцевую и отсутствующую у *N. anomala* продольную (Kuzmina, Malakhov, 2011). Поскольку разделение околопищеводной мускулатуры на два слоя с различной ориентацией должно поспособствовать увеличению эффективности перистальтических и антиперистальтических движений, следует признать большую примитивность организации перизофагеального целома *N. anomala* в этом аспекте. Интересно также, почему вообще перистальтическая мускулатура в области пищевода у краниид организована таким необычным образом (в дивертикулах), тогда как перистальтическая мускулатура желудка и последующих отделов пищеварительного тракта представлена просто миоэпителиальной выстилкой основной целомической полости (см. раздел 4.3). Можно предположить, что заключение перистальтической мускулатуры в дивертикулы связано с мощным развитием соединительной ткани вокруг пищевода, которое в свою очередь связано с необходимостью создания мощной опоры в основании лофофора; из-за этого перизофагеальный целом разрастается вокруг пищевода именно в виде дивертикулов, а не подходит к нему единой полостью. Ещё одним интересным аспектом строения перизофагеального целома *H. psittacea* являются перегородки, пересекающие его в передне-заднем направлении (Kuzmina, Malakhov, 2011). У *N. anomala* таких перегородок не обнаружено; вместо них предполагается существование схожим образом ориентированных мышечных тяжей, заякоренных в толще соединительной ткани, окружающей перизофагеальный целом. Эти тяжи могут сжимать перизофагеальный целом, перекачивая жидкость через соединительные каналы в малые брахиальные синусы, что может способствовать расправлению рук лофофора

после ретракции (основную роль в процессе расправления рук следует придать, тем не менее, большим брахиальным синусам).

Ультраструктурная организация щупальцевых каналов, представленная в настоящей работе, в целом соответствует тому, что известно из последней крупной работы на эту тему (Kuzmina, Temereva, 2021a). Как известно и для краниид, и для других брахиопод, наибольшее развитие в щупальцевых целомических каналах получает фронтальная мускулатура, необходимая обычно для ретракции щупалец; абфронтальная мускулатура у всех, за исключением литоральных лингулид, развита слабее (Kuzmina, Temereva, 2021a). Лингулиды вообще демонстрируют значительное отличие от других брахиопод в смысле функциональной организации щупалец, так как они используют двигательную активность щупалец более для очищения их от налипших песчинок, а не для ретракции при опасности и последующего расправления, и изгибают их при этом как на фронтальную, так и на абфронтальную стороны (Chuang, 1956; Kuzmina, Temereva, 2021a); остальным брахиоподам абфронтальная мускулатура щупалец нужна для расправления щупалец после ретракции и поддержания их в расправленном состоянии (Reed, Cloney, 1977; Kuzmina, Temereva, 2021a). Что касается краниид, данные настоящей работы, подтверждают, во-первых, отсутствие выраженной абфронтальной мускулатуры (Kuzmina, Temereva, 2021a). Следует, однако, отметить, что абфронтальная мускулатура щупалец у исследованных в рамках данной работы экземпляров всё же присутствует, пусть и в сильно редуцированном виде, по крайней мере во внутренних щупальцах и в основании щупалец, чего ранее не было отмечено в литературе. Значительная редукция абфронтальной щупальцевой мускулатуры у *N. anomala*, возможно, связана с сильным развитием расположенных также абфронтально перитонеальных нейритов (Kuzmina, Temereva, 2021), функция которых связана с быстрой ретракцией щупалец при опасности, ведь как из данных предыдущих лет (Atkins, Rudwick, 1962; Temereva, 2022), так и данных

настоящей работы известно, что *N. anomala* при фильтрации выставляет свои щупальца за пределы мантийной полости. Во-вторых, у краниид очень большое развитие получает щупальцевая соединительная ткань; предполагается, что именно она играет ведущую роль при расправлении щупалец у краниид, а абфронтальная мускулатура редуцируется за ненадобностью (Kuzmina, Temereva, 2021a). В связи с гораздо большим развитием толщи соединительной ткани по сравнению с просветом целомических полостей в щупальцах *N. anomala*, роль гидростатического напряжения в щупальцах в их расправлении (Clark, 1964) скорее вспомогательная. Подтверждается также наличие отростков и даже тел миоэпителиальных клеток с фронтальной и латеральных сторон щупальцевого сосуда; вероятно, это нужно для непосредственного снабжения активно работающей щупальцевой мускулатуры питательными веществами (Иванов, Цетлин, 1997; Kuzmina, Temereva, 2021a).

Впервые для краниид описана развитая миоэпителиальная выстилка перивисцерального целома с продольно расположенными миофиламентами. Ранее на основании предполагаемого отсутствия такой выстилки делался вывод о том, что у краниид невозможен гидростатический механизм открытия створок (Rudwick, 1970), подобный тому, что есть у лингулид (Gutmann et al., 1978; Trueman, Wong, 1987). Данные, представленные в настоящей работе, заставляют предположить, что мощно развитая продольная мускулатура стенки тела может способствовать сокращению туловища в передне-заднем направлении и выталкиванию створок, хотя основная роль в этом движении должна принадлежать латеральным косым мышцам (подробнее см. раздел 5.4). Роль относительно мощно развитой дорсо-вентральной мускулатуры в задней части туловища остаётся неясной; можно предположить, что эта мускулатура действует синергично с аддукторами. Кольцевые мышечные волокна в выстилке желудка и пищеварительных дивертикулов, очевидно, выполняют перистальтическую функцию (а в случае пищеварительных

дивертикулов, вероятно, способствуют их сжатию и выходу непереваренных остатков пищи обратно в кишечник).

Показано, что анальная камера также выстлана миоэпителием, притом он отчётливо разделяется на пристеночную часть с миофиламентами, ориентированными концентрически, и на часть, прилегающую к ректуму, с продольно ориентированными миофиламентами. Поскольку просвет анальной камеры сравнительно небольшой, а пристеночные концентрические мышечные волокна развиты настолько сильно, что местами примыкают к внутреннему продольному слою, следует предположить, что оба миоэпителиальных слоя в конечном счёте играют роль в перистальтике прямой кишки и удалении из него непереваренных остатков пищи – либо непосредственно (в случае внутренней концентрической частью), либо посредством сжатия стенки и создания таким образом повышенного давления целомической жидкости на прямую кишку (в случае наружной продольной части).

5.3.2. Сравнение организации целомической выстилки в разных группах брахиопод

Эпителиальная выстилка различных целомических компартментов *N. apomala* демонстрирует большое разнообразие; встречаются: 1) простой миоэпителий (на фронтальных сторонах щупальцевых каналов, в стенках малых и больших брахиальных синусов, перивисцерального целома, в том числе в обкладке большей части пищеварительного тракта, в анальной камере); 2) миоэпителий, преобразованный в крупные мышцы (во фронтальных камерах и дивертикулах периезофагеального целома); целомителиальная природа этих мышц доказывается прикреплением их к базальной пластинке, расположением мышц непосредственно в просвете целомической полости и отсутствием какого-либо перитонеального слоя поверх мышц; 3) чередование миоэпителиальных и перитонеальных клеток в пределах одного нестратифицированного слоя (малые брахиальные синусы);

4) простым перитонеальным эпителием (на латеральных и абфронтальных сторонах щупальцевых каналов, местами в других частях щупальцевого целомического компартмента, особенно в перизофагеальном целоме, на вентральных сторонах больших синусов лофофора, в проксимальной части заднего медиального выроста перивисцерального целома). Стоит отметить, что наиболее распространён в целомической выстилке *N. anomala* именно наиболее архаичный (Rieger, Lombardi, 1987) простой моноцилиарный миоэпителий. Все эти типы целомической выстилки соответствуют ранее описанным у *L. anatina* (Temereva, 2017c) и *H. psittacea* (Kuzmina et al., 2018) и по имеющимся реконструкциям эволюции целомической выстилки соответствуют относительно примитивным типам (Rieger, Lombardi, 1987; Kuzmina et al., 2018). С одной стороны, это может свидетельствовать о примитивности цитологического строения брахиопод. С другой стороны, как показано в настоящей работе и в предыдущих исследованиях (Temereva, 2017c; Kuzmina et al., 2018), целомическая выстилка брахиопод очень вариабельна и, вероятно, её строение не несёт филогенетической значимости (то есть сравнение, например, разных отрядов брахиопод или брахиопод с другими Triploblastica по строению целомической выстилки имеет мало смысла), что, впрочем, не отменяет показательности примитивной организации целомической выстилки в свете эволюции. Следует также помнить о том, что в ножке *L. anatina* описана и целомическая выстилка, полностью стратифицированная и разделённая базальной пластинкой на две зоны: апикальную перитонеальную и базальную мышечную (MacKay, Hewitt, 1978). Такая организация соответствует наиболее «продвинутой» в имеющихся классификациях (Rieger, Lombardi, 1987; Kuzmina et al., 2018). Впрочем, эти данные (MacKay, Hewitt, 1978) никем не проверялись, и их следует проверить перед тем, как делать окончательные выводы об «уровне организации» целомической выстилки брахиопод.

5.4. Организация мускулатуры

5.4.1. Проблема терминологии, связанной с мускулатурой

Терминология, касающаяся мускулатуры Craniida сильно различается в различных источниках (Joubin, 1885; Blochmann, 1892; Bulman, 1939; Williams et al., 1997a, b; Robinson, 2014, 2018). Сравнение терминологии для различных мышц показывает различные подходы, различные родные языки авторов и, самое главное, различное понимание локализации и функций различных мышц. Краткое сравнение терминологии по различным источникам представлено в Таблице 3.

Использование различных наименований мышц непоследовательно, и потенциально может ввести в заблуждение неискущённого читателя. Трудности возникают при попытке сравнить или гомологизировать мышцы краниид с мышцами других беззамковых брахиопод. Помимо этого, некоторые названия мышц вводят в заблуждение сами по себе, даже если не брать в расчёт вариабельность этих имён. Так, у краниид описываются «брахиальные протракторы», «брахиальные элеваторы», «брахиальные ретракторы», расположенные за пределами рук лофофора (*brachia*), и в то же время просто «брахиальные» мышцы, расположенные в малых брахиальных синусах. Ни одно из названий, предложенных для так называемых косых мышц, не отражает адекватно даже их локализацию: термины Блохманна (Blochmann, 1892), «верхние» (*superiores*) и «нижние» (*inferiores*) косые мышцы, неоднозначны, так как в своих передних частях «верхние» косые мышцы расположены ниже (ближе к вентральной стороне), чем «нижние». Термины, вошедшие в обиход в первой половине XX века (Thompson, 1927; Bulman, 1939), «внутренние» и «латеральные» косые мышцы, едва ли лучше, так как в своих задних частях «внутренние» косые мышцы расположены латеральнее «латеральных». Следует заключить, что терминология, касающаяся мускулатуры, должна быть пересмотрена в соответствии с функциями этих мышц – подход, впервые применённый Жубеном (Joubin, 1886), но не устоявшийся в литературе, посвящённой брахиоподам, в том

числе, по-видимому, в связи с неудачностью некоторых названий. Как в разделе «Результаты», так и далее здесь использованы термины, принятые в «Трактате по палеонтологии беспозвоночных» (Williams et al., 1997a, b); конкретные предложения по пересмотру терминологии будут представлены после подробного обсуждения функциональной нагрузки изученных мышц.

5.4.2. Движения лофофора

Как было показано в разных работах (Atkins, Rudwick, 1962; Chuang, 1974; Robinson, 2014), руки лофофора *N. anomala* при питании выставляются вперёд таким образом, что щупальца проксимального витка спирально закрученных рук оказываются зачастую за пределами мантийной полости, становясь, таким образом, крайне уязвимыми ко внешним угрозам. Вследствие этого возникают вопросы, касающиеся мышечного механизма ретракции рук лофофора и щупалец в ответ на угрозу, а также обратного расправления (протракции) рук и щупалец после того, как угроза миновала.

Как следует из данных, представленных в разделе 4.4, две пары мышц потенциально могут выполнять функцию ретракции рук, в соответствии с их положением и ориентацией мышечных волокон: это брахиальные мышцы и брахиальные элеваторы. Синергичная работа этих двух пар мышц может быть доказана тем, что они взаимно расположены как продолжения друг друга, будучи разделёнными тонкими соединительнотканными перегородками. Иннервация обеих пар мышц через те же соединительнотканые перегородки также заставляет предположить их совместную (и одновременную) работу. Обе мышцы, как показывают данные ТЭМ, являются поперечнополосатыми и способны к быстрому сокращению в случае раздражения. Кроме того, в области прикрепления к соединительнотканной перегородке мышечные волокна брахиальных мышц и брахиальных элеваторов ориентированы параллельно. Основная роль в ретракции рук лофофора принадлежит, по-

видимому, брахиальным мышцам, так как эти длинные, мощные мышцы располагаются непосредственно в проксимальных частях самих рук. Далее проксимальных частей рук брахиальные мышцы не проходят, постепенно утоньшаясь до слабо выраженного миоэпителия, по всей видимости, потому, что нет никакой особенной необходимости ретрагировать в мантийную полость дистальные спиральные витки рук – даже в фильтрующей позиции они не выставляются за пределы мантийной полости (Atkins, Rudwick, 1962). Учитывая расположение и изогнутую форму брахиальных мышц, можно предположить, что ретракция рук сопровождается незначительным изгибанием их проксимальных частей к сагиттальной плоскости тела. Ретрагирующая активность этих мышц довольно очевидна и подтверждается предыдущими исследованиями (Blochmann, 1892; Robinson, 2014). При вытягивании рук лофофора щупальца также сжимаются, скручиваясь на фронтальные стороны (Kuzmina, Temereva, 2021a; см. выше). Показано, что брахиальные мышцы и фронтальная мускулатура щупалец анатомически связаны, что позволяет предположить и их физиологическую связь (а именно одновременное сокращение).

Поскольку брахиальные элеваторы расположены в перивисцеральном целоме, а не в самих руках, а также в связи с их малой протяжённостью, нужно предположить, что их роль в ретракции рук лофофора скорее вспомогательная и поддерживающая. Как показано на Рис. 44В,С, позади области прикрепления мышечные волокна брахиального элеватора резко изгибаются, поворачивая сначала параллельно сагиттальной плоскости, а затем дорсально, и прикрепляются к дорсальной стенке тела. Если исходить из этого наблюдения, возможно, что брахиальные элеваторы с определённым пределом «вжимают» руки лофофора вверх, в латеральные выросты туловища, таким образом действительно выполняя функцию «элеваторов». Однако, такое движение не имеет никаких рациональных объяснений, так как ретракции и изгибания рук лофофора вполне достаточно для того, чтобы спрятать их и щупальца в

мантальной полости. Кроме того, такие движения будут сильно лимитированы ограниченной растяжимостью соединительнотканной пластинки. Следует также отметить, что и в данном случае речь не идёт об элевации (поднятии) рук лофофора, а только о его основании, несмотря на то, что название предполагает элевацию именно рук (Blochmann, 1892). В самом деле, брахиальные элеваторы прикреплены к основанию лофофора значительно позади центра тяжести лофофора; кроме того, опять же, брахиальные элеваторы не выглядят достаточно длинными и мощными для поднятия рук лофофора целиком.

Так называемые «брахиальные ретракторы» были так названы Жубеном (Joubin, 1886) по предположенной им же функции. Все работы по мышечной системе краниид, выполненные после исследования Жубена, либо выражают сомнения в существовании брахиальных ретракторов (Blochmann, 1892; Robinson, 2014), либо не упоминают их в деталях (Williams et al., 1997a, b). Результаты настоящей работы подтверждают наблюдения, сделанные предыдущими исследователями (Blochmann, 1892; Bulman, 1939; Robinson, 2014): «брахиальные ретракторы» не являются обособленными мышцами, а представляют собой целомические каналы, заполненные слабо развитым миоэпителием (Blochmann, 1892). Несмотря на поперечную ориентацию этих каналов, миофиламенты в них расположены продольно; функциональный смысл такого несовпадения и функциональная нагрузка, которую несут целомические каналы «брахиальных ретракторов», остаются неизвестными. Функция ретракции, по которой они были названы, представляется сомнительной в связи с тем, что «брахиальные ретракторы» располагаются довольно далеко от рук лофофора, позади брахиальных элеваторов. Робинсон (Robinson, 2014) предложил для «брахиальных ретракторов» временное название «поддерживающие структуры». Скорее стоит согласиться с таким названием, так как основная часть «брахиальных ретракторов» - это сильно разросшаяся соединительная ткань стенки тела; неясно, однако, что именно

могут поддерживать эти структуры, так как не было обнаружено их прямой связи ни с лофофором, ни с какими-либо другими структурами.

Данная работа подтверждает отсутствие мышц, которым можно было бы однозначно приписать функцию протракции (выставления) рук лофофора до таких пределов, что щупальца оказываются снаружи мантийной полости (Robinson, 2014). Как предполагает Робинсон, выставление лофофора может проводиться за счёт гидравлического механизма. Эта функция наилучшим образом может выполняться большими брахиальными синусами – крупными и широкоими целомическими каналами в вентральных сторонах рук, снабжёнными свободной целомической полостью и миоэпителиальной выстилкой (см. выше). Поддерживающую роль в протракции рук может играть также плотная и упругая соединительная ткань, занимающая значительную часть объёма рук.

Брахиальные протракторы, названные так Жубеном (Joubin, 1886), в соответствии с ориентацией мышечных волокон, также могут выполнять вспомогательную роль в протракции рук. Однако, так как они прикрепляются к задней области основания лофофора, вблизи передней стенки туловища и вблизи пищевода, сокращение этих мышц должно приводить скорее к протракции и поднятию передних отделов пищеварительной системы, передней стенки туловища, в меньшей степени – основания лофофора, и в ещё меньшей степени – рук лофофора. Можно заметить, что брахиальные протракторы, таким образом, работают синергично с брахиальными элеваторами (в смысле поднятия основания лофофора) и антагонистично с ними же (в смысле протракции/ретракции). Из этого следует логичное предположение, что брахиальные протракторы и брахиальные элеваторы, действуя совместно, могут в какой-то степени стабилизировать лофофор в приподнятом положении, повышая эффективность фильтрации (так как часть щупалец направлена к вентральному листку мантии – Atkins, Rudwick, 1962). Однако, такое взаимодействие мышц потребовало бы наличия гладких

мышечных волокон, способных долго поддерживать сокращение (Rudwick, 1961; Eshleman et al., 1982) как в протракторах, так и в элеваторах; известно, что из этих двух пар мышц как минимум брахиальные элеваторы составлены поперечнополосатой мышечной тканью. Наблюдение Робинсона (Robinson, 2014), согласно которому брахиальные протракторы сзади прикрепляются к «поясу кольцевой мышцы», не может быть ни подтверждено, ни опровергнуто в рамках данной работы, так как кольцевая мышца не была обнаружена (см. ниже).

5.4.3. Движения раковины

В предыдущих описаниях передних аддукторов и расположенных рядом с ними брахиальных элеваторов накопилось немало противоречий (Blochmann, 1892, 1900; Vulman, 1939; Joubin, 1886; Robinson, 2014). Жубен (Joubin, 1886) и Робинсон (Robinson, 2014) описывают передние аддукторы как состоящие из двух пучков, больший из которых составлен медленными (гладкими) мышечными волокнами, а меньший – быстрыми (поперечнополосатыми; Robinson, 2014). Блохманн (Blochmann, 1892) не описывает передние аддукторы как состоящие из двух частей, но при этом выделяет отдельно брахиальные элеваторы, не упомянутые Жубеном (Joubin, 1886) и воспринятые Робинсоном (Robinson, 2014) как меньшие (поперечнополосатые) части передних аддукторов. Как показано в результатах данной работы, никто из вышеперечисленных авторов не был полностью неправ в своих интерпретациях. В самом деле, передний аддуктор состоит из двух частей (Joubin, 1886; Robinson, 2014), но и брахиальные элеваторы существуют и являются отдельными от передних аддукторов мышцами с самостоятельной функцией (Blochmann, 1892); функцию аддукторов они не могут выполнять в связи с другой ориентацией мышечных волокон, а также с тем, что они далеко не доходят до вентральной створки раковины. К похожим выводам позже пришёл и Блохманн, сравнивая организацию аддукторов краниид, лингулид и дисцинид (Blochmann, 1900). Две части передних

аддукторов в результатах настоящей работы выделяются всеми методами – и по микротомографии, и на гистологических срезах, и с помощью сканирующей и трансмиссионной электронной микроскопии. Кроме того, методом ТЭМ показано, что передний аддуктор составлен как более частыми гладкими (в основной части), так и более редкими поперечнополосатыми (во внутренней части) мышечными волокнами. Данные наблюдения соответствуют точке зрения Робинсона (Robinson, 2014), согласно которой меньшие, внутренние части аддукторов, визуальное менее плотные, составляют поперечнополосатую мускулатуру. Стоит отметить, что на гистологических срезах две части аддукторов выделяются только при окраске по Маллори: стандартная окраска гематоксилином-эозином не выявляет никаких различий между основной частью и внутренним пучком.

Сопоставление диаметра толстых филаментов в основной (гладкой) части переднего аддуктора, достигающего как минимум 80 нм, с известными данными по другим брахиоподам и другим животным (Winkleman, 1976; Eshleman et al., 1982; Kuzmina, Temereva, 2021a), заставляет предположить наличие в этих филаментах значительного содержания парамиозина – необычного белка, характерного только для гладкой мускулатуры беспозвоночных животных (Winkleman, 1976).

Помимо передних и задних аддукторов, участие которых в закрытии створок вполне очевидно и не подлежит сомнению, за движения створок ответственны также ещё две пары мышц: внутренние и латеральные косые мышцы, функции которых более проблематичны. Считается, что при раздельной работе левая и правая внутренние косые мышцы вращают дорсальную створку относительно дорсовентральной плоскости тела из стороны в сторону, а при совместной работе выдвигают её вперёд (Blochmann, 1892). Это мнение поддерживается несколькими последующими работами (Bulman, 1939; Robinson, 2014). Чуанг (Chuang, 1974) также наблюдал «проскальзывание» дорсальной створки вперёд перед открытием раковины,

хотя и не приписал это движение никаким конкретным мышцам. Результаты настоящей работы также согласуются с предыдущими данными: внутренние косые мышцы имеют жёсткую опору в виде возвышения соединительной ткани под желудком, на неподвижной (цементированной) вентральной створке, и прикрепляются к латеральным краям мантии и створок сзади; их сокращение, таким образом, должно смещать вперёд либо дорсальную створку целиком, либо, при отдельной работе, один из краёв дорсальной створки. Вероятно, при выполнении данных функций внутренние косые мышцы также получают опору в желобках (вырезках) передних аддукторов, через которые они проходят. Учитывая функции внутренних косых мышц, можно заключить, что наиболее удачное, хотя и не прижившееся, название им было дано Жубеном (Joubin, 1886): «протракторы дорсальной створки».

Наиболее интересно положение латеральных косых мышц, которые передними концами прикрепляются к передне-латеральным стенкам тела, а задними – к задне-латеральным краям неподвижной вентральной створки. Связь латеральных косых мышц с подвижной дорсальной створкой отсутствует; таким образом, латеральные косые мышцы полностью лишены возможности сдвигать створки напрямую. Предположительно, их функция заключается в опосредованном открытии раковины по механизму, ранее предполагавшемуся и для лингулид, и для краниид (Gutmann et al., 1978; Gorjansky, Popov, 1986; Robinson, 2014), но, в случае краниид, без надёжного обоснования со стороны функциональной морфологии мышц. Сокращение латеральных косых мышц слегка сокращает перивисцеральный целом в передне-заднем направлении. Учитывая, что давление в целомической жидкости остаётся при этом тем же, объём целомической жидкости (и целомической полости) также не должен измениться. Таким образом, в результате передне-заднего сокращения перивисцеральный целом должен расширяться в другие стороны. Латерально расширяться он не может, так как такое расширение будет сдерживаться илеопариетальными мезентериями

(Gutmann et al., 1978). Следовательно, единственной возможностью остаётся расширение перивисцерального целома в дорсо-вентральном направлении; это расширение вполне возможно, так как вентральная часть дорсовентрального мезентерия у *N. anomala* складчатая и оставляет, таким образом, некий «запас» для расширения. Результатом дорсовентрального расширения перивисцеральной полости и является раскрытие створок, а точнее, выталкивание дорсальной створки наверх, так как вентральная створка, цементированная к субстрату, в любом случае остаётся неподвижной. Нужно отметить, что механизм раскрытия раковины, таким образом, связан только с перивисцеральным целомом. Перизофагеальный целом, которому функция раскрытия раковины приписывается в одной из недавних работ (Robinson, 2014), в самом деле не способен к этому, так как, во-первых, полностью отделён от перивисцерального, в котором находятся латеральные косые мышцы, а во-вторых, отделён от дорсальной створки, будучи расположенным преимущественно вентральнее пищевода. Также не подтверждается раскрытие створок путём сокращения задних аддукторов (Thompson, 1927; Vulman, 1939), так как они крепятся к дорсальной створке впереди линии соединения створок (hinge axis). В то же время, задние аддукторы вполне могут выполнять вспомогательную роль в поддержании створок раскрытыми уже после их раскрытия с помощью гидравлического механизма, из-за упругости расслабленных мышечных волокон (Rudwick, 1961, 1970; Robinson, 2014). Вспомогательную роль в раскрытии створок и поддержании их в раскрытом состоянии также могут играть продольные миофиламенты в целомической выстилке перивисцерального целома (см. выше).

5.4.4. Задняя непарная мышца

Непарной медиальной мышце, единственной непарной мышце в теле *N. anomala*, приписывается функция поднятия ануса (Blochmann, 1892). Её локализация вполне согласуется с этой функцией; стоит только добавить, что

сокращение этой мышцы должно приводить к поднятию не только ануса или ректума, но и всей задней части туловища. Функциональный смысл такого движения не вполне ясен. Предположительно, поднятие задних отделов пищеварительного тракта способствует попаданию фекалий в мантийный просвет – промежуток между дорсальной стенкой туловища и мантией в середине и сзади (Chuang, 1974), и таким образом способствует выведению непереваренных остатков в мантийную полость и далее наружу (Robinson, 2014). В отличие от схожим образом расположенных мышц некоторых брахиопод, включая непарный аддуктор лингулид и непарные дидукторы некоторых вымерших групп (Blochmann, 1900; Bulman, 1939; Norford, Steele, 1969; Gorjansky, Popov, 1986; Williams et al., 1997b), непарную медиальную мышцу *N. anomala* не получается связать ни с закрытием створок (так как она не связана с вентральной створкой), ни с открытием створок (так как к дорсальной створке она крепится спереди от оси соединения створок).

5.4.5. Предлагаемая терминология

Терминология, касающаяся мускулатуры, в настоящем исследовании соответствует общепринятому набору терминов (Williams et al., 1997a, b). Однако, учитывая вышеописанные терминологические затруднения и принимая во внимание проведённое здесь уточнение функций различных мышц, предлагается переименование мышц в соответствии с их функциями (Таблица 6).

Понимая, что терминология, приведённая в «Трактате о палеонтологии беспозвоночных» (Williams et al., 1997a, б) является устоявшейся и широко употребляемой, мы настаиваем на обязательном употреблении вышеприведённых новых терминов и приводим их прежде всего в иллюстративных целях – для лучшего понимания функций мышц, как они описаны в настоящей работе. Тем не менее, номенклатура, применяемая для мышц «беззамковых» (кранииформных и лингулиформных) брахиопод, на наш взгляд, действительно нуждается в пересмотре в связи со множеством

противоречий в их употреблении и связи с тем, что сами термины зачастую вводят в заблуждение относительно расположения и функционирования различных частей мускулатуры (см. раздел 5.4.1).

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 6. Наименования, предлагаемые для мускулатуры краниид согласно наиболее вероятным функциям различных мышц, в сравнении с названиями, принятыми в некоторых предыдущих работах.

Некоторые мышцы, описанные в предыдущих работах, не вошли в данную таблицу, так как не были обнаружены в рамках данной работы. Так, не были обнаружены анальные протрузоры (*protrusor ani*, Blochmann, 1892) и

оборачивающие всё тело во фронтальной плоскости «кольцевые» мышцы (Robinson, 2014). Продольная мантийная мускулатура, которая есть у личинок *N. anomala* (Altenburger, Wanninger, 2010), отсутствуют у взрослых особей; вероятнее всего, это связано с тем, что при развитии раковины у взрослых особей необходимость в мантийных ретракторах исчезает. Кольцевая мышца (Robinson, 2014) по расположению соответствует утолщениям соединительнотканного слоя стенки туловища в передней части и, по всей видимости, была описана Робинсоном ошибочно (стоит отметить, что Робинсон основывался исключительно на данных анатомических вскрытий).

5.4.6. Значение мышечных отпечатков

Мышечные отпечатки на исследованных дорсальных створках демонстрируют высокую вариабельность в смысле размеров и форм. Эта вариабельность ранее была отмечена в некоторых работах (Brunton, 1988; Logan, Long, 2001; Robinson, 2018). В частности, Робинсон (Robinson, 2018) сообщает о так называемых «латентных» (не соответствующих реальному расположению мышцы) мышечных отпечатках на раковинах вымерших брахиопод и призывает не преувеличивать их таксономическое значение, так как они могут варьировать даже в пределах одного вида из-за различий в деталях строения мягких тканей в местах прикрепления мышц. В данной работе также отмечены различия между разными образцами и даже между отпечатками одних и тех же парных мышц на одной створке. Можно предположить, что такая значительная разница в образцах, собранных из одного местообитания, объясняется различиями в субстрате. Влияние субстрата на раковины краниид (в том числе на геометрию раковины и степень её минерализации) ранее была отмечена применительно к вентральным створкам (Brunton, 1988), так как именно вентральные створки взаимодействуют с субстратом напрямую, цементируясь к нему. Я предполагаю, однако, что субстрат может опосредованно влиять и на дорсальную створку, особенно на характер прикрепления к ней аддукторов и

внутренних косых мышц, связывающих обе створки. Это влияние связано, в частности, с различными биомеханическими условиями на субстратах различных форм; особенно это касается субстратов неправильной формы, например, ребристых раковин двустворчатых моллюсков или с края камней – с таких субстратов была собрана часть материала, используемого в настоящей работе. Учитывая это и выводы Робинсона (Robinson, 2018), я предполагаю, что такие признаки, как наличие, месторасположение и форма различных мышечных отпечатков, иногда используемые в диагнозах вымерших и современных краниид (например, Rosenkrantz, 1964; Lee, Brunton, 1986; Smirnova, 1997), должны использоваться с осторожностью и только в тех случаях, когда различия в характере мышечных отпечатков не могут быть объяснены различиями в характере субстрата. Таким образом, можно констатировать сомнительное таксономическое значение мышечных отпечатков.

5.4.7. Проблема гетерогенности мышц

Как видно из вышеприведённых данных, мускулатура *N. anomala* представлена как гладкими, так и, в меньшей степени, поперечнополосатыми мышцами. Поперечнополосатая мускулатура выражена только в переднем аддукторе (частично) и в мышцах, связанных с ретракцией рук и щупалец лофофора: брахиальных мышцах, брахиальных элеваторах и отчасти также во фронтальной мускулатуре щупалец. Это связано с тем, что именно этот набор мышц обеспечивает укрытие мягкого тела в закрытой раковине при опасности.

Нужно отметить, что разделение сократимых тканей *N. anomala* на миоэпителиальные выстилки целомов и оформленные мышцы, принятое в большей части данной работы, в некоторой степени условно, поскольку цитологически они устроены очень схоже, и даже крупные мышцы представляют собой сильно разросшийся миоэпителий. Показано, что эти крупные мышцы (в том числе брахиальные мышцы, обе пары аддукторов, непарная медиальная мышца) контактируют с целомической полостью на всём

протяжении и прикрепляются к базальной пластинке целотелия так же, как и обычные клетки целомической выстилки. Таким образом, разделение мускулатуры на миоэпителиальные выстилки и оформленные мышцы проводится с целью удобства и в соответствии с представлениями об организации мускулатуры *N. anomala*, принятыми в предыдущих работах (Blochmann, 1892; Bulman, 1939; Williams et al., 1997a, b; Robinson, 2014), а настоящей (обособленной) мышечной ткани у *N. anomala* нет, что представляется крайне примитивным признаком, характерным в том числе для, например, стрекающих.

Ультраструктурные данные показывают, что, помимо обычных гладких и поперечнополосатых мышечных волокон, как в передних, так и в задних аддукторах присутствуют сравнимые по диаметру с мышечными клетками тяжи, заполненные аморфным содержимым, напоминающим исчерченный коллаген. Эти тяжи, как и настоящие мышечные клетки аддукторов, прикрепляются к дорсальной и вентральной створкам пучками тонофибрилл (промежуточных филаментов). Артефактом эти тяжи не являются, так как отмечены у различных особей из различных сборов. Природа данных тяжей неизвестна, её точное установление, по-видимому, потребует отдельного биохимического исследования. Можно предположить, что они играют некую опорную роль, увеличивая упругость аддукторов и, таким образом, при их расслаблении поддерживая раковину в раскрытом состоянии. Такая дополнительная функция аддукторов была ранее предположена различными авторами (Rudwick, 1970; Robinson, 2014), но не была связана с вышеописанными тяжами. Однако это предположение выглядит спекулятивным и, безусловно, требует дальнейшей проверки. Интересно отметить, что схожие тяжи отмечаются брахиальной мускулатуре *L. anatina* как мышечные клетки II типа (Temereva, 2017c). У *N. anomala* такие тяжи были обнаружены только в аддукторах.

5.5. Организация нервной системы

5.5.1. Сравнение анатомии нервной системы в разных подтипах брахиопод

Общий план организации нервной системы *N. anomala*, описанный в настоящей работе, в общих чертах совпадает с данными других авторов (Blochmann, 1892; James, 1997), за некоторыми исключениями: 1) в данной работе не обнаружены нервы мантии; 2) в данной работе продолжением подглоточного ганглия назад (вдоль латеральных стенок туловища) присвоено собственное название – латеральные нервные стволы. Нервы, связанные с мантией не были обнаружены, вероятнее всего, ввиду ограничений используемых методов.

Главные брахиальные нервы связаны с добавочными брахиальными нервами многочисленными поперечными нервными пучками толщиной не более 5 мкм. Наличие этих нервов является общим признаком всех современных классов брахиопод – ранее они были показаны у *Linguliformea* и *Rhynchonelliformea* (Temereva, Tsitrin, 2015; Temereva, Kuzmina, 2017).

По наличию вторых добавочных брахиальных нервов нервная система лофофора *N. anomala* (Craniiformea) схожа с нервной системой лофофора *H. psittacea* (Rhynchonelliformea); у *L. anatina* (Linguliformea) данный нерв отсутствует (Temereva, Tsitrin, 2015; Temereva, Kuzmina, 2017).

Стоит отметить, что у обоих упомянутых видов брахиопод на дорсальных сторонах рук лофофора проходит также нижний брахиальный нерв, не описываемый в настоящей работе, так как не может быть однозначно идентифицирован ни на полутонких, ни на ультратонких срезах. В литературе, однако, нижний нерв описывается и у *N. anomala* (James, 1997; Temereva, 2020a, 2022).

5.5.2. Сравнение ультраструктуры нервов у различных *Triploblastica*

Ультраструктура нервов лофофора брахиопод была описана для представителей двух других больших групп брахиопод: *Linguliformea* (*L.*

anatina) и Rhynchonelliformea (*H. psittacea*) (Temereva, Tsitrin, 2015; Temereva, Kuzmina, 2017). У всех изученных видов брахиальные нервы организованы по типу стратифицированного нейроэпителия. Это очень примитивный тип организации нервной системы, характерный для низших многоклеточных (Hejnol, Rentzsch, 2015) и некоторых групп билатерально-симметричных животных: базальных групп аннелид и моллюсков (Rimskaya-Korsakova et al., 2016, 2018; Helm et al., 2017; Beckers et al., 2019a), форонид (Temereva, Malakhov, 2009; Temereva, 2015b, 2017a, 2020b), приапулид (Helm et al., 2017), кишечнодышащих (Kaul, Stach, 2010) и иглокожих (Mashanov et al., 2015). Интересно, что у брахиопод не только брахиальные нервы, но и главные нервные центры (ганглии) представляют собой стратифицированный нейроэпителий. Это было показано и для подглоточного ганглия *N. anomala* (настоящее исследование), и подглоточного ганглия *Coptothyris grayi* (Kuzmina, Temereva, 2020): во всех случаях нервные клетки упомянутых ганглиев являются частью покровного эпителия. Такое строение нервной системы может рассматриваться как исходное для Bilateria вообще, и нейроэпителиальная природа главных нервных центров в совокупности с обсуждающейся выше архаичной организацией целомической выстилки и мускулатуры, может свидетельствовать о примитивной цитологической организации брахиопод.

Архитектура нейроэпителия брахиальных нервов *N. anomala* наиболее сходна с таковой нервных центров форонид и имеет некоторые структурные отличия от организации нейроэпителия аннелид. Так, и у форонид, и у брахиопод в состав нейроэпителия входят несколько типов нейронов, которые располагаются на разных уровнях относительно тел эпидермальных клеток и базальной пластинки (Temereva, Malakhov, 2009; Temereva, Tsitrin, 2014). У овениид и магелонид (Beckers et al., 2019a, b) в так называемом мозге выявляются нейроны только одного типа. При этом тела нейронов всегда расположены в один слой, непосредственно под телами эпидермальных

клеток. Никаких тел клеток среди нейритов нейропиля у овениид и магелонид не обнаруживается. Интересно отметить, что у всех животных, для которых описан стратифицированный нейроэпителий, эпидермальные клетки обладают сходными характеристиками. Так, у них имеются длинные базальные отростки, содержащие пучки электронно-плотных филаментов. Это так называемые промежуточные филаменты, характерные для радиальной глии, которая в последнее время была выявлена при помощи специальных экспериментов у целого ряда беспозвоночных (Mashanov et al., 2015; Helm et al., 2017; Beckers et al., 2018, 2019a,b).

У изученных видов брахиопод (*L. anatina* и *H. psittacea*), обладающих сложным спиролофным лофофором, в составе нейропиля главного брахиального нерва были выявлены нейриты, имеющие большой диаметр – 5-10 мкм (Temereva, Tsitrin, 2015; Temereva, Kuzmina, 2017). Такой крупный размер позволяет рассматривать эти нейриты как гигантские аксоны, функция которых – быстрое проведение нервного импульса. Возможно, эти крупные аксоны предназначены для быстрой иннервации мышц лофофора, которые обеспечивают ретракцию лофофора и щупалец при опасности. В лофофоре *N. anomala* таких гигантских аксонов не обнаружено. Это может быть связано с небольшими размерами лофофора у исследованных на предмет ультраструктуры особей – возможно, гигантские аксоны формируются при увеличении размеров лофофора. Вместе с тем, нужно отметить, что аксонами схожего диаметра от латерального нервного ствола иннервируются через «пластинку» соединительной ткани передние аддукторы.

5.6. Данные в пользу гипотезы «складывания»

3D-реконструкции взрослых особей *N. anomala* позволили выявить некоторые морфологические особенности, которые можно интерпретировать в пользу гипотезы «складывания».

Первым аргументом в пользу этой гипотезы является наличие и расположение илеопариетальных мезентериев. Согласно некоторым работам (Gutmann et al., 1978; Малахов, Кузьмина, 2006; Temereva, Malakhov, 2011a), илеопариетальные, а также гастропариетальные (отсутствующие у краниид) латеральные мезентерии рассматриваются как производные диссепиментов олигомерного предка брахиопод. Метамерная природа этих мезентериев доказывается их функцией: латеральные мезентерии поддерживают воронки метанефридиев, подобно диссепиментам настоящих метамерных животных (Gutmann et al., 1978; Малахов, Кузьмина, 2006; Temereva, Malakhov, 2011a). Согласно представленным в настоящей работе данным, у *N. anomala* илеопариетальные мезентерии протягиваются между пищеварительным трактом и стенкой тела под острым углом к кишечнику, что может являться свидетельством искривления исходной передне-задней оси в результате «складывания» на вентральную сторону.

Вторым аргументом является взаимное расположение илеопариетальных мезентериев и метанефридиев. Особенностью метанефридиев в данном случае является то, что их проксимальные части (воронки) прикреплены к илеопариетальным мезентериям, в задней части перивисцерального целома, тогда как их дистальные части (нефропоры) открываются в латеральных стенках тела впереди от воронок рядом с передними половинами латеральных косых мышц. Такая ориентация метанефридиев (сзади вперёд) легко обнаруживается в случае *N. anomala* в связи с наличием относительно длинного канала метанефридия. У других брахиопод также наблюдается схожая ориентация метанефридиев (James, 1997; Малахов, Кузьмина, 2006), хотя она и не столь очевидна, как у *N. anomala*. У типичных метамерных животных (таких, как аннелиды), воронки метанефридиев расположены в переднем сегменте из двух, тогда как каналы метанефридиев проходят в задний сегмент и открываются нефропорами в нём (Schmidt-Rhaesa, 2007).

В том, что касается данных по экспрессии генов в личиночном развитии *N. anomala* (Martín-Durán et al., 2016), интерпретируемых против гипотезы «складывания» (Altenburger et al., 2017), следует отметить, что упомянутые исследования не касаются метаморфизирующих животных или ювенилей. Приведённые данные (Martín-Durán et al., 2016; Altenburger et al., 2017) говорят лишь о том, что передне-задняя ось у личинок *N. anomala* в действительности прямая, как и у большинства животных, и на самом деле не противоречат гипотезе «складывания», согласно которой искривление передне-задней оси у *N. anomala* наблюдается у животных после метаморфоза. Новые данные о метаморфозе *N. anomala*, представленные в работе тех же авторов (Altenburger, Wanninger, 2013), интерпретируемые в том же ключе, также требуют критического осмысления с учётом того, что её методологический уровень вполне сравним с работой Нильсена (Nielsen, 1991). Таким образом, для уточнения характера метаморфоза *N. anomala* и обсуждения его в контексте гипотезы «складывания» требуются дополнительные исследования, проверяющие данные как Нильсена (Nielsen, 1991), так и Альтенбургера и Ваннингера (Altenburger, Wanninger, 2013).

Основываясь на вышеприведённых соображениях и предыдущих работах, выполненных в рамках гипотезы «складывания» (Nielsen, 1991; Holmer et al., 2002; Cohen et al., 2003), мы предлагаем генерализованную схему эволюции плана строения кранииформных брахиопод (Рис. 61).

5.7. О происхождении и эволюции ножки брахиопод

Относительно происхождения и эволюции ножки в разных группах брахиопод существуют различные гипотезы. Выраженная ножка есть только у Linguliformea и Rhynchonelliformea, у кранииформных брахиопод она обычно считается редуцированной (Rudwick, 1970; Williams et al., 1997a). Кроме того, ножки лингулиформных и ринхонеллиформных брахиопод не считаются гомологичными структурами по нескольким причинам (Rudwick, 1970; Williams et al., 1997a): во-первых, ножка лингулиформных брахиопод обладает

целомом с развитой мышечной стенкой, тогда как ножка ринхонеллиформных брахиопод полностью заполнена соединительной тканью; во-вторых, с онтогенетической точки зрения ножка лингулиформных брахиопод считается производной вентрального мантийного эпителия, а ножка ринхонеллиформных – производным дистальной части ножной лопасти личинки. Есть, однако, и альтернативные гипотезы, история которых начинается с работы Старобогатова (1979).

Старобогатов (1979) впервые гомологизировал ножку с анальной папиллой краниид (выростом туловища, содержащим анальную камеру и ректум). Эта гипотеза была поддержана Горянским и Поповым (Горянский, Попов, 1985; Gorjansky, Popov, 1986) и сильно модифицирована Малаховым (Малахов, 1995). Малахов (1995) выводит появление ножки в эволюции брахиопод из анальной папиллы, и связывает это событие со «складыванием» на вентральную сторону (см. предыдущий раздел). Согласно Малахову (1995), наличие ануса в анальной папилле у краниид является исходным (плезиоморфным). У *Linguliformea* в связи с прикреплением к субстрату и зарыванием в него с помощью бывшей анальной папиллы анус сместился с неё вперёд и вправо, и анальная папилла стала ножкой (сильно увеличившись при этом в размерах). У *Rhynchonelliformea* в результате прикрепления к субстрату анальной папиллой анус вовсе редуцировался (Малахов, 1995). Таким образом, анальная папилла *Craniiformea* и ножки *Linguliformea* и *Rhynchonelliformea* в рамках такой филогенетической реконструкции считаются гомологичными структурами (Малахов, 1995). Замена обширной целомической полости с мышечной обкладкой на сплошную толщу соединительной ткани у *Rhynchonelliformea* в данном случае объясняется, по-видимому, отсутствием нужды в гидроскелете, частью которого является целомическая полость ножки у лингулид (Trueman, Wong, 1987).

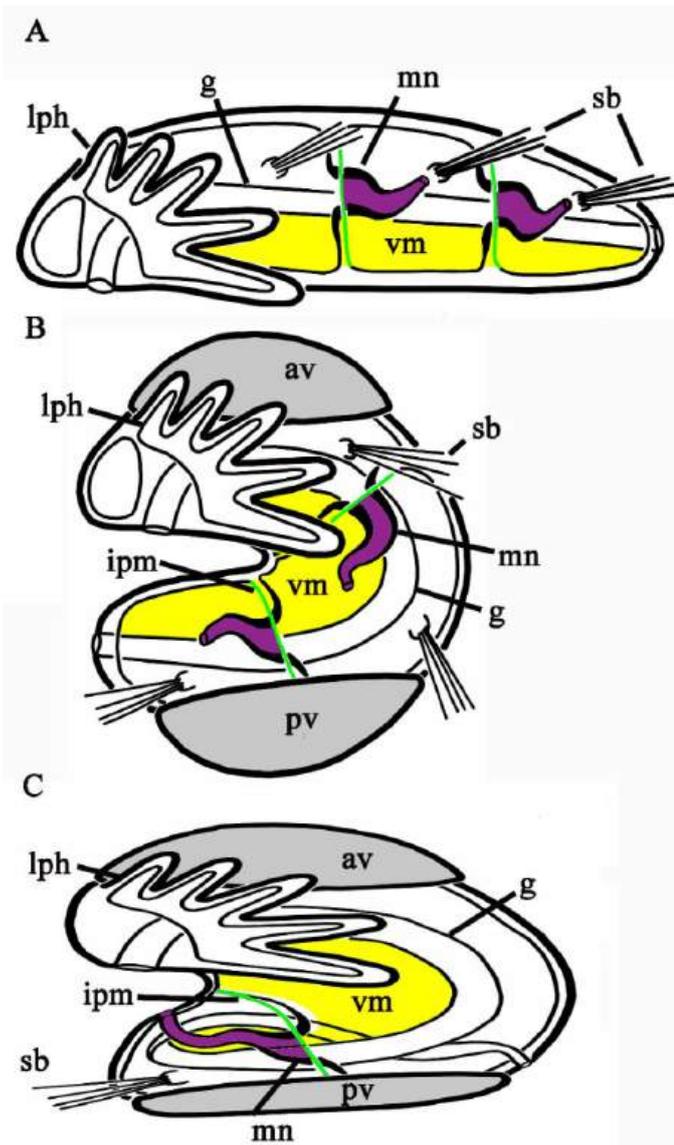


Рисунок 61. Гипотетическая реконструкция эволюции плана строения краниформных брахиопод. А – гипотетический олигомерный предок брахиопод; В – промежуточная стадия в процессе «складывания» на вентральную сторону; С – брахиопода, близкая краниформной, полностью «сложенная» на вентральную сторону и обладающая 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.

Гипотеза, высказанная Старобогатовым (1979) и развитая Малаховым (1995), представляет несомненный интерес, при этом являясь чисто умозрительной. Не отвергая её, мы предлагаем выдвинуть другую, также побольшей части умозрительную, гипотезу, согласно которой ножки

лингулиформных и ринхонеллиформных брахиопод гомологичны непарному заднему выросту туловища краниiformных брахиопод и, кроме того, как ножки, так и упомянутый задний вырост туловища, имеют общее происхождение от анцестральной формы, содержащей продолжение перивисцерального целома (Рис. 62).

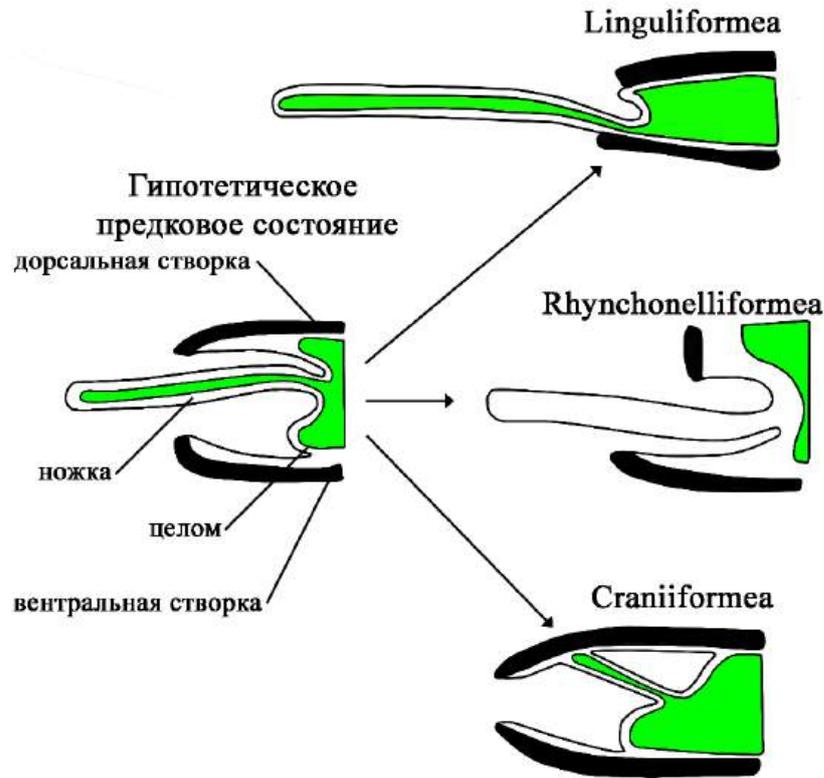


Рисунок 62. Гипотетическая схема эволюции ножки брахиопод. Чёрным цветом выделены створки раковины, зелёным – перивисцеральный (туловищный) целом.

В пользу этой гипотезы можно привести следующие доводы:

1) целомическая полость в ножке лингулиформных брахиопод также представляет собой вырост перивисцерального целома (Trueman, Wong, 1987); таким образом устраняется существующее в ранней гипотезе, гомологизирующей анальную папиллу краниiformных брахиопод ножке других брахиопод (Малахов, 1995), затруднение, связанное с наличием в анальной папилле краниiformных брахиопод обособленной анальной целомической камеры;

2) сама ножка лингулиформных брахиопод, таким образом, представляет собой такой же непарный задний вырост туловища, как у кранииформных брахиопод;

3) целомическая выстилка как в ножке лингулиформных брахиопод, так и в непарном заднем выросте перивисцерального целома кранииформных брахиопод, составлена миоэпителием, миофиламенты которого ориентированы продольно; таким образом, эти структуры гомологичны по критерию специального качества;

4) непарный задний вырост кранииформных брахиопод может быть гомологизирован с ножками лингулиформных и ринхонеллиформных брахиопод по критерию положения; при этом проведение такой гомологии, в отличие от концепции Старобогатова (1979) и Малахова (1995), не встречает затруднения в виде различного расположения ануса в разных группах брахиопод.

Все гипотезы относительно эволюции ножки брахиопод, в том числе представленная в настоящей работе, остаются умозрительными до тех пор, пока полностью не доказана гомология ножки ринхонеллиформных и лингулиформных брахиопод, отличающихся как по функциям (Richardson, 1979, 1981; Trueman, Wong, 1987), так по развитию и расположению относительно листков мантии (Yatsu, 1902; Rudwick, 1970). Тем не менее, представляется, что по крайней мере, гомология ножки лингулиформных брахиопод и заднего непарного выроста туловища кранииформных достаточно надёжна.

6. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В ходе реализации диссертационной работы проведено анатомическое, гистологическое и цитологическое исследование систем органов *Novocrania anomala*, имеющих значение в контексте эволюции и филогении брахиопод. Описаны фронтальные целомические камеры и камеры задних аддукторов – целомические компартменты, ранее не описанные у брахиопод. Показано, таким образом, что целомическая система *N. anomala* является шестичастной; такая компартиментализация тела является уникальной и с трудом поддаётся сравнению с планом строения других целомических животных. Фронтальные целомические камеры и камеры задних аддукторов, по-видимому, отделяются от более крупных целомических компартментов с тем, чтобы обеспечить более эффективную работу заключённых в них мышц. Значительное внимание было уделено функциональным аспектам, связанным с организацией целомов и их эпителиальной выстилки. На основании полученных данных о морфологической и ультраструктурной организации больших брахиальных синусов предположен гидростатический механизм протракции рук лофофора: руки выставляются вперёд при расслаблении брахиальных мышц благодаря упругости целомической жидкости в больших брахиальных синусах; отчасти протракции может способствовать перекачка целомической жидкости вперёд путём сокращения полукольцевой миоэпителиальной выстилки синусов.

Предположен газообмен между мантийной полостью и большими брахиальными синусами. Это предположение основано на том факте, что с вентральной стороны больших брахиальных синусов целомическая полость отделяется от мантийной полости слоем соединительной ткани значительно меньшим по толщине, чем в других местах, и эпидермис с вентральной стороны лофофора также имеет меньшую толщину (по сравнению, например, с передней частью).

Впервые для кранииформных брахиопод описаны миоэпителиальные выстилки периезофагеального и перивисцерального целомов и анальной

целомической камеры, прилегающие к пищеварительному тракту и обеспечивающие перистальтику различных его отделов.

Показано, что хорошо развитые продольные мышцы стенки тела, ранее не описанные у кранииформных брахиопод, являются частью механизма раскрытия створок раковины, поскольку они, как и латеральные косые мышцы, способны сжимать перивисцеральный целом в передне-заднем направлении, благодаря чему он расширяется в дорсо-вентральном направлении и выталкивает дорсальную створку вверх. Роль продольных мышц стенки тела в этом движении, однако, скорее вспомогательна, так как они менее развиты по сравнению с латеральными косыми мышцами, для которых следует предположить основную роль в механизме раскрытия раковины.

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, мышечные волокна которых ориентированы вдоль брахиальной оси, а не брахиальными ретракторами, которые в действительности представляют собой слабо выраженный миоэпителий пальчатых выростов перивисцерального целома. Уточнено взаиморасположение и функциональные взаимоотношения мышц, по которым литературные данные наиболее противоречивы: брахиальных протракторов, брахиальных элеваторов и передних аддукторов. Установлено, что передний аддуктор состоит из двух частей – большей гладкой и меньшей поперечнополосатой, а брахиальные элеваторы являются отдельными мышцами, не связанными с вентральной створкой и, таким образом, не способными к закрытию раковины, в отличие от аддукторов. Детально описан механизм раскрытия створок у кранииформных брахиопод: этот механизм основан на совместном действии латеральных косых мышц и продольных

мышц стенки тела, сжимающих перивисцеральный целом в передне-заднем направлении, что, ввиду неизменности объёма целомической жидкости, приводит к дорсо-вентральному расширению туловища и выталкиванию дорсальной створки вверх. Физиологическую нагрузку мышц предлагается взять за основу для пересмотра запутанной и противоречивой терминологии, связанной с мускулатурой беззамковых брахиопод.

Обнаружено также, что форма мышечных отпечатков у *N. anomala* в широких пределах варьирует в пределах одной популяции, из чего можно сделать, что этот признак непригоден для составления диагнозов родов и видов, по крайней мере, в случае краниIFORMных брахиопод, так как у них морфология раковины и мускулатуры сильно зависит от характера субстрата, к которому они цементируются. Подтверждена иннервация мускулатуры через необычные «нервные пластинки», описанные в XIX веке.

Подробное исследование ультраструктуры систем органов *N. anomala* позволило выявить их примитивную цитологическую организацию. Покровный эпителий хоть и претерпевает различные модификации в разных участках тела, но всегда представлен однослойным, микровиллярным моноцилиарным эпителием, который отражает наиболее примитивный тип организации покровов у беспозвоночных. Целомическая выстилка у исследованного вида представлена по большей части простым миоэпителием. Это в полной мере касается и специализированной мускулатуры, которая вне зависимости от степени специализации сохраняет цитологическую организацию миоэпителия. Все главные элементы нервной системы *N. anomala* располагаются базиепидермально и представляют собой псевдостратифицированный нейроэпителий, что свидетельствует о чрезвычайно примитивной цитологической организации нервной системы в целом.

Кроме того, был выявлен задний непарный вырост туловища, который по положению и гистологическому строению соответствует ножке

ринхонеллиформных и лингулиформных брахиопод. У взрослых *N. anomala* обнаружены достоверные анатомические свидетельства «складывания» в филогенезе. Это доказывается, в частности, тем, что выделительные органы *N. anomala* расположены в задне-переднем направлении, а не в передне-заднем направлении 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, за руководство данной работой, обучение различным методам, всестороннюю помощь и поддержку. Я глубоко признателен Т.В. Кузьминой за полезные обсуждения брахиопод в ходе моего обучения в аспирантуре и за замечания, высказанные при подготовке работы к защите. За помощь в освоении методов трансмиссионной электронной микроскопии и 3D-реконструкций, а также за научные дискуссии на свободные темы, я признателен Б.В. Осадченко и П.А. Кузнецову. Я благодарен коллективам Межкафедральной лаборатории электронной микроскопии биологического факультета МГУ и Центра коллективного пользования электронной микроскопии ИБВВ РАН за возможность работы на трансмиссионных и сканирующих электронных микроскопах. Я благодарю Н.Е. Будаеву и Н.Н. Римскую-Корсакову за помощь в сборе и фиксации материала, использованного в настоящей работе, М.А. Кобелецкую за помощь в подборе цветовой палитры, используемой в 3D-реконструкциях, и за поддержку, В.В. Малахова, Е.В. Богомолу, Ф.В. Большакова, Л.П. Корзуна и Н.А. Пояркова за первые опыты погружения в сравнительную анатомию животных, Е.О. Щербакова за его труды по поддержанию жизнеспособности томографа, Е.К. Дегтярёву и Е.Д. Никитенко за дружеские советы, А.В. Ратновскую за ознакомление с интересными данными по мантии брахиопод, весь коллектив кафедры зоологии беспозвоночных МГУ и, в частности, её преподавателей, за бесценный опыт обучения на кафедре в течение бакалавриата, магистратуры и аспирантуры, Ю.Ю. Пландину и А.С. Пландина за появление автора этой работы на свет.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бисерова Н.М. Методы визуализации биологических ультраструктур: практическое руководство для биологов. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2013. – 104 с.
2. Валовая М.А., Кавтарадзе Д.Н. Микротехника: правила, приемы, искусство, эксперимент. – М.: Издательство Московского университета, 1993. – 240 с.
3. Горянский В.Ю., Попов Л.Е. Морфология, систематическое положение и происхождение беззамковых брахиопод с карбонатной раковиной // Палеонтологический журнал. – 1985. – Т.3. – С.3-14.
4. Иванов И.Е., Цетлин А.Б. Тонкое строение полости тела у полихет семейства Phyllodocidae (Annelida, Polychaeta): морфофункциональный анализ // Доклады академии наук. – 1997. – Т.354, №2. – Р.272-277.
5. Кузьмина Т.В., Мадисон А.А. Руководство для большого практикума по зоологии беспозвоночных: Брахиоподы. – М.: Товарищество науч. изд. КМК, 2024. – 83 с.
6. Кузьмина Т.В., Малахов В.В. Организация лофофора брахиопод // Палеонтологический журнал. – 2007. – №5. – С.1-18.
7. Кузьмина Т.В., Малахов В.В., Темерева Е.Н. Анатомия целомической системы замковой брахиоподы *Hemithyris psittacea* // Зоологический журнал. – 2006. – Т.85, №9. – С.1118-1127.
8. Малахов В.В. Проблема основного плана строения брахиопод и их положение в системе животного царства // Современное состояние и основные направления изучения брахиопод. Москва, Палеонтологический институт РАН, 1995. – С.51-82.
9. Малахов В.В. Происхождение билатерально-симметричных животных // Журнал общей биологии. – 2004. – Т.65, №5. – С.371-388.
10. Малахов В.В., Кузьмина Т.В. О метамерной природе латеральных мезентериев у брахиопод // Доклады Академии наук. – 2006. – Т.409, №9. – С.1-3.

11. Ратновская А.В. Строение мантии брахиоподы *Hemithiris psittacea* (Gmelin, 1791) (Rhynchonelliformea: Rhynchonellida). – Москва, 2022. – Выпускная квалификационная работа магистра. – 142 с.
12. Ратновская А.В., Кузьмина Т.В. Организация целомической системы у брахиоподы *Coptothyris grayi* (Davidson, 1852) (Brachiopoda: Terebratulida) // Биология моря. – 2022. – Т.48, №4. – С.262-272.
13. Старобогатов Я.И. Эволюция пелагических личинок первичноротых животных и проблема основных компонентов тела // Зоологический журнал. – 1979. – Т.58, №2. – С.149-160.
14. Темерева Е.Н., Малахов В.В. Личинки форониды *Phoronopsis harmeri* Pixell, 1912 (Phoronida) имеют тримерную организацию целома // Доклады Академии наук. – 2006. – Т.410, №3. – С.1-5.
15. Altenburger A., Wanninger A. Neuromuscular development in *Novocrania anomala*: Evidence for the presence of serotonin and a spiralian-like apical organ in lecithotrophic brachiopod larvae // Evolution & Development. – 2010. – Vol.12. – P.16-24.
16. Altenburger A., Martinez P., Budd G.E., Holmer L.E. Gene expression patterns in brachiopod larvae refute the “brachiopod-fold” hypothesis // Frontiers in Cell and Developmental Biology. – 2017. – Vol.5., No.74. – P.1-3.
17. Altenburger A., Wanninger A, Holmer L. E. Metamorphosis in Craniiformes revisited: *Novocrania anomala* shows delayed development of the ventral valve // Zoomorphology. – 2013. – Vol.132. – P.379-387.
18. Atkins D., Rudwick M.S.J. The lophophore and ciliary feeding mechanisms of the brachiopod *Crania anomala* (Müller) // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. – 1962. – Vol.42. – P.469-480.
19. Bartolomaeus T. On the ultrastructure of the coelomic lining in the Annelida, Sipuncula and Echiura // Microfauna Marina. – 1994. – Vol.9. – P.171-220.
20. Beckers P., Helm C., Bartolomaeus T. The anatomy and development of the nervous system in Magelonidae (Annelida) – insights into the evolution of the annelid brain // BMC Ecology and Evolution. – 2019a. – Vol.19, No.173. – P.1-21.

21. Beckers P., Helm C., Purschke G., Worsaae K., Hutchings P., Bartolomaeus T. The central nervous system of Oweniidae (Annelida) and its implications for the structure of the ancestral annelid brain // *Frontiers in Zoology*. – 2019. – Vol.16, No.6. – P.1-21.
22. Beckers P., Krämer D., Bartolomaeus T. The nervous systems of Hoplonemertea (Nemertea) // *Zoomorphology*. – 2018. – Vol.137. – P.473-500.
23. Beecher C.E. Morphology of the brachia // *Bulletin of the United States Geological Survey*. – 1897. – Vol.87. – P.105–112.
24. van Bemmelen J.F.: Untersuchungen über den anatomischen und histologischen Bau der Brachiopoda Testicardina. *Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft*. – 1883. – Vol.16. – P.88-161.
25. Bitner, M.A., Cohen, B.L. *Brachiopoda* // eLS. – Chichester: John Wiley & Sons, Ltd. – 2013. doi: 10.1002/9780470015902.a0001614.pub3
26. Blochmann, F. Untersuchungen über den Bau der Brachiopoden, I. Die Anatomie von *Crania anomala* (Müller). – Jena: Gustav Fischer, 1892. – 65 pp.
27. Blochmann, F. Untersuchungen über den Bau der Brachiopoden, II. Die Anatomie von *Discinisca lamellosa* (Broderip) und *Lingula anatina* (Bruguière). – Jena: Gustav Fischer, 1900. – 58 pp.
28. Brunton C.H.C. Some brachiopods from the eastern Mediterranean // *Israel Journal of Zoology*. – 1988. – Vol.35. – P.151-169.
29. Bulman O.M.B. Muscle systems of some inarticulate brachiopods // *Geological Magazine*. – 1939. – Vol.76. – P.434-444.
30. Butler A.D. Decoding the fossil record of early lophophorates: systematics and phylogeny of problematic Cambrian Lophotrochozoa. – 2015. – Uppsala, Sweden. – PhD thesis (summary) – 65 pp.
31. Canon J.T., Vellutini B.C., Smith J., Ronquist F., Jondelius U., Hejnol A. Xenacoelomorpha is the sister group to Nephrozoa // *Nature*. – 2016. – Vol.530. – P.89-93.
32. Carlson S.J. Phylogenetic relationships among extant brachiopods // *Cladistics*. – 1995. – Vol.11. – P.131-197.

33. Carlson S.J. The evolution of Brachiopoda // Annual Review of Earth and Planetary Sciences. – 2016. – Vol.44. – P.409-438.
34. Carranza N.L., Carlson S.J. Testing species assignments in extant terebratulide brachiopods: a three-dimensional geometric morphometric analysis of long-looped brachidia // PlosOne. – 2019. – Vol.14, No.11. – P.1-20.
35. Cavalier-Smith T. A revised six-kingdom system of life. Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society. – 1998. – Vol.73. – P.203-266.
36. Chanas-Sacre G., Rogister B., Moonen G., Leprince P. Radial glia phenotype: origin, regulation, and transdifferentiation // Journal of Neuroscience Research. – 2000. – Vol.61. – P.357-363.
37. Chuang S.H. The ciliary feeding mechanisms of *Lingula unguis* (L.) (Brachiopoda) // Proceedings of the Zoological Society of London. – 1956. – Vol.127, No.2. – P.167-189.
38. Chuang S.H. An anatomical, histological, and histochemical study of the gut of the brachiopod, *Crania anomala* // Journal of Cell Science. – 1960. – Vol.3, No.53. – P. 9-18.
39. Chuang S.H. The circulation of coelomic fluid in *Lingula unguis* // Proceedings of the Zoological Society of London. – 1964. – Vol.143. P.221-237.
40. Chuang S.H. Observations on the ciliary feeding mechanism of the brachiopod *Crania anomala* // Journal of Zoology. – 1974. – Vol.173. – P.441-449.
41. Clark R.B. Dynamics in metazoan evolution. – Oxford: Clarendon Press, 1964. – 313 pp.
42. Cohen B.L. Rerooting the rDNA gene tree reveals phoronids to be ‘brachiopods without shells’; danger of wide taxon samples in metazoan phylogenetics (Phoronida; Brachiopoda) // Zoological Journal of the Linnean Society. – 2013. – Vol.167. – P.82-92.
43. Cohen B.L., Holmer L.E., Lüter C. The brachiopod fold: a neglected body plan hypothesis // Palaeontology. – 2003. – Vol.46. – P.59-65.
44. Cohen B.L., Weydmann A. Molecular evidence that phoronids are a subtaxon of brachiopods (Brachiopoda: Phoronata) and that genetic divergence of metazoan

- phyla began long before the early Cambrian // *Organisms Diversity & Evolution*. – 2005. – Vol.5. – P.253-273.
45. Conway Morris S., Peel J.S. Articulated halkieriids from the Lower Cambrian of North Greenland and their role in early protostome evolution // *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. – 1995. – Vol.347. – P.305-358.
46. Couso J. Segmentation, metamerism and the Cambrian explosion // *The International Journal of Developmental Biology*. – 2009. – Vol.53. – P.1305-1316.
47. Curry G. B., Brunton C.H.C. Stratigraphic distribution of brachiopods // A. Williams (ed.). *Brachiopoda 6: Supplement. Part H of R. L. Kaesler (ed.) Treatise on invertebrate paleontology*. – Geological Society of America and University of Kansas Press, 2007. – P.2901-2965.
48. Dolmatov I.Y., Mashanov V.S., Zueva O.R. Derivation of muscles of the Aristotle's lantern from coelomic epithelia // *Cell and Tissue Research*. – 2007. – Vol.327. – P.371-384.
49. Emig C.C. On the origin of the Lophophorata // *Zeitschrift für zoologische Systematik und Evolutionsforschung*. – 1984. – Vol.22. – P.91-94.
50. Emig C.C. Functional disposition of the lophophore in living Brachiopoda // *Lethaia*. – 1992. – Vol.25. – P.291-302.
51. Emig C.C., Bitner M.A., Álvarez F. Phylum Brachiopoda // *Zootaxa*. – 2013. – Vol.3703, No.75. – P. 1-5.
52. Emig C.C., Álvarez F., Bitner, M.A. Brachiopoda World Database. – 2021. Available online at <http://www.marinespecies.org/brachiopoda>. Accessed on 2024-07-27.
53. Eshleman W.P., Wilkens J.L., Cavey M.J. Electrophoretic and electron microscopic examination of the adductor and diductor muscles of an articulate brachiopod, *Terebratalia transversa* // *Canadian Journal of Zoology*. – 1982. – Vol.60. – P.550-559.
54. Field K.G., Olsen G.J., Lane D.J., Giovannoni S.J., Ghiselin M.T., Raff E.C., Pace N.R., Raff R.A. Molecular phylogeny of the animal kingdom // *Science*. – 1988. – Vol.239, No.4841. – P.748-753.

55. Freeman G. Regional specification during embryogenesis in the craniiform brachiopod *Crania anomala* // *Developmental Biology*. – 2000. – Vol.227. – P.219-238.
56. Freeman G., Lundelius J.W. Changes in the timing of mantle formation and larval life history traits in linguliform and craniiform brachiopods // *Lethaia*. – 1999. – Vol.32. – P.197-217.
57. Gilmour T.H.J. Food-collecting and waste-rejecting mechanisms in *Glottidia pyramidata* and the persistence of lingulacean brachiopods in the fossil record // *Canadian Journal of Zoology*. – 1981. – Vol.59. – P.1539-1547.
58. Gorjansky W.J., Popov L.Y. On the origin systematic position of the calcareous-shelled inarticulate brachiopods // *Lethaia*. – 1986. – Vol.19. – P.233-240.
59. Gutmann W.F., Vogel K., Zorn H. Brachiopods: Biomechanical interdependences governing their origin and phylogeny // *Science*. – 1978. – Vol.199. – P.890-893.
60. Gould J.S., Calloway C.B. Clams and brachiopods – ships that pass in the night // *Paleobiology*. – 1980. – Vol.6, No.4. – P. 383-396.
61. Gruhl A., Grobe P., Bartolomaeus T. Fine structure of the epistome in *Phoronis ovalis*: significance for the coelomic organization in Phoronida // *Invertebrate Biology*. – 2005. – Vol.124, No.4. – P.332-343.
62. Gruhl A., Wegener I., Bartolomaeus T. Ultrastructure of the body cavities in Phylactolaemata (Bryozoa) // *Journal of Morphology*. – 2009. – Vol.270. – P.306-318.
63. Guo J., Parry L.A., Vinther J., Edgecombe G.D., Wei F., Zhao J., Zhao Y., Béthoux O., Lei X., Chen A., Hou X., Chen T., Cong P. 2022. A Cambrian tomotiid preserving soft tissues reveals the metameric ancestry of lophophorates // *Current Biology*. – 2022. – Vol.32. – P.4769-4778.
64. Guo Zh., Flannery-Sutherland, J.T., Benton, M.J., Chen Zh.-Q. Bayesian analyses indicate bivalves did not drive the downfall of brachiopods following the Permian-Triassic mass extinction // *Nature Communications*. – 2023. – Vol. 14, No. 5566. – P.1-16.

65. Halanych K.M., Bacheller J.D., Aguinaldo A.M., Liva S.M., Hillis D.M., Lake J.A. Evidence from 18S ribosomal DNA that the lophophorates are protostome animals // *Science*. – 1995. – Vol.267. – P.1641-1643.
66. Hancock A. On the organization of the Brachiopoda // *Philosophical Transactions of the Royal Society*. – 1859. – Vol.148. – P.791-869.
67. de Haro, A. Estructura y anatomia comparadas des las gonadas y pedunculo des los braquiopodos testicardinos // *Publicaciones del Instituto Biologia Aplicada*. – 1963. – Vol.35. – P.97-117.
68. Harper D.A.T., Popov L.E., Holmer L.E. Brachiopods: origin and early history // *Paleontology*. – 2017. – Vol.60, No.5. – P.609-631.
69. Harzsch S., Wanninger A. Evolution of invertebrate nervous systems: the Chaetognatha as a case study // *Acta Zoologica*. – 2010. – Vol.91, No.1. – P.35–43.
70. Hausdorf B., Helmkamp M., Nesnidal M.P., Bruchhaus I. Phylogenetic relationships within the lophophorate lineages (Ectoprocta, Brachiopoda and Phoronida) // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 2010. – Vol.55. – P.1121-1127.
71. Hejnol A., Rentzsch F. Neural nets // *Current Biology*. – 2015. – Vol.25. – P.782-786.
72. Helm C., Karl A., Beckers P., Kaul-Strehlow S., Ulbricht E., Kourtesis I., Kuhrt H., Hausen H., Bartolomaeus T., Reichenbach A., Bleidorn C. Early evolution of radial glial cells in Bilateria // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. – 2017. – Vol.284, No.1859. – P.1-10.
73. Hendricks J.R., Saupe E.E., Myers C.E., Hermsen E.J., Allmon W.D. The generification of the fossil record // *Paleobiology*. – 2014. – Vol.40. – P.511-528.
74. Holmer L.E., Popov L.E., Bassett M.G., Laurie J., Phylogenetic analyses and ordinal classification of the Brachiopoda // *Palaeontology*. – 1995. – Vol.38, No.4. – P.713-741.
75. Holmer L.E., Skovsted C.B., Williams A. A stem group brachiopod from the Lower Cambrian: Support for a *Micrina* (Halkieriid) ancestry // *Palaeontology*. – 2002. – Vol. 45. – P.875-882.

76. Holmer L.E., Skovsted C.B., Larsson C., Brock G.A., Zhang Z. First record of a bivalved larval shell in early Cambrian tommotiids and its phylogenetic significance // *Palaeontology*. – 2011. – Vol.54, No.2. – P.235-239.
77. Hoverd W.A. Histological and ultrastructural observations of the lophophore and larvae of the brachiopod, *Notosaria nigricans* (Sowerby 1846). *Journal of Natural History*. – 1985. – Vol.19, No.5. – P.831-850.
78. Huxley T.H. An introduction to the classification of animals. London, 1869. – 147 pp.
79. Hyman L.H. The Invertebrates: Smaller coelomate groups. New York: McGraw Hill, 1959. – 783 pp.
80. James M. A. Brachiopoda: Internal Anatomy, Embryology, and Development // *Microscopic Anatomy of Invertebrates*. Volume 13. – New York: John Wiley & Sons, 1997. – P.297-407.
81. James M.A., Ansell A.D., Curry G.B. Functional morphology of the gonads of the articulate brachiopod *Terebratulina retusa* // *Marine Biology*. – 1991. – Vol.111. – P.401-410.
82. James M.A., Ansell A.D., Collins M.J., Curry G.B., Peck L.S., Rhodes M.C. Biology of living brachiopods // *Advances in Marine Biology*. – 1992. – Vol.28. – P.175-387.
83. Joubin L. Recherches sur l'anatomie des brachiopodes inarticulés. Paris: thèse pour obtenir le grade de docteur ès sciences naturelles. – 1886. – 143 pp.
84. Kaul S., Stach T. Ontogeny of the collar cord: neurulation in the hemichordate *Saccoglossus kowalevskii* // *Journal of Morphology*. – 2010. – Vol.271. – P.1240-1259.
85. Koch M., Quast B., Bartolomaeus T. Coeloms and nephridia in annelids and arthropods // W. Wolfgang, T. Bartolomaeus (eds.). *Deep metazoan phylogeny: The backbone of the tree of life*. – Berlin: Walter de Gruyter GmbH, 2014. – P.173-294.
86. Kocot K.M., Struck T.H., Merkel J., Waits D.S., Todt C., Brannock M., Weese D.A., Cannon J.T., Moroz L.L., Lieb B., Halanych K.M. Phylogenomics of

Lophotrochozoa with consideration of systematic error // Systematic Biology. – 2016. – Vol.66. – P. 256-282.

87. Kuga H., Matsuno A. Ultrastructural investigations on the anterior adductor muscle of a Brachiopoda, *Lingula unguis* // Cell Structure and Function. – 1988. – Vol.13. – P.271-279.

88. Kuzmina T.V., Kuzmin V.S., Bogomolova E.V., Malakhov V.V. Organization of the blood system of rhynchonellid brachiopod *Hemithiris psittacea* (Brachiopoda: Rhynchonelliformea) // Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological and Integrative Physiology. – 2024. – Vol.341, No.7. – P.766–782.

89. Kuzmina T.V., Malakhov V.V. Structure of the ovary of the articulate brachiopod *Hemithiris psittacea* (Rhynchonelliformea, Brachiopoda) with special reference to connective tissue pillars // Invertebrate Reproduction & Development. – 2009. – Vol.53. – P.33-43.

90. Kuzmina T.V., Malakhov V.V. The periesophageal celom of the articulate brachiopod *Hemithiris psittacea* (Rhynchonelliformea, Brachiopoda) // Journal of Morphology. – 2011. – Vol.272. – P.180-190.

91. Kuzmina T.V., Temereva E.N. Organisation of the lophophore in the deep-sea brachiopod *Pelagodiscus atlanticus* and evolution of the lophophore in the Brachiozoa // Organisms Diversity & Evolution. – 2018. – Vol.19. – P.31-39.

92. Kuzmina T.V., Temereva E.N. Tentacle muscles in brachiopods: ultrastructure and relation to peculiarities of life style // Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution. – 2021a. – Vol.338, No.3. – P.192-208.

93. Kuzmina T.V., Temereva E.N. Ultrastructure of ganglia in the brachiopod *Coptothyris grayi* and its phylogenetic significance // Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research. – 2021b. – Vol.59, No.2. – P.376-386.

94. Kuzmina T.V., Temereva E.N. Structure of the oral tentacles of early ontogeny stage in brachiopod *Hemithiris psittacea* (Rhynchonelliformea, Rhynchonellida) // Journal of Morphology. – 2024a. – Vol.285, No.4.

95. Kuzmina T.V., Temereva E.N. Two sources of mesoderm in brachiopods // Doklady Biological Sciences. – 2024b. – Vol.513. – P.S19–S21.

96. Kuzmina T.V., Temereva E.N., Malakhov V.V. Ultrastructure of the lophophoral coelomic lining in the brachiopod *Hemithiris psittacea*: functional and evolutionary significance // *Zoomorphology*. – 2018. – Vol.137, No.2. – P.257-272.
97. Kuzmina T.V., Malakhov V.V., Temereva E.N. Larval development of the brachiopod *Coptothyris grayi* (Davidson, 1852) (Terebratulida: Rhynchonelliformea) and the evolution of brachiopod life cycles // *Invertebrate Zoology*. – 2019. – Vol.16, No.1. – P.27-40.
98. Kuzmina T.V., Ratnovskaya A.A., Madison A.A. Lophophore evolution from the Cambrian to the Present // *Paleontological Journal*. – 2021. – Vol.55. – P.1109-1140.
99. Kuznetsov P.A., Temereva E.N. New data on the ultrastructure of the proboscis in females of *Bonellia viridis* (Annelida: Bonellinae) // *Zoomorphology*. – 2021. – V.140. – P.453-468.
100. Laumer C.E., Fernández R., Lemer S., Combosch D., Kocot K.M., Riesgo A., Andrade S.C.S., Sterrer W., Sørensen M.V., Giribet G. Revisiting metazoan phylogeny with genomic sampling of all phyla // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. – 2019. – Vol.286, No.1906. – P.1-10.
101. Lee D.E., Brunton C.H.C. *Neocrania* n. gen. and a revision of Cretaceous-Recent brachiopod genera in the family Craniidae // *Bulletin of the British Museum of Natural History (Geology)*. – 1986. – Vol.404. – P.141-160.
102. Liow L.H., Reitan T., Harnik P.G. Ecological interactions on macroevolutionary time scales: clams and brachiopods are more than ships that pass in the night // *Ecology letters*. – 2015. – Vol.18, No.10. – P.1030-1039.
103. Liu F., Skovsted C.B., Topper T.P., Zhang Z., Shu D. Are hyoliths Palaeozoic lophophorates? // *National Science Review*. – 2020. – Vol.7. – P.453-469.
104. Logan A., Long S.L. Shell morphology and geographical distribution of *Neocrania* (Brachiopoda, Recent) in the eastern North Atlantic and Mediterranean Sea // C.H.C. Brunton, L.R.M. Cocks, S.L. Long (eds.). *Brachiopods: Past and Present*. – Abingdon: Taylor & Francis. – 2001 – P.71-79.

105. Lüter C. Ultrastructure of the metanephridia of *Terebratulina retusa* and *Crania anomala* (Brachiopoda) // *Zoomorphology*. – 1995. – Vol.115., No.2. – P.99-107.
106. Lüter, C.. Zur Ultrastruktur, Ontogenese und Phylogenie der Brachiopoda. – Göttingen: Cuvillier Verlag, 1998. – 184 pp.
107. Lüter C. The origin of the coelom in Brachiopoda and its phylogenetic significance // *Zoomorphology*. – 2000. – Vol.120. – P.15-28.
108. Lüter C. Anatomy // A. Williams (ed.). *Brachiopoda 6: Supplement. Part H* of R. L. Kaesler (ed.) *Treatise on invertebrate paleontology*. – Geological Society of America and University of Kansas Press, 2007. – P.2321-2355.
109. Mackay S., Hewitt R.A. Ultrastructural studies on the brachiopod pedicle // *Lethaia*. – 1978. – Vol.11. – P.331-339.
110. Malakhov V.V., Kuzmina T.V., Madison A.A. Classification of planktonic stages of extant brachiopods // *Invertebrate Zoology*. – 2021. Vol.18, No.2. – P. 95-104.
111. Marlétaz F., Peijnenburg K., Goto T., Satoh N., Rokhsar D. A new spiralian phylogeny places the enigmatic arrow worms among gnathiferans // *Current Biology*. – 2019. – Vol.29, No.2. – P.312-318.
112. Martín-Durán J.M., Passamaneck Y.J., Martindale M.Q., Hejnol A. The developmental basis for the recurrent evolution of deuterostomy and protostomy // *Nature Ecology & Evolution*. – 2016. – Vol.1(0005). – P.1-10.
113. Mashanov V., Zueva O., Rubilar T., Epherra L., García-Arrarás J. E. Echinodermata // Schmidt-Rhaesa A., Harzsch S., Purschke G. (eds.). *Structure and Evolution of Invertebrate Nervous Systems*. – Oxford: Oxford University Press. – 2015. – P. 665-688.
114. Masterman A.T. On the Diplochorda // *Quarterly Journal of Microscopical Science*. – 1898. – Vol.40. – P.281-366.
115. McCammon H.M. The food of articulate brachiopods // *Journal of Paleontology*. – 1969. – Vol.43, No.4. – P. 976-985.

116. McCammon H.M. Experimental evidence for direct nutrient assimilation by the lophophore of articulate brachiopods // *Marine Biology*. – 1976. – Vol.34. – P.41-45.
117. Moysiuk J., Smith M, R., Caron J.-B. Hyoliths are Palaeozoic lophophorates // *Nature*. – 2017. – V.541. – P.394-397.
118. Murdock D.J.E., Bengtson S., Marone F., Greenwood J.M., Donoghue P.C.J. Evaluating scenarios for the evolutionary assembly of the brachiopod body plan // *Evolution & Development* – 2014. – Vol.16., No.1. – P.13-24.
119. Nesnidal M.P., Helmkampf M., Meyer A., Witek A., Bruchhaus I., Ebersberger I., Hankeln T., Lieb B., Struck T.H., Hausdorf B. New phylogenomic data support the monophyly of Lophophorata and an Ectoproct-Phoronid clade and indicate that Polyzoa and Kryptozoa are caused by systematic bias // *BMC Ecology and Evolution*. – 2013. – Vol.13, No.253. – P.1-13.
120. Nielsen C. The development of the brachiopod *Crania (Neocrania) anomala* (O. F. Müller) and its phylogenetic significance // *Acta Zoologica*. – 1991. – Vol.72, No.1 – P.7-28.
121. Nielsen C. *Animal evolution: Interrelationships of the living phyla*. Oxford University Press, 1995. – 411 pp.
122. Nielsen C. The phylogenetic position of Entoprocta, Ectoprocta, Phoronida, and Brachiopoda // *Integrative and Comparative Biology*. – 2002. – Vol.42. – P.685-691.
123. Norford B. S., Steele H. M. The Ordovician trimerellid brachiopod *Eodinobolus* from south-east Ontario // *Palaeontology*. – 1969. – Vol.12. – P.161-171.
124. Owen G., Williams A. The caecum of the articulate Brachiopoda // *Proceedings of the Royal Society of London*. – 1969. – Vol.172. – P.321-325.
125. Pan C.M., Watabe N. Shell growth of *Glottidia pyramidata* Stimpson (Brachiopoda: Inarticulata) // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. – 1988. – Vol. 119, No.1. –P. 43-53.

126. Paps J., Bagnà J., Riutort M. Lophotrochozoa internal phylogeny: new insights from up-to-date analysis of nuclear ribosome genes // Proceedings of the Royal Society A. – 2009. – V.276. – P.1245-1254.
127. Percival E. A contribution to the life-history of the brachiopod *Tegulorhynchia nigricans* // Quarterly Journal of Microscopical Science. – 1960. – Vol.101. – P.439-457.
128. Popov L.E., Bassett M.G., Holmer L.E., Laurie J. Phylogenetic analysis of higher taxa of Brachiopoda // Lethaia. – 1993. – Vol.26. – P.1-5.
129. Popov L.E., Bassett M.G., Holmer L.E., Skovsted C.B., Zuykov M.A. Earliest ontogeny of Early Palaeozoic Craniiformea: implications for brachiopod phylogeny // Lethaia. – 2010. – Vol.43. – P.323-333.
130. Pross A. Untersuchungen zur Gliederung von *Lingula anatina* (Brachiopoda). Archimerie bei Brachiopoden // Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere. – 1980. – Vol.103. – P.250-263.
131. Reed C.J., Cloney R.A. Brachiopod tentacles: ultrastructure and functional significance of the connective tissue and myoepithelial cells in *Terebratalia* // Cell and Tissue Research. – 1977. – Vol.185. – P.17-42.
132. Remane A. Die Entstehung der Metamerie der Wirbellosen // Zoologischer Anzeiger. – 1950. – Vol.14 (Suppl.). – P.16–23.
133. Reynolds W.A., McCammon H.M. Aspects of the functional morphology of the lophophore in articulate brachiopods // American Zoologist. – 1977. – Vol.17. – P.121-132.
134. Richardson, J.R. Pedicle structure of articulate brachiopods // Journal of the Royal Society of New Zealand. – 1979. – Vol.9. – P.415-436.
135. Richardson J.R. Brachiopods and pedicles // Paleobiology. – 1981. – Vol.7, No.1. – P.87-95.
136. Richter S., Loesel R., Purschke G., Schmidt-Rhaesa A., Scholtz G., Stach T., Vogt L., Wanninger A., Brenneis G., Döring C., Faller S., Fritsch M., Grobe P., Heuer C.M., Caul S., Møller O.S., Müller C.H.G., Rieger V., Rothe B.H., Stegner

- M.E.J., Harzsch S. Invertebrate neurophylogeny: Suggested terms and definitions for a neuroanatomical glossary // *Frontiers in Zoology*. – 2010. – Vol.7. – P.1-49.
137. Rieger R.M., Lombardi J. Ultrastructure of coelomic lining in echinoderm podia: Significance for concepts in the evolution of muscle and peritoneal cells // *Zoomorphology*. – 1987. – Vol.107. – P.191-208.
138. Rimskaya-Korsakova N.N., Kristof A., Malakhov V.V., Wanninger A. Neural architecture of *Galathowenia oculata* Zach, 1923 (Oweniidae, Annelida) // *Frontiers in Zoology*. – 2016 – Vol.13, No.5. – P.1-19.
139. Rimskaya-Korsakova N.N., Galkin S.V., Malakhov V.V. The neuroanatomy of the siboglinid *Riftia pachyptila* highlights sedentarian annelid nervous system evolution // *PloS ONE*. – 2018. – Vol.13, No.12. – P.1-34.
140. Robinson J.H. The muscles, body wall and valve-opening mechanism of extant craniid (inarticulated) brachiopods // *Journal of Natural History*. – 2014. – Vol.48. – P. 21-22, 1231-1252.
141. Robinson J.H. Sunken muscle scars in craniid brachiopods (Craniata); a long-standing misconception // *Lethaia*, – 2018. – Vol.51. – P.35-47.
142. Rosenkrantz A. Note on some craniids from central Poland // *Acta Paleontologica Polonica*. – 1964. – Vol.9. – P.513-531.
143. Rudwick M.J.S. “Quick” and “catch” adductor muscles in brachiopods // *Nature*. – 1961. – Vol.191. – P.1021-1021.
144. Rudwick, M.J.S. Living and fossil brachiopods. – London: Hutchinson and Co. Ltd., 1970. – 199 pp.
145. Santagata S. Evaluating neurophylogenetic patterns in the larval nervous systems of brachiopods and their evolutionary significance to other bilaterian phyla // *Journal of Morphology*. – 2011. – Vol. 272, No.10. – P. 1153-1169.
146. Schiemann S.M., Martín-Durán J.M., Børve A., Vellutini B.C., Passamanek Y.J, Hejnol A. Clustered brachiopod Hox genes are not expressed collinearly and are associated with lophotrochozoan novelties // *PNAS*. – 2017. – Vol.114, No.10. – P.1913–1922.

147. Schmidt-Rhaesa A. The evolution of organ systems. – New York: Oxford University Press Ink., 2007. – 400 pp.
148. Schwaha T., Wanninger A. Unity in diversity: A survey of muscular systems of ctenostome Gymnolaemata (Lophotrochozoa, Bryozoa) // *Frontiers in zoology*. – 2018. – Vol.15, No.24. – P.1-18.
149. Shu-Zhong S., Shi G. R. Paleobiogeographical extinction patterns of Permian brachiopods in the Asianwestern Pacific region // *Paleobiology*. – 2002. – Vol.28, No.4. – P. 449-463.
150. Siewing R. Das Archicoelomatenkonzept // *Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere*. – 1980. – Vol.103. – P.439–482.
151. Skovsted C.B., Balthasar U., Brock G.A., Paterson J.R. The tommotiid *Camenella reticulosa* from the Early Cambrian of South Australia: Morphology, scleritome reconstruction, and phylogeny // *Acta Palaeontologica Polonica*. – 2009. – Vol.54, No.3. – P.525-540.
152. Smirnova T.N. Shell structure of Upper Jurassic and Lower Cretaceous craniids (Brachiopoda) and its systematic significance // *Journal of Paleontology*. – 1997. – Vol.71. – P.998-1007.
153. Sperling E.A. Molecular paleobiological insights into the origin of the Brachiopoda // *Evolution & Development*. – 2011. – Vol.13, No,3. – P.290-303.
154. Steele-Petrović H.M. The physiological differences between articulate brachiopods and filter-feeding bivalves as a factor in the evolution of marine level-bottom communities // *Paleontology*. – 1979. – Vol.22, No.1. – P. 101-134.
155. Storch V., Welsch U. Elektronenmikroskopische und enzymhistochemische Untersuchungen über Lophophor und Tentakeln von *Lingula unguis* L. (Brachiopoda). *Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere*. – 1976. – Vol.96. – P.225-237.
156. Strathmann R. Function of lateral cilia in suspension feeding of lophophorates (Brachiopoda, Phoronida, Ectoprocta) // *Marine Biology*. – 1973. – Vol.23, No.2. – P.129-136.

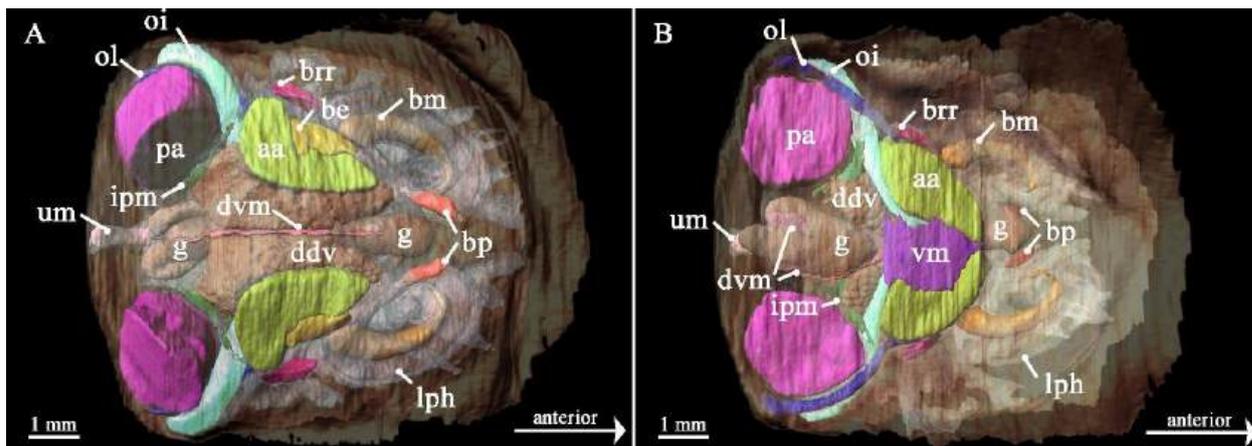
157. Stricker S.A., Reed C.G. Development of the pedicle in the articulate brachiopod *Terebratalia transversa* (Brachiopoda, Terebratulida) // Zoomorphology. – 1985. – Vol.105. – P.253-264.
158. Sun H., Smith M.R., Zeng H., Zhao F., Li G., Zhu M. Hyoliths with pedicles illuminate the origin of the brachiopod body plan // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. – 2018. – Vol.285., No. 1887. – P.1-7.
159. Temereva E.N. Organization of the coelomic system in *Phoronis australis* (Lophotrochozoa: Phoronida) and consideration of the coelom in the lophophorates // Journal of Zoology. – 2015a. – Vol.296. – P.79-94.
160. Temereva E.N. Phoronida // Schmidt-Rhaesa A., Harzsch S., Purschke G. (eds.). Structure and Evolution of Invertebrate Nervous Systems. – Oxford: Oxford University Press. – 2015b. – P.351-359.
161. Temereva E.N. Innervation of the lophophore suggests that the phoronid *Phoronis ovalis* is a link between phoronids and bryozoans // Scientific Reports. – 2017a. – Vol.7, No.14400. – P.1-16.
162. Temereva E.N. Morphology evidences the lophophorates phylogeny: brief review of studies on the lophophore innervation // Invertebrate Zoology. – 2017b. – Vol.14, No.1 – P.85-91.
163. Temereva E.N. Ultrastructural study of the coelom in brachiopod *Lingula anatina* // Journal of Morphology. – 2017c. – Vol.278, No.7. – P.997-1011.
164. Temereva E.N. First data on the organization of the nervous system in juveniles of *Novocrania anomala* (Brachiopoda, Craniiformea) // Scientific Reports. – 2020a. – Vol.10, No.9295. – P.1-15.
165. Temereva E.N. Novel data on the innervation of the lophophore in adult phoronids (Lophophorata, Phoronida) // Zoology. – 2020b. – Vol.143, No.125832. – P. 1-14.
166. Temereva E.N. First modern data on the lophophore nervous system in adult *Novocrania anomala* and a current assessment of brachiopod phylogeny // Biology. – 2022. – Vol.11, No.406. – P.1-19.

167. Temereva E.N., Kosevich I.A. The nervous system of the lophophore in the ctenostome *Amathia gracilis* provides insight into the morphology of ancestral ectoprocts and the monophyly of the lophophorates // BMC Ecology and Evolution. – 2016. – Vol.16. – P.1-24.
168. Temereva E.N., Kosevich I.A., Organization of the lophophoral nervous system in the cyclostome bryozoans confirms the relationship of the Bryozoa and Brachiozoa // Invertebrate Zoology. – 2018. – Vol.15, No.4. – P.366-372.
169. Temereva E.N., Kuzmina T.V. The first data on the innervation of the lophophore in the rhynchonelliform brachiopod *Hemithiris psittacea*: what is the ground pattern of the lophophore in lophophorates? // BMC Ecology and Evolution. – 2017. – Vol.17, No.1. – P.1-19.
170. Temereva E.N., Kuzmina T.V. The nervous system of the most complex lophophore provides new insights into the evolution of Brachiopoda // Scientific Reports. – 2021. – Vol.11, No.16192. – P.1-19.
171. Temereva E.N., Kuzmina T.V. Homology of the lophophore and its evolution within lophophorates // Invertebrate Zoology. – 2022. – Vol.19, No.4. – P.433–451.
172. Temereva E.N., Kuzmina T.V. Homology of the lophophore and its evolution within lophophorates // Invertebrate Zoology. – 2022. – Vol.19, No.4. – P.433-451.
173. Temereva E.N., Malakhov V.V. Microscopic anatomy and ultrastructure of the nervous system of *Phoronopsis harmeri* Pixell, 1912 (Lophophorata: Phoronida) // Russian Journal of Marine Biology. – 2009. – Vol.35, No.5. – P.388-404.
174. Temereva E.N., Malakhov V.V. The evidence of metamery in adult brachiopods and phoronids // Invertebrate Zoology. – 2011a. – Vol.8, No.2. – P.87-101.
175. Temereva E.N., Malakhov V.V. Organization of the epistome in *Phoronopsis harmeri* (Phoronida) and consideration of the coelomic organization in Phoronida // Zoomorphology. – 2011b. – Vol.130. – P.121-134.
176. Temereva E.N., Malakhov V.V. The lophophore innervation pattern of the inarticulate brachiopod *Lingula anatina* (Brachiopoda) supports monophyly of Lophophorata // Doklady Biological Sciences. – 2015. – Vol.464. – P.244-247.

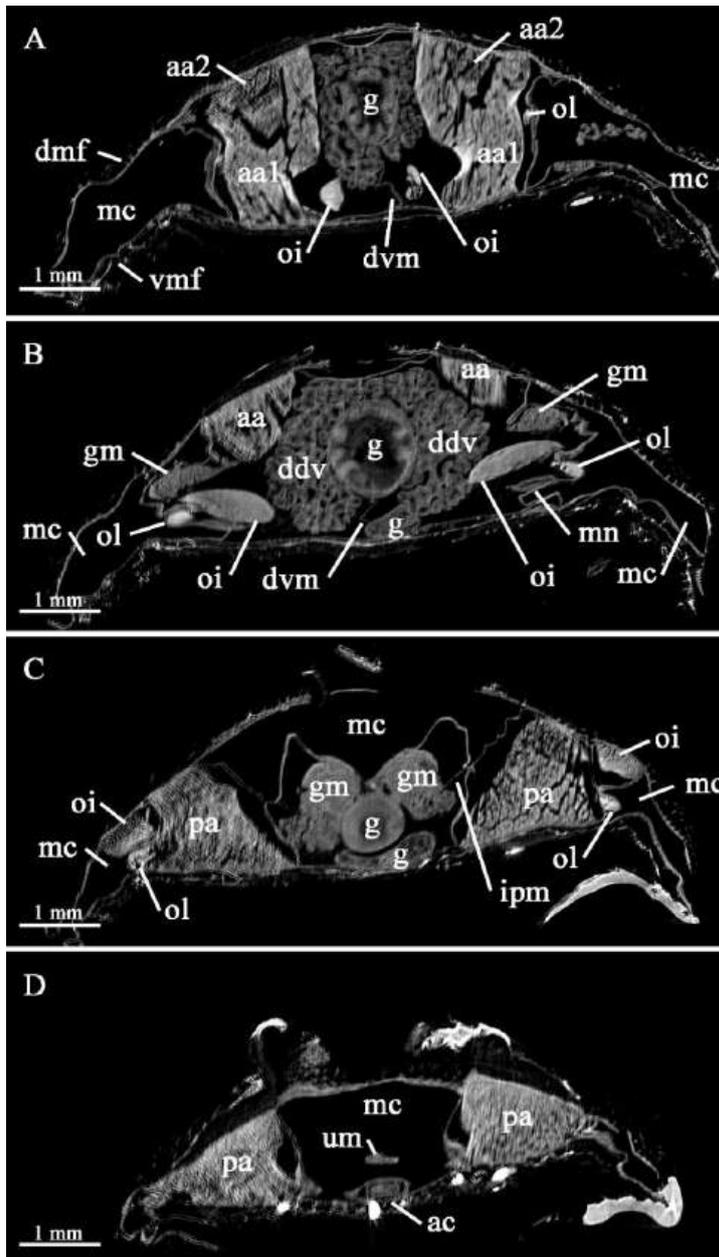
177. Temereva E.N., Tsitrin E.B. Organization and metamorphic remodeling of the nervous system in juveniles of *Phoronopsis harmeri* (Phoronida): insights into evolution of the bilaterian nervous system // *Frontiers in Zoology*. – 2014. – Vol.11, No.35. – P.1-25.
178. Temereva E.N., Tsitrin E.B. Modern data on the innervation of the lophophore in *Lingula anatina* (Brachiopoda) support the monophyly of the lophophorates // *PLoS ONE*. – 2015. – Vol.10, No.4. – P.1-29.
179. Temereva E.N., Gebruk A.A., Malakhov V.V. Demonstration of the preoral coelom in the brachiopod *Lingula anatina* with consideration of its phylogenetic significance // *Zoologischer Anzeiger*. – 2015. – Vol.256. – P. 22-27.
180. Thayer C. W. Respiration and the function of the brachiopod punctae // *Lethaia*. – 1986. – Vol.19. – P.23-31.
181. Thomson J.A. Brachiopod morphology and genera (recent and Tertiary). – New Zealand board of science and art, 1927. – 338 pp.
182. Vinther J., Nielsen C. The early Cambrian Halkieria is a mollusc // *Zoologica Scripta*. – 2005. – Vol.34. – P.81-89.
183. Weber A.V., Wanninger A., Schwaha T.F. The nervous system of *Paludicella articulata* — first evidence of a neuroepithelium in a ctenostome ectoproct // *Frontiers in Zoology*. – 2014. – Vol.11, No.89. – P.1-11.
184. Wilkens J. L. Adductor muscles of brachiopods: Activation and contraction. *Canadian Journal of Zoology*. – 1978. – Vol.56. – P.315-323.
185. Williams A. The calcareous shell of the Brachiopoda and its importance to their classification // *Biological Reviews*. – 1956. – Vol.31. – P.243-287.
186. Williams A. Differentiation and growth of the brachiopod mantle // *American Zoologist*. – 1977. – Vol.17. – P.107-120.
187. Williams, A., Wright, A.D. Shell structure of the Craniacea and other calcareous inarticulate brachiopods // *Special Papers in Palaeontology*. – 1970. – Vol.7. – P.1-51.

188. Williams A., Carlson S.J., Howard C., Brunton C., Holmer L.E., Popov L. A supra-ordinal classification of the Brachiopoda // *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. – 1996. – Vol.351. – P.1171-1193.
189. Williams A., James M.A., Emig C.C., Mackay S., Rhodes M.C. Anatomy // *Brachiopoda 1. Part H of R.L. Kaesler (ed.) Treatise on invertebrate paleontology*. – 1997a. – Geological Society of America and University of Kansas Press. – P.7-188.
190. Williams A., Brunton C.H.C., MacCinnon D.I. Morphology // *Brachiopoda 1. Part H of R.L. Kaesler (ed.) Treatise on invertebrate paleontology*. – Geological Society of America and University of Kansas Press, 1997b. – P.131-422.
191. Yatsu N. On the development of *Lingula anatina* // *Journal of the College of Science, Tokyo Imperial University*. – 1902. – Vol.17. – P.1-112.
192. Zezina O. N. Biogeography of the recent brachiopods // *Paleontological Journal*. – 2008. – Vol.42, No.8. – P.830-858.
193. Zhang Z.-F., Li G.-X., Holmer L. E., Brock G. A., Balthasar U., Skovsted C. B., Fu D.-J., Zhang X.-L., Wang H.-Z., Butler A., Zhang Z.-L., Cao C.-Q., Han J., Liu J.-N., Shu D.-G. An early Cambrian agglutinated tubular lophophorate with brachiopod characters // *Scientific Reports*. – 2014. – Vol.4., No.4682. – P.1-7.
194. Zhuravlev A.Yu., Wood R.A. Penny A.M. Ediacaran skeletal metazoan interpreted as a lophophorate // *Proceedings of the Royal Society B*. – 2015. – Vol.282, No.1818. – P.1-10.
195. Zverkov O.A., Mikhailov K.V., Isaev S.V., Rusin L.Y., Popova O.V., Logacheva M.D., Penin A.A., Moroz L.L., Panchin Y.V., Lyubetsky V.A., Aleoshin V.V. Dicyemida and Orthonectida: two stories of body plan simplification // *Frontiers in Genetics*. – 2019. – Vol.10, No.443. – P.1-21.

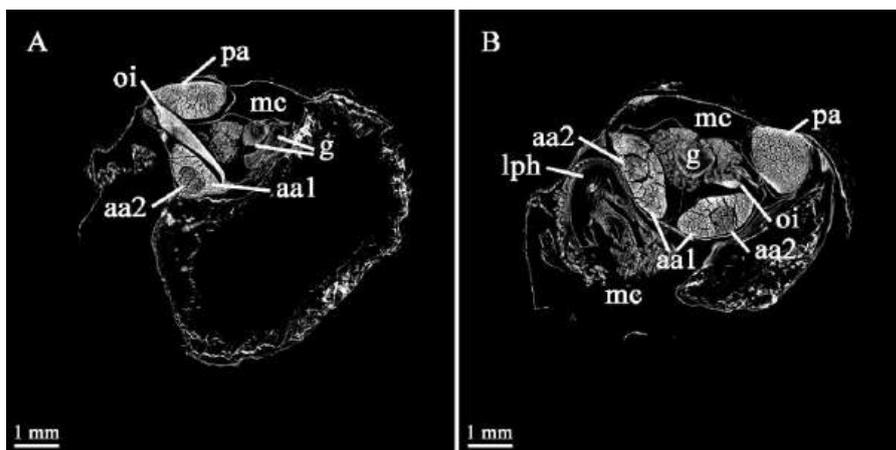
ПРИЛОЖЕНИЕ I. Дополнительные иллюстрации



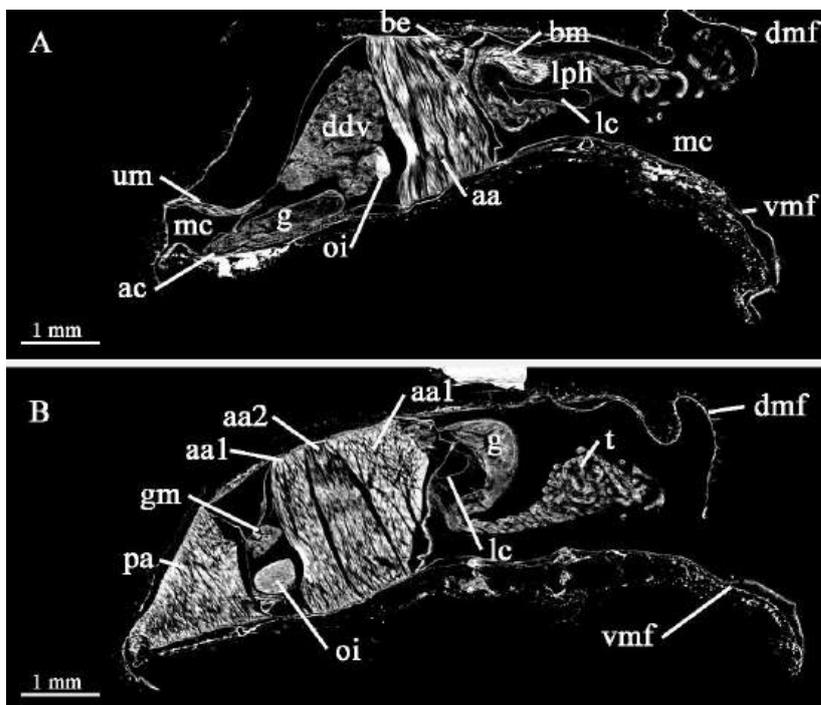
Дополнительный рисунок 1. 3D-реконструкции мышечной системы по данным компьютерной микротомографии, показаны дорсальный и вентральный листки мантии. А – вид с дорсальной стороны; В – вид с вентральной стороны. Обозначения: aa – передние аддукторы; bp – брахиальные протракторы; be – брахиальные элеваторы; bm – брахиальные мышцы; brr – «брахиальные ретракторы»; ddv – пищеварительные дивертикулы; dvm – дорсовентральный мезентерий; g – пищеварительный тракт; ipm – илеопариетальный мезентерий; lph – руки лофофора; oi – внутренние косые мышцы; ol – латеральные косые мышцы; pa – задние аддукторы; vm – вентральное возвышение соединительной ткани; um – непарная медиальная мышца.



Дополнительный рисунок 2. Поперечно-ориентированные микротомографические проекции на разных уровнях. А – срез через желудок и передние части передних аддукторов; В – срез через область пересечения косых мышц; С – срез через заднюю часть перивисцерального целома; D – срез через анальную камеру и задний непарный вырост перивисцерального целома. Обозначения: aa – передние аддукторы; aa1 – основные части передних аддукторов; aa2 – внутренние части передних аддукторов; ddv – пищеварительные дивертикулы; dmf – дорсальный листок мантии; dvm – дорсовентральный мезентерий; g – пищеварительный тракт; gm – гаметогенная ткань; ipm – илеопариетальный мезентерий; mc – мантийная полость; oi – внутренние косые мышцы; ol – латеральные косые мышцы; pa – задние аддукторы; vmf – вентральный листок мантии; um – непарная медиальная мышца.



Дополнительный рисунок 3. Фронтально-ориентированные микротомографические проекции на различных уровнях. Обозначения: aa1 – основная часть переднего аддуктора; aa2 – внутренняя часть переднего аддуктора; g – пищеварительный тракт; lph – руки лофофора; mc – мантийная полость; oi – внутренние косые мышцы; pa – задние аддукторы.



Дополнительный рисунок 4. Парасагиттально-ориентированные микротомографические проекции на различных уровнях. Обозначения: aa – передние аддукторы; aa1 – основная часть переднего аддуктора; aa2 – внутренняя часть переднего аддуктора; ac – анальная камера; be – брахиальные элеваторы; bm – брахиальные мышцы; ddv – пищеварительные дивертикулы; dmf – дорсальный листок мантии; g – пищеварительный тракт; gm – гаметогенная ткань; lc – большой брахиальный синус; mc – мантийная полость; oi – внутренние косые мышцы; pa – задние аддукторы; t – щупальца; vmf – вентральный листок мантии; um – непарная медиальная мышца.

ПРИЛОЖЕНИЕ II. Протоколы изготовления фиксаторов, красителей и других растворов

А. Изготовление фиксатора на основе глутарового альдегида

В расчёте на 10 мл фиксатора:

- 1 мл 25% глутарового альдегида;
- 2,5 мл 0.2М какодилатного буфера
- 0,5 мл 0,5% хлорида магния
- 230 мг хлорида натрия
- 6 мл воды (дистиллированной)

Б. Изготовление фиксатора на основе параформальдегида (PFA)

В расчёте на 10 мл фиксатора:

- 2 мл 4% параформальдегида
- 2,5 мл 0.2М какодилатного буфера
- 0,5 мл 0,5% хлорида магния
- 230 мг хлорида натрия
- 5 мл воды (дистиллированной)

В. Изготовление раствора ацетата уранила для контрастирования срезов

В расчёте на 50 мл 1% раствора:

- 0,5 г ацетата уранила
- довести до 50 мл 5% этанолом

Готовый раствор хранить в темноте.

Г. Изготовление раствора цитрата свинца для контрастирования срезов

В расчёте на 21 мл 0,4% раствора:

- 84 мг цитрата свинца
- 21 мл воды (дистиллированной)

Воду необходимо прокипятить в течение двадцати минут с тем, чтобы удалить примесь углекислого газа. Растворять цитрат свинца в тёплой воде (~40°C) Мешать до растворения, вместе с тем по каплям добавлять 10Н гидроксид натрия (4 г гидроксида натрия на 10 мл воды дистиллированной) до тех пор, пока раствор не станет полностью прозрачным. Через 1-2 часа проверить готовый раствор на наличие осадка.

Готовый раствор хранить в темноте, не встряхивать.

Д. Изготовление раствора ЭДТА для декальцинирования

В расчёте на 50 мл 7% раствора:

- 3,5 г динатриевой соли ЭДТА
- довести до 50 мл дистиллированной водой

После смешивания ЭДТА с водой следует в ту же ёмкость по каплям добавлять 1М гидроксид натрия, при этом интенсивно перемешивая раствор (лучше на шейкере) до тех пор, пока: а) рН не повысится до 7,2-7,4; б) ЭДТА не растворится.

Е. Изготовление жидкости Буэна

В расчёте на 52,5 мл раствора:

- 37,5 мл насыщенного водного раствора тринитрофенола
- 12,5 мл 40% формалина
- 2,5 мл уксусной кислоты (ледяной)

Ж. Изготовление краски для полутонких срезов на основе толуидинового и метиленового синего

В расчёте на 50 мл готового красителя:

- 0,5 г тетрабората натрия
- 0,5 г толуидинового синего
- 0,1 г метилинового синего
- довести до 50 мл водой (дистиллированной)

З. Изготовление фиксатора на основе тетраоксида осмия

В расчёте на 10 мл фиксатора:

- 2,5 мл 4% тетраоксида осмия
- 2,5 мл 0.2М какодилатного буфера
- 275 мг хлорида натрия
- 5 мл воды (дистиллированной)

ПРИЛОЖЕНИЕ III. Протоколы подготовки объекта

А. Заливка материала в парапласт

- 1) отмыть от фиксатора (отмывка зависит от вида фиксатора)
- 2) 30% этанол – 30 минут
- 3) 50% этанол – 30 минут
- 4) 70% этанол – 1 час (можно хранить)
- 5) 96% этанол – 10 минут
- 6) 96% этанол – 15 минут
- 7) бутанол – 10 минут
- 8) бутанол – 15 минут
- 9) ксилол – 10 минут
- 10) ксилол – 15 минут
- 11) парапласт – 3 часа (60°C)
- 12) парапласт – 12 часов (60°C)
- 13) приготовить формы для заливки
- 14) заполнить форму горячим парапластом на $\frac{1}{4}$ и быстро охладить на холодном столике
- 15) разместить и ориентировать объект в заливочной форме
- 16) заполнить форму горячим парапластом до конца (с выпуклым мениском, так как при остывании парапласт уменьшится в объёме)

Б. Проводка материала для последующей сушки в критической точке

- 1) отмыть от фиксатора (отмывка зависит от вида фиксатора)
- 2) 30% этанол – 10 минут (дважды)
- 3) 50% этанол – 10 минут (дважды)
- 4) 70% этанол – 10 минут (дважды; можно хранить)
- 5) 96% этанол – 15 минут (дважды)
- 6) смесь 96% этанола и чистого ацетона (1:1) – 15 минут
- 7) чистый ацетон – 15 минут (трижды)

В. Отмывка от фиксаторов

От глутаральдегида материал отмывается в трёх-пяти сменах 0.05М какодилатного буфера (12,5 мл 0.2М какодилатного буфера + 37,5 мл дистиллированной воды + 1,15 г хлорида натрия). Продолжительность смен возрастает в следующей последовательности: 15 минут – 30 минут – 1 час – 1 час – 12 часов).

От жидкости Буэна материал отмывается в сменах 50% этанола по 30 минут до тех пор, пока отмывочный спирт не перестанет окрашиваться в жёлтый.

От тетраоксида осмия материал отмывается в четырёх сменах дистиллированной воды по 1 часу.

Г. Фиксация глутаральдегидом

Перед фиксацией необходимо расслабление живого материала в 7% хлориде магния на фильтрованной морской воде в течение часа. Фиксация проводится в течение одной недели раствором глутаральдегида (см. Приложение III) при температуре 4°C.

Д. Постфиксация тетраоксидом осмия проводится в течение 1-2 часов при комнатной температуре.

Е. Заливка материала в эпоксидную смолу

- 1) 15% этанол – 10 минут
- 2) 30% этанол – 10 минут
- 3) 50% этанол – 10 минут
- 4) 70% этанол – 15 минут
- 5) 96% этанол – 10 минут
- 6) 96% этанол – 10 минут
- 7) смесь 96% этанола и чистого пропанола-2 – 10 минут
- 8) пропанол-2 – 10 минут
- 9) пропанол-2 – 10 минут
- 10) смесь пропанола-2 и эпоксидной смолы (3:1) – 2 часа на шейкере
- 11) смесь пропанола-2 и эпоксидной смолы (1:1) – 2 часа на шейкере
- 12) смесь пропанола-2 и эпоксидной смолы (1:3) – 4 часа на шейкере
- 13) чистая эпоксидная смола – 2 часа при комнатной температуре и 12 часов при 4°C

14) переместить материал в силиконовые формочки, залить эпоксидной смолой, сориентировать; далее выдержать при 60°C в течение 2 суток

Ж. Декальцинация в растворе ЭДТА

В течение нескольких 1-3 суток (время подбирается опытным путём при комнатной температуре, периодически сменяя раствор. Контролировать степень декальцинации по всплыванию материала или механически.

3. Окраска полутонких срезов

Окрашивать срезы раствором метиленового/толуидинового синего в течение 30-60 секунд (зависит от возраста красителя) на нагревательном столике, разогретом до 60-65°C, обращая внимание на время появления «ободка» высохшего красителя по краю капли. Затем быстро удалить излишки красителя, промыть стекло дистиллированной водой, высушить на нагревательном столике. Затем окрашивать 1% кислым фуксином в течение 5 секунд; отмывка по тому же принципу. Контролировать интенсивность окраски под микроскопом.

И. Окраска гистологических срезов гематоксилином-эозином

1. Нисходящая проводка: ксилол (3 мин) – бутанол (2 мин) – бутанол (2 мин) – 96% этанол (2 мин) – 96% этанол (2 мин) – 70% этанол (2 мин) – 50% этанол (2 мин) – 30% этанол (2 мин) – вода дист. (2 мин)

2. Окраска гематоксилином Караччи: 4-5 мин

3. Быстрое споласкивание проточной водой для дифференциации окраски (20-30 сек)

4. Восходящая проводка: 30% этанол (2 мин) – 50% этанол (2 мин) – 70% этанол (2 мин)

5. Окрашивание в 0,2% растворе эозина на 96% этаноле (40-60 секунд), контролировать интенсивность окрашивания.

6. Споласкивание в 96% спирте (30-40 сек)

6. Восходящая проводка (продолжение): 96% этанол (1 мин) – бутанол (2 мин) – бутанол (2 мин) – ксилол (2 мин)

Для ускорения процесса можно складывать стёкла со срезами «спинками» друг к другу. Без передерживания в красителях удаётся вести в проводках одновременно 18-20 стёкол.

К. Окраска гистологических срезов по методу Маллори

1. Приготовить 1% раствор кислого фуксина (на дистиллированной воде).

2. Приготовить 1% раствор фосфорно-молибденовой кислоты (на дистиллированной воде)

3. Приготовить основной красящий раствор следующего состава: 2 г оранжа G, 0,5 г анилинового синего, 2 г щавелевой кислоты на 50 мл дистиллированной воды

4. Нисходящая проводка стандартная (см. Приложение IV. И)

5. Окрашивание в кислом фуксине в течение 2 мин, споласкивание в дистиллированной воде

6. Дифференциация в растворе фосфорно-молибденовой кислоты в течение 3 мин, споласкивание в дистиллированной воде

7. Окрашивание в основном красящем растворе в течение 2 мин, споласкивание в дистиллированной воде

8. Восходящая проводка аналогично восходящей проводке после окраски гематоксилином-эозином, начиная с 96% этанола.

Л. Заключение стёкол со срезами

Покрывать предметное стекло со срезами небольшим количеством сильно разведённого на ксилоле канадского бальзама (наносить мелкими каплями, не размазывать), накрыть покровным стеклом, оставить при комнатной температуре на 4-5 дней.

Альтернативный вариант: покрывать предметное стекло монтирующей смесью «Витрогель», накрыть покровным стеклом, оставить при комнатной температуре на 2 часа.

М. Изготовление подложек для ультратонких срезов

1. Отмыть бленды в чистом ацетоне.

2. Подготовить чистые ножевые стёкла, несколько чашек Петри, фильтровальную бумагу, нарезанную на кружки по диаметру чашек, раствор формвара, стеклянные стаканы, пинцет, скальпель (или лезвие), широкую ёмкость, полностью заполненную водой, Parafilm.

3. Окунуть ножевое стекло в раствор формвара, плавно вынуть, выдержать в парах формвара в течение 30-50 секунд (зависит от концентрации формвара)

4. Подрезать формварное покрытие на стекле скальпелем или лезвием со всех сторон.

5. Плавно и аккуратно снять формварные плёнки на воду (плёнка снимается за счёт силы поверхностного натяжения воды)

6. Просмотреть получившиеся плёнки на предмет артефактов и утолщений.

7. Положить отмытые в ацетоне бленды на формварную плёнку.

8. Вырезать кусок парафильма площадью поверхности чуть больше, чем формварная плёнка, чистой стороной парафильма аккуратно снять бленды с поверхности воды (плёнки), не притапливая их

9. Положить формвар в чашку Петри, застеленную фильтровальной бумагой, блендами вверх на 8-10 часов

10. Выколоть бленды из формварной плёнки с помощью двух препаровальных иголок, сложить их в коробочку для бленд, заранее соориентировав их одинаково.

Н. Контрастирование ультратонких срезов

1. Набрать бидистиллированной воды в несколько чистых стаканов
 2. Намочить кружок из фильтровальной бумаги и положить его в чашку Петри
 3. Вырезать кусочек парафильма и положить его в ту же чашку Петри чистой стороной вверх
 4. Нанести на поверхность парафильма несколько (5-8 капель) раствора уранилацетата
 5. Положить в капли уранилацетата подложки для срезов (стороной, на которой находится формварная плёнка, вниз)
 6. Закрыть чашку Петри и поставить её в термостат, разогретый до 37°C, на 30 мин
 7. Подготовить капли цитрата свинца таким же образом, как уранилацетат; чашку Петри с цитратом свинца закрыть от света.
 7. Отмыть бленды от уранилацетата, сперва опустив их в воду, а затем быстрыми каплями воды (не струёй)
 8. Аккуратно высушить бленды фильтровальной бумагой, нарезанной в форме треугольников с острыми углами.
 9. Выложить бленды в цитрат свинца на 10 мин.
 10. Отмывка от цитрата свинца – аналогично отмывке от уранилацетата
- При контрастировании цитратом свинца необходимо следить за тем, чтобы цитрат свинца и лежащие в нём бленды как можно меньше подвергались воздействию света и углекислого газа.