



Российская Академия Наук

Е.Н. Темерева

**Синопис
мировой фауны
форонид
(Phoronida)**

Научный доклад

Москва 2017

УДК 574
ББК 28.691
Т32

ISBN 978-5-906906-14-4

© Российская академия наук, 2017
© Е.Н. Темерева, 2017

Синопис мировой фауны форонид (Phoronida)

Е.Н. Темерева

*119991, Москва, Московский государственный университет
имени М.В. Ломоносова, Биологический факультет,
каф. зоологии беспозвоночных*

Аннотация: Форониды – отдельный тип морских беспозвоночных с двухфазным жизненным циклом. Взрослые форониды – это обитатели донных сообществ, тогда как личинки – планктонные организмы. Большинство форонид имеют всеветное распространение: они обитают в арктических морях, умеренных и тропических водах. В России форониды описаны из Балтийского, Черного, Белого, Берингова, Охотского, Японского морей. В большинстве акваторий Мирового океана форониды достигают огромных численностей – 100 (и более) тысяч экз./кв.м., определяя состав донных сообществ. Такая существенная численность делает форонид важным объектом различных гидробиологических исследований. В то же время при проведении подобного рода работ форониды, как правило, не идентифицируются и не учитываются. Это связано с отсутствием в мировой литературе полного списка видов форонид и ключа для их определения. В настоящей работе впервые приведен полный список видов форонид, дан ключ для определения, а также приведено описание морфологии и биологии каждого вида. Настоящая работа является ценным руководством для зоологов, гидробиологов, экологов и может быть использована для учета биологического разнообразия и оценки продуктивности Мирового океана, в том числе морей России. В работе впервые проведен анализ таксономического разнообразия группы и предложено ее филогенетическое древо.

Введение

Форониды – это исключительно морские организмы, имеющие всеветное распространение и обнаруженные во всех акваториях Мирового океана за исключением антарктических широт. Согласно современным данным, в составе типа Phoronida насчитывается всего 15 видов (Emig, 1979; Темерева, Малахов, 1999; Темерева, 2000; Hirose et al., 2014; Temereva, Chichvarkhin, 2017; Темерева, Неклюдов, 2017). Однако результаты исследований последних нескольких лет свидетельствуют, что видовая численность форонид может быть гораздо выше. В пользу этого предположения гово-

рит существование более 40 личиночных форм форонид, видовая принадлежность которых не установлена (Temereva et al., 2016).

Большинство видов форонид могут достигать огромной численности – 100000 экз./кв.м (Emig, 1982) и даже больше (Вышкварцев и др., 1990). Как показали результаты наших исследований, в морях России обитают 9 видов форонид, которые образуют обширные поселения в акваториях Черного и Японского морей (Скарлато и др., 1967; Тарасов, 1978; Чернышев, перс. сообщ.). Из-за большой численности форониды доминируют в некоторых морских сообществах (особенно на мягких грунтах) и определяют их состав. В некоторых регионах говорят о явлении «форонидизации» – активной экспансии форонид в ранее неосвоенные места обитания. Таким образом, форониды являются видами-эдификаторами, и их изучение необходимо для проведения гидробиологических исследований и понимания функционирования морских экосистем.

Большинство форонид имеют планктотрофных личинок, которые живут в планктоне 1 – 3 месяца (Temereva, 2009). За это время они достигают большой численности и составляют значительную долю меропланктона. Многочисленность форонид и их личинок делает эту группу важной при изучении состава донных и планктонных сообществ, учете биоразнообразия и проведении различных других гидробиологических, экологических и зоологических работ.

Настоящая работа представляет собой уникальный труд, не имеющий аналогов в современной зарубежной и русскоязычной научной литературе. В состав синопсиса вошли все известные к настоящему времени виды форонид. Для всех видов составлен ключ для определения и даны дифференциальные диагнозы. Наличие ключа и дифференциальных диагнозов позволит использовать настоящую работу не только как сводку по мировой фауне форонид, но и как методическое пособие для определения видовой принадлежности тех форонид, которые чрезвычайно многочисленны в морях России.

Материал и методы

Материал

Материалом для работы послужили представители 11 видов взрослых форонид, собранных в различных акваториях Мирового океана, в том числе в морях России (табл. 1).

Табл. 1. Виды форонид, использованные в работе.

Вид	Местонахождение	Субстрат	Примечание
<i>Phoronis ovalis</i> Wright, 1856	Кандалакшский залив Белого моря	Толща раковин двустворчатого моллюска <i>Modiolus modiolus</i>	Могут поселяться в толще пустых раковин двустворчатых моллюсков, залегающих на сильном течении
	Онежский залив Белого моря	Толща раковин <i>Chlamys islandicus</i>	
	Залив Анива Охотского моря	Толща раковин <i>Crassostrea gigas</i>	
	Побережье о-ва Кунашир	Толща раковин <i>Fusitriton oregonensis</i>	
<i>Phoronis ijimai</i> Oka, 1897	Побережье о-ва Медный со стороны Берингова моря	Скальный склон	В бухте Нагаева форониды заселяют толщу раковин моллюсков, которые в свою очередь служат убежищем для раков-отшельников (<i>Pugurus middendorffii</i> – Decapoda, Crustacea). Раки во время отлива бегают по литорали, и форонидам приходится пережидать кратковременные осушения.
	Побережье о-ва Беринга со стороны Берингова моря и Тихого океана	Скальный склон	
	Восточное побережье Камчатки (губа Авача)	Скальный склон	
	Залив Анива Японского моря	Толща раковин брюхоного моллюска <i>Niveotectura pallida</i>	
	Залив Доброе начало Охотского моря (побережье о-ва Итуруп)	В толще губки (Spongia)	
	Побережье о-ва Монерон, Охотское море	На скалах в толще красной известковой водоросли <i>Lithothamnion sp.</i>	
	Бухта Нагаева Охотского моря	В толще раковины брюхоного моллюска <i>Littorina squalida</i>	
<i>Phoronis svetlanae</i> Temereva et Malakhov, 1999	Залив Восток Японского моря, мыс Пашенникова	Скальный склон	Животные обнаружены на глубине 0.5 м на сильном прибое
<i>Phoronis hippocrepia</i> Wright, 1856	Залив Анива Охотского моря	Песчаный грунт на глубине 4 м. Толща раковин <i>Crassostrea gigas</i> на глубине 2 м	<i>Phoronis hippocrepia</i> – единственный известный вид форонид, обитающий как на мягких грунтах, так и сверлящий раковины моллюсков и камни.

Синопис мировой фауны форонид (Phoronida)

Продолжение таблицы

<i>Phoronis muelleri</i> Selys-Longchamps, 1903	Татарский пролив Японского моря, Залив Анива и зал. Доброе начало Охотского моря	Песок, заиленный песок	Материал любезно предоставлен глубо- коуважаемым Ю.В. Мамкаевым
<i>Phoronis australis</i> Haswell, 1883	Залив Нянган Южно-Китайского моря	Населяют толщу трубок кишечнополо- стных животных из рода <i>Cerianthus</i>	
	Море Сулу (вблизи о-ва Палаван)		
<i>Phoronis psammophila</i> Cori, 1889	Голубая бухта, Черное море	Обнаружены на песчаном грунте на глубинах 10–41 м	
<i>Phoronis embryolabi</i> Temereva, Chichvarkhin, 2017	Бухта Тихая за- водь, зал. Восток, Японское море	Обнаружены в но- рах роющих кревет- ток <i>Nihonotrypaea</i> <i>japonica</i>	В отверстие норы, расположенном на глубине 60 см, вставляли вакуумную помпу и собирали его грунт из хода норы. Собранный из нор креветок грунт про- мывали с помощью сита (диаметр ячейек 0.2 мм)
<i>Phoronis savinkini</i> Temereva, Neklyudov, 2017	Тонкинский залив, Южно-Китайское море	Форониды обра- зовывали плотное поселение на глубине 2 м, на скальном грунте, покрытом мягким осадком тел живот- ных	Задние концы тел животных были глубоко погружены в толщу субстрата, и извлечь их не удалось. Поэтому в работе использовали только передние участки тел
<i>Phoronopsis harmeri</i> Pixell, 1912	Устье реки Ту- манная, Японское море	Песок	Животные обитают в условиях посто- янного сильного распреснения
	Кутовая часть Амурского залива Японского моря	Заиленный песок	В этой акватории животные образуют массовые поселе- ния: их численность может превышать 150000 экз/м ² , а био- масса – 7 кг/м ²
	Залив Восток Японского моря	Песок	
	Залив Пюджет Са- унд, архипелаг Сан Хуан (Тихоокеан- ское побережье Се- верной Америки)	Песок	Вид обитает на лито- рали. Во время отлива полностью прячется в толщу грунта. В свое время виды из этой популяции

Окончание таблицы

			были описаны как <i>Phoronopsis viridis</i> Hilton, 1930 из-за зеленоватой окраски щупалец и лофофора
<i>Phoronopsis malakhovi</i> Temereva, 2000	пролив Куабе между п-вом Хонлом и о-вом Лон, Южно-Китайское море	Песок	Поселение животных представляло собой широкую до 20 м полосу, тянущуюся вдоль береговой линии. Длина поселения около 150 м

Взрослые животные были обнаружены в результате разбора бентосных проб, собранных в ходе исследовательских экспедиций Института океанологии РАН, Зоологического института РАН, Тихоокеанского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (ТИНРО), Института биологии моря ДВО РАН. Пробы собирали во время драгировок и водолазных работ. Некоторые виды форонид были персонально собраны и предоставлены в распоряжение автора научными сотрудниками институтов и университетов.

Для тех видов форонид, которых не оказалось в коллекции автора, для составления синопсиса были использованы данные из литературных источников (см. ниже).

Методы

Световая микроскопия

Внешняя морфология 4 видов – *Phoronis ovalis*, *Phoronis embryolabi*, *Phoronis ijimai* и *Phoronopsis harmeri* – была исследована на живом материале. Фотографии живых форонид были сделаны при помощи цифровой камеры, установленной на стереомикроскопе Leica MZ12.5. Другие исследованные виды поступили в распоряжение автора в фиксированном виде. Как правило, фиксация проводилась 4- или 7%-ным раствором формалина на морской воде. Внешняя анатомия этих экземпляров была изучена при помощи микроскопа Leica MZ6, а фотографии сделаны цифровой фотокамерой Leica DFC 320.

Сканирующая электронная микроскопия (СЭМ)

Для подготовки материала использовали методику дегидратации в восходящих концентрациях этилового спирта и ацетоне и последующей сушки в критической точке. Подготовленный материал монтировали на столики, напыляли смесью тяжелых ме-

таллов и просматривали с помощью сканирующего электронного микроскопа CamScan S2.

Гистологическая техника и 3D реконструкции

У всех перечисленных выше видов была изучена микроскопическая анатомия, для чего применялись стандартные гистологические методы. Фиксированных животных освобождали от трубок, разрезали на небольшие кусочки, которые затем обезвоживали в спиртах возрастающей концентрации, проводили через бутыл и ксилол до парапласта. Залитый в парапласт материал был микро-томирован на ротационном микротоме Leica RM2125 на срезы толщиной 5 мкм, которые затем были окрашены гематоксилином Караччи и заключены в канадский балзам. Для точного определения видов были изготовлены полные серии поперечных срезов через головной участок тела, а также отдельные серии через передний и задний туловищный участки. Из каждого места обитания было изучено по 2–3 экземпляра для определения вида. Всего было получено около 140 серий поперечных срезов. Кроме поперечных срезов были изготовлены 3 серии сагиттальных и 2 серии фронтальных срезов переднего конца тела *Phoronopsis harmeri*. Срезы были просмотрены в световые микроскопы Olympus BX51 и Zeiss AxioPLAN 2 и сфотографированы цифровыми камерами Olympus Camedia C-4000 и AxioCam HRm (соответственно).

Полные серии срезов через головной участок тела фотографировали с шагом 10 мкм, обрабатывали в программе InfabView, выравнивали в программе Amira. Полученный стек, состоящий из 120–230 (в зависимости от размеров животного) слайдов, загружали в программу Imaris. Обозначение контуров внутренних органов проводилось вручную. Трехмерные реконструкции строили в программе Imaris.

Молекулярно-генетический анализ

Поскольку большинство изученных животных принадлежало либо уже известным видам, либо попадало в руки автора уже в фиксированном виде, то молекулярно-генетический анализ возможно было сделать только для одного нового для науки вида – *Phoronis embryolabi*, а также для уже известных видов – *Phoronopsis harmeri*, *Phoronis ijimai* и *Phoronis australis*.

Для молекулярно-генетических исследований использовали по одному животному каждого вида, которое было зафиксировано в 96%-ном этаноле и хранилось при температуре –20°C. Выделение тотальной ДНК производили на колонках Promega

Wizard SV Genomic DNA Purification Kit (Promega Corporation, Madison, WI, USA) согласно протоколу производителя с изменениями (Garlitska et al. 2012). Детальное описание методики работы, использованных праймеров, а также алгоритма анализа данных можно найти в уже опубликованных работах автора (Temereva, Neretina, 2013; Temereva et al., 2016; Темерева и др., 2016; Temereva, Chichvarkhin, 2017).

Кладистический анализ

Для кладистического анализа на основе анализа литературных источников (Selys-Longchamps, 1903; Мамкаев, 1962; Темерева, 2000, 2005, 2008; Темерева, Малахов, 1999, 2003, 2009; Ballerstedt, 2006; Emig, 1974, 1977, 1979, 1985; Grobe, 2008; Herrmann, 1997; Hirose et al., 2014; Silén, 1952, 1954, 1954a; Temereva, 2009; Temereva, Malakhov, 2012; Temereva, Neretina, 2013; Temereva, Tsitrin, 2014; Temereva, Chichvarkhin, 2017; Темерева и др., 2016), интернет-ресурсов (Emig, 2017) и собственных данных была составлена таблица признаков для всех 15 видов, изученных в работе. Всего в анализе использовали 33 признака, относящихся к морфологии взрослых особей и личинок, признаки развития и предпочитаемого субстрата. Анализ проводили в программе Nona (WinClada). Филогенетическое дерево было построено методом максимальной парсимонии по эвристическому алгоритму реассоциации деревьев (tree bisection and reconnection, TBR) (Nei, Kumar, 2000). Эвристический алгоритм «перебирает» не все возможные топологии. Однако при достаточном числе итераций вероятность нахождения правильной топологии очень высока. В данной работе использовалось 500 итераций. Для оценки достоверности деревьев используются следующие индексы: общий индекс состоятельности (Ci), общий индекс сохранения (Ri) и индекс гомоплазии (Hi). Все эти индексы показывают влияние гомоплазий (обратных и параллельных замен) на верность топологии, так как их большое число сказывается на достоверности в худшую сторону. Топология считается абсолютно достоверной при $Ci = 1$, $Ri = 1$ и $Hi = 0$ (т.е. гомоплазии отсутствуют).

Результаты

Тип *Phoronida Hatchek*, 1888 включает один класс с одноименным названием. В класс входит единственный отряд *Phoronidea Temereva ordo nov.* и одно семейство *Phoronidacea Temereva*, 2005.

Характеристика типа

Исключительно морские животные, живущие в выделяемых ими трубках. Длина тела колеблется от нескольких миллиметров до 50 см. Червеобразное тело полностью спрятано в трубку и наружу выставляется только передний конец, несущий лофофор со щупальцами. Тело подразделяется на три отдела: просома (эпистом), мезосома (лофофор со щупальцами) и метасома. Каждому отделу соответствует целомическая полость. В эпистоме залегает непарный предротовой целом (протоцель), в лофофоре и щупальцах – непарный постротовой целом (мезоцель), в туловище – парный туловищный целом (метацель). Последний подразделен системой мезентериев на камеры. Пищеварительная система имеет вид U-образно изогнутой трубки, рот и анус сближены и располагаются на переднем (верхнем) конце тела. Имеется кольцевая и продольная мускулатура. Последняя образует отдельные продольные ленты. Имеется сложноорганизованная, замкнутая кровеносная система. Дыхательная система отсутствует, газообмен осуществляется в щупальцах. Выделительная система организована по типу нефромиксиев, одна пара которых располагается на границе между щупальцевым и туловищным целомами. Нервная система устроена по типу индраэпидермального нервного плексуса, концентрация нейронов наблюдается на морфологически спинной стороне тела, между ртом и анусом (дорсальное нервное сплетение), а также в основании щупалец (кольцевое или воротничковое нервное сплетение). Имеются одно или два гигантских нервных волокна, которые проходят вдоль латеральных сторон тела. Гонады развиваются в туловищном целоме, на слепых кровеносных капиллярах. Есть раздельнополые и гермафродитные виды. Имеются дополнительные железы (нидаментальные железы и лофофоральные органы), расположенные в кроне щупалец и служащие для формирования эмбриональных скоплений и сперматофоров, соответственно. Оплодотворение наружно-внутреннее. Нерест происходит уже оплодотворенными яйцами. Эмбриональное развитие протекает в толще воды или в эмбриональных скоплениях. Планктотрофная личинка – актинотроха – имеется практически у всех видов, за исключением одного. Превращение личинки во взрослое животное происходит в течение 15 – 20 минут, в процессе катастрофического метаморфоза. Поселяются на мягких грунтах, а также сверлят раковины моллюсков и камни. Встречаются практически во всех морях и океанах, в тропических, субтропических, умеренных и арктических широтах, на глубинах от литорали до 500 метров.

Четкие диагностические характеристики можно выделить лишь для нескольких представителей типа (см. ниже).

Семейство **Phoronidae** Temereva, 2005

Типовой род: *Phoronis* Wright, 1856.

Описание. См. характеристику типа.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ

- 1(2). Воротничок (эпидермальная складка в основании щупалец) отсутствует.....*Phoronis*
 2(1). Воротничок (эпидермальная складка в основании щупалец) имеется.....*Phoronopsis*

Род *Phoronis* Wright, 1856

Типовой вид: *Phoronis muelleri* Selys-Lonchamps, 1903.

Максимальная длина тела – до 200 мм. Наиболее типичен подковообразный лофофор, но также встречаются виды с овальным и спиральным лофофорами, а также с переходными формами лофофора. Максимальное число щупалец – 200. Имеются виды, у которых в туловищном целоме отсутствуют один (*P. muelleri*) или два (*P. ovalis*) латеральных мезентерия. Воротничок отсутствует. У большинства видов канал нефридия образован только одной ветвью. У трех видов имеются восходящая и нисходящая ветви. Имеются одна или у большинства видов две воронки метанефридия. У большинства видов (обитающие в толще твердого субстрата) продольная мускулатура кустистого типа. Есть виды с перьевидным и особым «паллидным» типами продольной мускулатуры. Максимальное число лент продольной мускулатуры 80, преимущественно 30–50. У большинства видов имеются два гигантских нервных волокна, как правило, небольшого диаметра. Преимущественно гермафродиты, род включает два раздельнополых вида. Большинство видов поселяется в толще твердого субстрата – камней, домиков ракообразных и раковин моллюсков. Один вид поселяется в толще трубок коралловых полипов семейства *Seriantharia*. Три вида обитают на мягких грунтах. Характерной чертой строения личинок, принадлежащих представителям рода, является отсутствие цилиндрического предротового целома в преоральной лопасти, под апикальным органом.

К роду *Phoronis* относятся 10 видов.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА *PHORONIS*

- 1(4). Тело резко подразделено на участки кольцевыми сфинктерами.....2
- 2(3). Полость туловищного целома заполнена развивающимися эмбрионами и личинками, нефридий с особой дистальной камерой*P. embryolabi*
- 3(2). Развивающихся эмбрионов в туловищном целоме нет, дистальная камера нефридия отсутствует*P. pallida*
- 4(1). Выраженные кольцевые сфинктеры отсутствуют, границы между имеющимися участками тела сглажены5
- 5(6). Имеется преоральная зона роста щупалец: медиальные преоральные щупальца значительно короче латеральных.....*P. muelleri*
- 6(5). Преоральная зона роста отсутствует, медиальные и латеральные щупальца имеют одинаковую длину.....7
- 7(8). Латеральные мезентерии в туловищном целоме всегда отсутствуют.....*P. ovalis*
- 8(7). Латеральные мезентерии в туловищном целоме всегда имеются.....9
- 9(10). Вид обитает в толще трубок коралловых полипов из отряда Sclerantharia.....*P. australis*
- 10(9). Местообитание вида иное.....11
- 11(14). Вид обитает на мягких грунтах.....12
- 12(15). Продольная мускулатура кустистого типа.....
.....*P. hippocrepi*
- 13(12). Продольная мускулатура перьевидного типа.....
.....*P. psammophila*
- 14(11). Вид сверлит раковины моллюсков, домики ракообразных и камни.....15
- 15(16). Имеется только одна воронка метанефридия.....
.....*P. svetlanae*
- 16(15). Метанефридий с двумя воронками.....17
- 17(20). В кроне щупалец имеются крупные лофофоральные органы, лофофор подковообразный.....18
- 18(19). Колено метанефридия сильно изогнуто так, что образует две горизонтальные расположенные одна над другой камеры.....*P. hippocrepi*
- 19(18). Колено метанефридия изогнуто не сильно и не образует горизонтальных камер.....*P. ijimai*

20(17). Лофофоральные органы в кроне щупалец отсутствуют; лофофор спиральный.....*P. savinkini*

Phoronis embryolabi Temereva, Chichvarkhin, 2017

Temereva, Chichvarkhin, 2017: 65–84; Темерева, Малахов, 2016: 362–364; Temereva, 2017: 171–189.

В морях России впервые обнаружен в 2015 году, в бухте Тихая заводь, в зал. Восток Японского моря.

Описание. Животные обитают в трубках, инкрустированных частицами песка (рис. 1А). Органический материал трубки образует замкнутый мешочек на заднем конце трубки и пучок из отдельных волокон – на переднем открытом конце (рис. 1Б, В). Длина трубки составляет 19–20 мм. Длина мягкого тела вдвое меньше длины трубки и составляет 9–10 мм. Тело резко подразделено на участки: лофофор со щупальцами, головной отдел, медиальный сфинктер и задний туловищный участок (рис. 1Г, Д). Лофофор подковообразный, несет 80–90 щупалец, длина которых достигает 1.2 мм. В кроне щупалец отчетливо видны крупные лофофоральные органы (рис. 1Е). Головной отдел имеет длину около 1 мм и несет выраженный анальный бугорок (рис. 1Г). Между головным отделом и медиальным сфинктером имеется резкая узкая борозда, которой соответствует мощный слой кольцевых мышц с внутренней стороны стенки тела (рис. 2А-В). Длина медиального сфинктера 0.7 мм; этот участок тела характеризуется плотными толстыми покровами, что связано с наличием здесь толстого слоя мускулатуры (рис. 2Г). Задний участок тела самый длинный – 5 мм и подразделен на два участка, различающихся толщиной покровов: передний и задний. Задний участок характеризуется тонкими покровами, через которые просвечивают кровеносные сосуды и развивающиеся здесь многочисленные эмбрионы и личинки (рис. 1Д). Амбула как выраженный терминальный участок тела, способный существенно менять свой диаметр, отсутствует.

Продольная мускулатура в головном участке тела и медиальном сфинктере формирует группы (пучки). Мышечная формула в головном участке тела имеет следующий вид:

$$\begin{array}{c|c} 5-6 & 5 \\ \hline 4 & 4-4 \end{array}$$

В медиальном сфинктере высота мышечных пучков удваивается (рис. 2Г), а число мышечных пучков возрастает, и мышечная формула имеет вид:

$$\frac{10}{8} \mid \frac{10}{8}$$

В передней части заднего участка тела мышечная формула не меняется, но мышечные клетки организованы по типичному для форонид перьевидному типу (рис. 2Д).

Метанефридии с двумя ресничными воронками: анальная большая, оральная маленькая (рис. 3А-Г). От анальной воронки вниз тянется длинная ресничная лопасть (рис. 3В). Выделительный канал образован нисходящей и восходящей частями и дистальной камерой (рис. 3Б), которая открывается протяженным нефридиопором с дорсо-латеральных сторон, под щупальцами. Дистальная камера представляет собой крупное расширение восходящей ветви, связанное с ней узким каналом. Имеется только левое гигантское волокно, диаметр которого не превышает 25 мкм.

Вид: гермафродит. Особенностью развития является вынашивание эмбрионов в полости туловищного целома материнского организма до стадии молодой личинки (рис. 2Е, Ж). Нерест происходит полностью сформированными личинками.

Диагноз. Уникальной чертой вида является его тип развития – живорождение личинок. Определительным морфологическим признаком можно считать наличие дистальной камеры восходящей ветви метанефридия.

Распространение. В настоящее время обнаружен только в заливе Восток Японского моря.

Сведения по биологии. Вид живет как комменсал в норах роющих креветок *Nihonotrypaea japonica*. В типовом месте обитания креветки этого вида роют норы на песчаных отмелях бухты Тихая заводь, в которую впадают две крупные реки. Отверстия нор креветок находятся на глубине 50–60 см под водой и хорошо различимы с поверхности.

Phoronis pallida Silen, 1952

Marsden, 1959: 96; Emig, 1979: 42–43; Emig, 1982: 46–47; Zimmer, 1987: 483–484; Viétiez et al., 1987: 129–133; Bailey-Brock, Emig, 2000: 124; Emig et al., 2005: 19–54, 180–186, 223–224;

В морях России не обнаружен.

Наиболее подробное описание содержится в работе Силена (Silen, 1952). Генерализованное описание с учетом данных других исследователей приведено ниже.

Описание. Длина тела в большинстве случаев не превышает 25 мм (Silen, 1952), однако может достигать 140 мм (Bailey-Brock, Emig, 2000). Диаметр тела колеблется от 0.3 до 1 мм (Bailey-Brock, Emig, 2000). Метасома подразделена на 6 зон тремя мощными кольцевыми сфинктерами (Silen, 1952, fig. 38) (см. главу 3.1) (рис. 4А). Цвет тела живых животных розово-желтый. Число щупалец 50–140. Наименьшее число щупалец отмечено у особей, обнаруженных в Пойнт Ричмонде (Point Richmond, Тихоокеанское побережье Северной Америки) (Marsden, 1959), и у юго-восточного побережья Австралии (Port Phillip Bay) (Emig et al., 1977). По мнению большинства исследователей, лофофор подковообразный. Силен (Silen, 1952, p. 98) характеризует его как «простой подковообразный» тип, однако исходя из приведенного рисунка (Silen, 1952, fig. 7), можно сделать вывод, что лофофор скорее овального типа. Продольная мускулатура особого «паллидного» типа (Silen, 1952), однако в последнее время ее рассматривают как разновидность перьевидного типа (Bailey-Brock, Emig, 2000) (рис. 4Б, В). Считается, что это единственный вид форонид, для всех представителей которого характерно одно и то же число лент продольной мускулатуры (Emig, 1979):

$$\begin{array}{c|c} 5-6 & 5 \\ \hline 4 & 4-4 \end{array}$$

Однако Силен (Silen, 1952, p. 109) отмечает, что число лент продольной мускулатуры может быть разным в разных зонах метасомы. Так, например, максимальное их число насчитывается в зоне 2, где мышечная формула имеет следующий вид:

$$\begin{array}{c|c} 10 & 10 \\ \hline 8 & 8 \end{array}$$

Метанефридий с двумя целомическими воронками: анальная больше, чем оральная (рис. 4Г). От анальной воронки тянется вниз, вдоль латерального мезентерия длинная лопасть. Канал нефридия образован восходящей и нисходящей ветвями, которые имеют примерно одинаковую длину. Имеется только левое гигантское нервное волокно, диаметр которого составляет

10–20 мкм. Гермафродитный вид с возможным поочередным созреванием мужских и женских половых клеток (Zimmer, 1987). В период размножения развиваются крупные железистые лофофоральные органы (Silen, 1952; Zimmer, 1967).

Имеется планктотрофная личинка *Actinotrocha pallida* Schneider, 1862.

Диагноз. Наиболее значимым определительным признаком вида можно считать строение туловища – его подразделение на зоны тремя мощными поперечными сфинктерами.

Распространение. Тропическо-низкобореальный вид (см. Карта 1). В Тихом океане обитает у северного побережья США (вблизи Сан-Франциско, зал. Пьюджет Саунд), Гавайских о-вов, Японии (о-в Сикоку), Австралии (Басов пролив). В Атлантическом океане обнаружен в Северном море (побережье Швеции, Норвегии, Дании, Франции), в Бискайском зал. (побережье Испании), в Средиземном море (побережье Марокко). В Индийском океане обнаружен только у юго-западного побережья о-ва Мадагаскар.

Сведения по биологии. Поселяется на мягких грунтах с мелким песком и песком с глиной. Обитает на глубинах от 0 до 25 м, предпочитая горизонт 1–14 м. Часто достигают высокой плотности поселений – до 74000 экз./м² (Emig, 1982). Вдоль северного побережья США (в том числе на о-вах архипелага Сан-Хуан) этот вид живет как облигатный комменсал в норах роющих креветок из родов *Upogebia* и *Callinassa* (Zimmer, 1987; Santagata, 2002). Креветки роют норы на литорали на глубину 60–90 см, в просвет этих нор форониды выставляют щупальца лофофора.

Phoronis muelleri Selys-Longchamps, 1903

Selys-Longchamps, 1903: 4–35; Selys-Longchamps, 1907: 20–47; Meek, 1917: 37–42; Silen, 1952: 97–108; Мамкаев, 1962: 220–228; Эмиг, 1984: 65–66; Emig, 1979: 36–39; 2004; Bailey-Brock, Emig, 2000: 123; Emig et al., 2000: 79–81.

В морях России впервые обнаружен в ходе Курило-Сахалинской экспедиции Зоологического института АН СССР и Тихоокеанского НИИ рыбного хозяйства и океанографии (ТИНРО) 1947–1949 гг., и описан благодаря работе Юрия Викторовича Мамкаева (1962). Экземпляры, найденные в ходе экспедиции, не имеют каких-либо особенных морфологических и анатомических черт и вполне подходят под описание, приведенное ниже и составлен-

ное на основании литературных данных (см. табл.).

Описание. Длина тела 20–160 мм, но у большинства особей составляет 30–60 мм. Диаметр тела от 0.2–0.3 мм на переднем конце тела до 0.8–1 мм на заднем конце. Цвет живых животных желтоватый, красноватый или розовый. Число щупалец не превышает 100, у большинства особей составляет 40–60. Длина щупалец 1–2 мм, при этом латеральные щупальца длиннее оральных, поскольку с оральной стороны тела имеется дополнительная зона закладки новых щупалец (рис. 5А). Лофофор подковообразный или переходный между подковообразным и спиральным. Туловищный целом характеризуется отсутствием левого латерального мезентерия (на формулах он показан пунктиром). Продольная мускулатура перьевидного типа. Максимальное число лент продольной мускулатуры – 37. Мышечная формула имеет следующий вид:

$$\frac{5-13}{2-6} \quad \Bigg| \quad \frac{5-12}{3-6}$$

Метанефридий имеет только одну небольшую целомическую воронку (рис. 5Б). Канал нефридия образован короткой нисходящей ветвью и более длинной восходящей. Имеется только левое гигантское нервное волокно, диаметр которого составляет 7–40 мкм. Раздельнополый вид. У самцов в период размножения обнаруживаются крупные железистые лофофоральные органы.

Имеется планктотрофная личинка *Actinotrocha branchiata* Müller, 1846.

Признак Место находки, автор и год публикации	Длина тела (мм)	Число щупалец	Тип лофофора	Тип лофофора
Северное море (о-ва Гельголанд) (Selys-Longchamps, 1904)	40–60	50–60	подковообразный	$\frac{9-10}{3} \Bigg \frac{8}{3}$
Побережье о-ва Сахалин (Мамкаев, 1962)	20–50	40	«простой подковообразный»	$\frac{8-9}{4} \Bigg \frac{9}{4}$
Побережье Британии и прилегающие воды (Emig, 1979)	50–120	40–98	«подковообразный со слегка загнутыми медиальными концами», т.е. переходный между подковообразным и спиральным	$\frac{5-13}{2-6} \Bigg \frac{5-11}{3-6}$

Желтое море (Эмиг, 1984)	160	50–100	подковообразный	$\frac{8-10}{3-5}$ $\frac{10-12}{4-5}$
Побережье Гавайских о-вов (Bailey-Brock, Emig, 2000)	120	до 100	переходный между подковообразным и спиральным	$\frac{58-11}{3-6}$ $\frac{5-12}{3-5}$

Диагноз. Характерными признаками вида, отличающими его от других представителей рода, являются наличие оральной зоны закладки щупалец и отсутствие левого латерального мезентерия.

Распространение. Тропическо-низкобореальный вид (см. Карта 2). В Тихом океане отмечен у берегов Австралии (зал. Моретон), Гавайских островов, о. Новая Каледония, у побережья Панамы и Перу, в Желтом, Японском (Татарский пролив: 46° – 50° с.ш.) и Охотском (зал. Анива, зал. Терпения, у мыса Нахо (у побережья Японии) морях, в Южно-Курильском проливе. В Атлантическом океане найден у побережья США (п-ов Флорида, зал. Святого Лаврентия), Мексики (Мексиканский залив), у Азорских островов, у берегов Испании, в Бискайском заливе, в проливе Ла-Манш, в Северном и Средиземном морях. В Индийском океане обитает у о-ва Мадагаскар и Коморских о-вов.

Сведения по биологии. Обитает на песчаных, илистых, илисто-песчаных грунтах, предпочитая грунт с высоким содержанием органического вещества. Распространен на глубинах от 1 до 390 м, предпочитает горизонт 15–30 м. В Японском море обнаружен в Татарском проливе: встречается на глубинах 16.5–140 м с максимальной плотностью поселения на глубинах 50–100 м. Часто образует сообщества с другим видом форонид *Phoronis psammophila*.

***Phoronis ovalis* Wright, 1856**

Wright, 1856: 165–166; Harmer, 1917: 118–142; Meek, 1917: 34–37; Emig, 1979: 28–31; Silen, 1952: 97–99; Темерева и др., 2000: 523–525; Bailey-Brock, Emig, 2000: 120–122; 2004.

Представители вида, описанные из разных акваторий Мирового океана, имеют некоторые различия морфологических и анатомических признаков. Как видно из приведенной ниже таблицы, существуют значительные вариации размеров тела, числа щупалец и лент продольной мускулатуры у представителей этого вида.

Так же имеются разные сведения и о строении некоторых других систем органов.

Признак Место находки, автор и год публикации	Длина тела (мм)	Диаметр тела (мм)	Число щупалец	Длина щупалец (мм)	Мышечная формула	Min/max число лент продольной мускулатуры
Побережье Бразилии вблизи Рио-де-Жанейро (Marcus, 1949)			22			
Побережье Норвегии (Lönnö, 1953)	25–90	–	15–27	0.4–1.2	14 13 20 17 21 18	27/39
Тихоокеанское побережье Северной Америки, зал. Пьюджет Саунд (Marsden, 1959)	4–10	–	18–22	–	24 36	70/72
Побережье Гавайских островов (Bailey-Brock, Emig, 2000)	–	–	–	–	8 8	14/16
Белое море (Темерева и др., 2000)	4	0.2	21–23	0.42–0.47	14 15	29/32
Охотское море, зал. Анива (собственные данные)	10–12	0.1	40–50	0.7	–	–
Охотское море, Южно- Курильский пролив (собственные данные)	3–4	0.3	30	0.3–0.4	13 17	27/34

1. Все исследователи придерживаются мнения, что представители вида *P. ovalis* обладают только овальным типом лофофора. Однако, по нашим данным, некоторые представители этого вида (например, обнаруженные в зал. Анива) имеют более сложноустроенный лофофор – переходный между овальным и подковообразным.

2. Впервые описанный Маркусом (Marcus, 1949) так называемый «добавочный» кровеносный сосуд, проходящий вдоль оральной стороны небольшого участка метасомы (непосредственно под щупальцами), обнаруживают у представителей этого вида большинство исследователей. Однако, согласно исследованиям Марсден (Marsden, 1959), у особей из зал. Пьюджет Саунд такой сосуд не обнаруживается. Другой исследователь (Lönnö, 1953) в своей работе отмечает, что у некоторых исследованных им особей этого вида третий кровеносный сосуд чрезвычайно трудно обнаружить, однако при тщательнейшем изучении гистологических срезов его все же удается найти.

3. Наиболее непонятным вопросом анатомического строения *P. ovalis* является организация его половой системы. В литературе высказываются несколько соображений по этому вопросу. Так, Силен (Silen, 1952) придерживается мнения, что особи *P. ovalis* – одновременные гермафродиты. Однако по другим данным, половые продукты в особях этого вида обнаруживаются в разное время года: мужские – в мае, женские – в июле (Marcus, 1949) или мужские – в июле, женские – в сентябре (Marsden, 1959). Результаты этих исследований позволили Эмигу (Emig, 2008) предположить, что *P. ovalis* – раздельнополый вид. Наши данные отчасти подтверждают результаты исследований Маркуса (Marcus, 1949) и Марсдена (Marsden, 1959): у представителей вида, обнаруженных в Кандалакшском зал. Белого моря, крупные ооциты обнаруживаются в полости тела в августе (рис. 3Б). В этот же сезон года мужские половые продукты на гистологических срезах не диагностируются.

В морях России впервые обнаружен автором работы. Обитает в Кандалакшском заливе Белого моря, где был обнаружен в проливе между о-ми Великий и Малый Еремеевский, в толще створок *Modiolus modiolus* (Myltilida) на глубине 2–4 м. В Онежском заливе Белого моря представители вида обнаружены вблизи Соловецких о-ов, к юго-западу от гавани Благополучия (Темерева и др., 2000). Здесь *P. ovalis* обитает в толще створок *Chlamys islandicus* (Pectinida) на глубинах 0.5–4 м (рис. 4А). Представители вида обнаружены в Охотском море, в зал. Анива (в створках *Crassostrea gigas*) и вблизи о-ва Кунашир (44°00'с.ш.; 146°25'в.д.) (в толще створок *Fusitriton oregonensis*).

Представители вида, обнаруживаемые в морях России, имеют максимальные размеры тела до 12 мм, обычно – 3–4 мм. У некоторых особей (например, обнаруженных в Кандалакшском зал. Белого моря) имеется особый участок тела, представляющий собой небольшое вздутие метасомы под щупальцами, характеризующиеся прозрачными покровами (рис. 3В). В фиксированном состоянии на эпидермисе обнаруживаются многочисленные белые пятна, возможно, это крупные железистые клетки. Лофофор у особей с длиной тела 12 мм переходный между овальным и подковообразным. В большинстве случаев лофофор овальный (рис. 4Б). Наибольшее число щупалец насчитывается также у крупных особей с более сложноустроенным лофофором – до 50. Обычно их число составляет 20–30 (рис. 4В, П-5А). Латераль-

ные мезентерии всегда отсутствуют и мышечная формула имеет следующий вид:

13–14 | 15–17

Имеется правый латеральный сосуд, который легко обнаруживается на поперечных срезах через передний туловищный участок тела (рис. 5Б). Метанефридии с одной воронкой и только восходящей ветвью канала, который открывается нефридиопором на анальной папилле рядом с анусом. Гигантские нервные волокна отсутствуют. Гонады созревают либо с большим интервалом, либо вид раздельнополюй. В августе у особей из Кандалакшского залива в полости тела обнаруживаются крупные ооциты. У некоторых особей вблизи заднего конца тела можно обнаружить одно боковое выпячивание, куда заходит кишечник (рис. 3А).

Исходя из анализа литературных данных и результатов наших собственных исследований, мы считаем необходимым уточнить существующее описание вида (Bailey-Brock, Emig, 2000; Emig, 2008).

Описание. Длина тела 3–90 мм, обычно не более 3–5 мм. Диаметр тела – 0.1–0.3 мм. Живые животные имеют прозрачные покровы, слегка беловатого или желтоватого цвета. Лофофор, как правило, овальный, реже встречается более сложно устроенный тип – переходный между овальным и подковообразным. В большинстве случаев число щупалец составляет 15–30, реже – 40–50. Длина щупалец 0.3–1.2 мм, обычно – 0.4–0.5 мм. Метасома подразделена на два участка, мускульный передний и тонкостенный задний. Встречаются представители, у которых под щупальцами метасома образует небольшой расширенный тонкостенный участок. Латеральные мезентерии всегда отсутствуют. Продольная мускулатура кустистого типа, мышечная формула имеет следующий вид:

13–24 | 8–36

Каждый нефридий открывается в полость тела единственной воронкой (рис. 5В). Выделительный канал образован только восходящей ветвью, которая открывается нефридиопором на анальной папилле рядом с анусом. Гигантские нервные волокна на гистологических срезах не обнаруживаются. Особи либо раздельнополюе, либо гермафродиты с ярко выраженной периодичностью созревания гонад. Лофофоральные органы и нидаментальные железы отсутствуют. Личинка не питается, ползает по субстрату, живет 2–3 дня.

Диагноз. Наиболее достоверными определительными признаками вида следует считать отсутствие латеральных мезентериев и наличие правого латерального кровеносного сосуда на большем протяжении тела.

Распространение. Бореальный вид (см. Карта 3). В Тихом океане известен у берегов Новой Зеландии, Канады (о. Ванкувер), Курильских островов (44°00' с. ш., 146°25' в. д.), в Охотском море (зал. Анива). В Атлантическом океане известен у берегов США (п-ов Флорида, в Ирландском и Северном морях (побережье Англии, Норвегии, Германии), в Средиземном море (Лионский залив). Обнаружен в Северном Ледовитом океане (Белое море: Кандалакшский и Онежский заливы).

Сведения по биологии. Сверлящий вид, поселяется в толще раковин различных моллюсков (*Pododesmus*, *Hinnites*, *Modiolus modiolus*, *Chlamys islandicus*, *Crassostrea gigas*, *Fusitriton*), в толще домика баянусов (*Balanus nubilus*), в толще камней, известковых водорослей *Littotamnion*. Обитает на глубинах от 0 до 50 м, предпочитая горизонт 20–50 м (Emig, 1977, 1982). Среди сверлящих видов форонид достигает наибольшей плотности поселений – до 150 экз./м² (Emig, 1982).

Для *P. ovalis* известно бесполое размножение. Согласно литературным данным, оно может происходить как путем поперечного деления (Harmer, 1917), так и путем почкования (Marcus, 1949; Marsden, 1959).

Для представителей вида характерны самые крупные среди всех форонид яйца: их диаметр достигает 125 мкм. Число яиц не превосходит 20. У *Ph. ovalis* нерест происходит одномоментно. Оплодотворенные яйцеклетки попадают в трубку взрослого животного, откуда спустя 4–5 дней на стадии гастрюлы попадают в воду и падают на субстрат (обычно, это та же раковина, где живет и взрослая особь). Затем в течение последующих 7 дней формируется ползающая личинка (Silen, 1954b; Grobe, Bartolomaeus, 2007). Метаморфоз и формирование взрослой особи происходит через 12–13 дней после нереста.

Phoronis australis Haswell, 1883

Phoronis australis Haswell, 1883: 606–608; Emig, 1971: 508–5012; Emig, 1979: 47.

Phoronis buskii McIntosh, 1888: 1–27; Emig, 2008

В морях России не обнаружен.

Представители вида демонстрируют небольшие расхождения по морфологическим и анатомическим признакам. Тем не менее представители, обнаруженные нами в Южно-Китайском море и море Сулу (вблизи о-ва Палаван) имеют некоторые отличия от существующего описания вида (см. таблицу). Генерализованное описание с учетом наших собственных данных приведено ниже.

Описание. Длина тела 30–200 мм, у большинства особей составляет 30–40 мм. Диаметр тела 0.1–6 мм. Характерна темная (кирпично-красная или коричневая) окраска проксимальных концов щупалец внутреннего ряда, области анального бугра и лофофоральной вогнутости. Для некоторых представителей характерна темная пигментация дистальных концов щупалец. Число щупалец 190–1600, их длина 3–16 мм. Лофофор спиральный с 1–3.5 оборотами (рис. 8А). Продольная мускулатура кустистого типа (рис. 8Б). Максимальное число лент продольной мускулатуры 61, минимальное – 87 (Emig et al., 1977). Мышечная формула имеет следующий вид:

$$\frac{20-28 \mid 19-27}{14-15 \mid 8-17}$$

Метанефридий с двумя воронками: маленькая оральная и большая анальная, от которой отходит длинная анальная лопасть (рис. 5В). Имеется только восходящая ветвь канала нефридия (рис. 8В). Имеются левое и правое гигантские волокна диаметром 5–13 и 3–13 мкм, соответственно. По нашим данным на некоторых срезах правое гигантское волокно не обнаруживается. Гермафродитный вид, яйцеклетки развиваются с анальной стороны левого латерального сосуда, спермии – с оральной стороны того же сосуда. Имеются небольшие лофофоральные органы и нидаментальные железы «В» типа (рис. 9А). Эмбрионы вынашивает в парных скоплениях в кроне щупалец (рис. 9Б).

Личинка имеет выраженную пигментацию эпидермиса орального поля (Темерева и др., 2016).

Диагноз. Характерной чертой вида, отличающей его от других представителей рода, является его местообитание: *P. australis* – единственный вид форонид, поселяющийся в толще трубок цериантарий (рис. 9Б) (см. ниже).

Синопис мировой фауны форонид (Phoronida)

Признак Место находки, автор и год публикации	Длина тела (мм)	Диаметр тела (мм)	Число щупалец	Длина щупалец (мм)	Лофофор
Юго-восточное побережье Австралии (Wreck Bay, Port Jackson) (Emig et al., 1977)	50–200	2–6	600–1600	5–16	спиральный с 2.5–3.5 оборотами
Море Сулу (вблизи о-ва Палаван) (собственные данные)	40–43	0.1	190–430	3	спиральный с 1.5 оборотами
Южно-Китайское море (зал. Ньячанг) (собственные данные)	30	2	800	4	спиральный с 1–1.5 оборотами

Распространение. Тропическо-субтропический вид (см. Карта 4). Самая северная точка распространения – 45° с.ш. (Адриатическое море), самая южная – около 30° ю.ш. (западное побережье Австралии, мыс Натуралиста). В Тихом океане обнаружен в Корейском проливе (у берегов о-ва Кюсю и Корейского п-ова), в Тайваньском проливе, в Южно-Китайском море (зал. Ньячанг, Сиамский зал.), в море Сулу (вблизи о-ва Палаван), в Филиппинском море (у побережья Филиппинских о-вов), у восточного побережья Австралии (вблизи Гладстона и Ньюкасла). В Атлантическом океане обнаружен в Средиземном море (у побережья Ливана, в Эгейском и Адриатическом морях, в лионском зал., вдоль всего южного побережья Пиренейского п-ова, у побережья Марокко), у побережья Канарских о-вов, о-вов Зеленого мыса, у о-ва Сан-Томе. В Индийском океане известен из Красного моря (Иордания), обнаружен вблизи юго-восточного побережья Африки (вблизи г. Мапуту), у западного побережья о-ва Мадагаскар (вблизи г. Хадзанга и Тулиара), в Аравийском море (Камбейский зал.), в Бенгальском зал. (у юго-восточного побережья п-ова Индостан), у юго-западного побережья Австралии (мыс Натуралиста).

Сведения по биологии. Обитает исключительно в толще волокнистых трубок кишечнополостных животных из отряда Seriantharia (рис. 9Б). Как правило, обнаруживаются в трубках цериантарий из рода *Cerianthus*, существует лишь одно сообщение о находке *P. australis* в трубках представителей другого рода цериантарий: *Pachycerianthus* (McMurrich, 1910). Не является облигатным комменсалом и обнаруживается не во всех особях кишечнополостного «хозяина». Так, в Сиамском заливе, в одной из бухт о-ва Тхотю было собрано девять цериантарий, из кото-

рых только в шести были обнаружены форониды (Касьянов, Радашевский, 1987). В трубке одного животного «хозяина» может поселиться до 100 особей *P. australis* (Emig, 1982). Распределение вида по глубинам зависит от распределения «хозяина»: от 0 до 36 метров (Emig, 1977с).

Phoronis hippocrepia Wright, 1856

Phoronis hippocrepia Wright, 1856: 166–167; Emig, 1979: 32–35; 2004; Emig et al., 2000: 78, 80.

Phoronis (Crepina) gracilis Van Beneden, 1858: 13–20.

Phoronis caespitosa Cori, 1889: 21–43.

Phoronis kowalevskii Benham, 1889: 143.

Phoronis capensis Gilchrist, 1907: 153–158.

В морях России обнаружен впервые. Обитает в Охотском море, в зал. Анива, где сверлит раковины *Crassostrea gigas*, а также поселяется на мягких грунтах – в сером илу (рис. 10А) (см. табл.). Особи, обитающие в толще твердого субстрата, имеют длину тела 30–40 мм, число щупалец – 160, лофофор переходного типа между подковообразным и спиральным (рис. 10Б). Представители вида, обнаруженные на мягких грунтах имеют большие размеры тела по сравнению с особями из раковин моллюсков: длина тела достигает 80 мм, однако имеют меньшее число щупалец (114) и более просто устроенный лофофор (подковообразный) (рис. 10В) (см. табл.). Для особей из толщ раковин моллюсков характерно наибольшее число лент продольной мускулатуры – 61, тогда как у представителей, обитающих в сером илу, максимальное число лент продольной мускулатуры – 47. Анатомические характеристики сходны у сверлящих особей и особей, обитающих на мягком субстрате. Для последних характерно слабое развитие правого гигантского нервного волокна и на гистологических срезах удается обнаружить лишь левое нервное волокно.

Учитывая наши новые данные, мы приводим уточненное описание вида.

Описание. Длина тела 30–100 мм, наиболее часто встречаются особи с длиной тела около 50–70 мм. Диаметр переднего туловищного участка 0.4–0.5 мм, заднего туловищного участка около 1 мм, ампулы – 0.9 мм. Цвет тела живых животных зеленовато-коричневый (Bailey-Brock, Emig, 2000) или желтоватый. Минимальное число щупалец около 100 (см. табл.), максимальное – 190 (Bailey-Brock, Emig, 2000). Длина щупалец 2–3 мм. Лофофор подковоо-

Синопис мировой фауны форонид (Phoronida)

бразный, но встречаются особи с более сложно устроенным типом лофофора (переходный между подковообразным и спиральным). Продольная мускулатура кустистого типа. Минимальное число лент – 28, максимальное (для большинства описанных экземпляров) – 44 (Bailey-Brock, Emig, 2000), однако имеются особи с максимальным числом лент 61 (собственные данные). Мышечная формула имеет следующий вид:

$$\frac{7-20}{3-7} \mid \frac{7-24}{3-10}$$

Метанефридии с двумя целомическими воронками: маленькой оральной и большой анальной (рис. 10Г, Д). Канал метанефридия образован сильно изогнутой восходящей ветвью, которая состоит как бы из двух горизонтальных камер, расположенных одна над другой (рис. 10Ж). Как правило, имеются два гигантских нервных волокна: левое диаметром 4–10 мкм и правое диаметром 1–7 мкм. У особей, обитающих в песке, как правило, не удается обнаружить на гистологических срезах правое нервное волокно. Гермафродитный вид. Имеются крупные лофофоральные органы и нидаментальные железы «А» типа.

Эмбрионы склеены секретом нидаментальных желез в два скопления, в которых происходит развитие до стадии молодой личинки (рис. 10Е). Личинка – *Actinotrocha hippocrepi* Silen, 1954.

Место находки, автор и год публикации	Признак	Длина тела (мм)	Число щупалец	Длина щупалец (мм)	Тип лофофора	Мышечная формула
Тихоокеанское побережье Северной Америки, пролив Джорджия и зал. Пьюджет Саунд (Marsden, 1959)		–	–	–	–	$\frac{9-12}{4-6} \mid \frac{10-13}{5-7}$
Вблизи побережья Гавайских о-вов (Bailey-Brock, Emig, 2000)		–	–	–	–	$\frac{7-13}{3-6} \mid \frac{10-17}{3-7}$
Охотское море, зал. Анива, лагуна Буссе, в толще раковин <i>Crassostrea gigas</i> (собственные данные)		30–40	150	2.5	переходный между подковообразным и спиральным	$\frac{19-20}{5-7} \mid \frac{17-24}{6-10}$
Охотское море, зал. Анива, лагуна Буссе, в сером илу (собственные данные)		60–80	114	2–3	переходный между подковообразным и спиральным	$\frac{18}{6} \mid \frac{17}{6}$

Диагноз. От близкого вида – *Phoronis ijimai* – отличается меньшим числом лент продольной мускулатуры, максимальное число которых может достигать лишь 61, тогда как у *Phoronis ijimai* – 90.

Распространение. Тропическо-низкобореальный вид (см. Карта 5). В Тихом океане обнаружен у берегов Австралии, Панамы и Гавайских островов, в Охотском море (зал. Анива). В Атлантическом океане встречается у побережья Африки (мыс Доброй Надежды), Бразилии (Южный тропик), Мексики, из Бискайского залива и пролива Ла-Манш, из Ирландского, Северного и Средиземного морей, у островов Зеленого Мыса, Канарских и Азорских островов.

Сведения по биологии. *P. hippocrepia* – единственный вид фороноид, для которого известны как формы, обитающие в песке, так и сверлящие формы. В лагуне Буссе зал. Анива (Охотское море) обнаружены обе экологические формы этого вида. Вид обитает от литорали до глубины 55 метров, предпочитая горизонт 0–10 метров (на глубинах 1–48 м. В зал. Анива обнаружен на глубинах 2–4 м. Для этого вида отмечена чрезвычайно высокая плотность поселений – до 91000 экз./м² (Emig, 1982).

***Phoronis psammophila* Cori, 1889**

Phoronis psammophila Cori, 1889: 4–21; Emig, 1969: 312–323, fig. 2–9; 1982: 45; 1979: 40–41; 2004; Эмиг, Голиков, 1990: 28–29; Emig et al., 1999: 131; Bailey-Brock, Emig, 2000: 123–124; Emig et al., 2000: 79–81; Brito et al., 2002: 156–157.

Phoronis sabatieri Roule, 1889: 195–196.

Phoronis architecta Andrews, 1890: 445–449.

В морях России впервые обнаружен французским зоологом Кристианом Эмигом (1984) при разборе бентосных проб, собранных в августе 1957 года в зал. Мордвинова у юго-восточного побережья о-ва Сахалин на заиленном песке на глубине 19.5 м. К сожалению, в работе не дано описания (за исключением мышечных формул) экземпляров, обнаруженных именно в этом районе (см. табл.).

В более поздней работе Эмига и Голикова (1990) сообщается о находке *P. psammophila* в Японском море (зал. Посьета у мыса Шелихова) на глубине 12 м на крупнозернистом песке. Описание экземпляров отсутствует.

В Российских водах Черного моря впервые был обнаружен автором работы при разборе бентосных проб, любезно предостав-

ленных сотрудником Института океанологии РАН Чикиной М. Пробы были собраны в сентябре 2000 г. в нескольких точках вдоль 43–45° с.ш. и 36–39° з.д., на глубинах 10–41 м на заиленном песке. В пробах были обнаружены молодые (возможно, недавно метаморфизировавшие) экземпляры форонид, которые были определены нами как *P. psammophila*. Особи имели длину тела 8–10 мм и диаметр 0.16–0.3 мм (рис. 11А). Число щупалец 40, их длина 0.6–1 мм. Лофофор переходного типа между овальным и подковообразным. Продольная мускулатура перьевидного типа. Мышечная формула имеет следующий вид:

$$\frac{8-9}{5} \mid \frac{7-10}{4-5}$$

Нефридий с одной целомической воронкой и двумя ветвями канала: короткой нисходящей и более длинной восходящей. Имеется только левое гигантское волокно диаметром 17–19 мкм. Лофофоральные органы и нидаментальные железы не обнаружены. Все экземпляры оказались неполовозрелыми и определить пол животных было невозможно. Именно поэтому мы не включаем наши данные в генерализованное описание вида.

Описание. Длина тела 60–190 мм, диаметр 0.5–2 мм. Цвет живых особей розовый, на прозрачных покровах лофофора заметны белые пятна. Иногда покровы лофофора желтые, красноватые или зеленоватые (Emig et al., 1977). Лофофор у большинства экземпляров переходного типа между подковообразным и спиральным. Встречаются особи с более просто устроенным – подковообразным – лофофором. Число щупалец 60–190, их длина составляет 1.5–2.5 мм. Продольная мускулатура перьевидного типа, минимальное число лент 22, максимальное – 53. Мышечная формула имеет следующий вид:

$$\frac{7-19}{4-11} \mid \frac{7-17}{4-11}$$

Нефридий с одной целомической воронкой. Во время репродуктивного периода эпителий воронки метанефридия сильно разрастается, образуя лопасти (Emig, 1979). Канал состоит из двух ветвей: короткой нисходящей и более длинной восходящей. Нефридиопор располагается на анальной папилле ниже ануса. Имеется только левое гигантское нервное волокно диаметром 7–27 мкм. Раздельнополый вид. У самцов имеются большие железистые лофофоральные органы, у самок – нидаментальные железы «С»

типа. Яйца, собранные в единственное скопление, вынашивает в кроне щупалец до стадии молодой личинки.

Есть планктотрофная личинка *Actinotrocha sabatieri* Roule, 1896.

Место находки, автор и год публикации	Признак	Длина тела (мм)	Число щупалец	Длина щупалец (мм)	Тип лофофора	Мышечная формула
Emig, 1974 (место сбора не указано)		60 – 190	60 – 130	1.5 – 2.5	переходный между подковообразным и спиральным	$\frac{7-19}{4-11} \frac{7-17}{4-9}$
Юго-восточное побережье Австралии, порт Филлип Бэй (Port Phillip Bay, Victoria) (Emig et al., 1977)		60 – 190	60 – 130	1.5 – 2.5	переходный между подковообразным и спиральным	$\frac{11-19}{6-7} \frac{11-17}{6-10}$
Охотское море, зал. Мордвинова (Эмиг, 1984)		–	190	–	подковообразный	$\frac{12-13}{9-10} \frac{11-15}{8-11}$

Примечание и диагноз. Форониды, обнаруженные нами в Черном море, определены как *P. psammophila*, хотя некоторые морфологические признаки (размеры тела, строение лофофора, число щупалец) отличают их от типичных представителей вида (см., например, Emig et al., 1977; Emig, 1979; Эмиг, 1984). В настоящее время в Черном море обнаружены 3 вида форонид: *P. psammophila*, *P. muelleri*, *P. hippocrepia* (Emig, 2008). От *P. hippocrepia* обнаруженные нами форониды отличаются типом продольной мускулатуры (перьевидная), принципиально иным строением нефридиев и наличием одного гигантского нервного волокна. С *P. muelleri* описанные нами форониды сходны по строению мускулатуры, нефридиев и наличию только левого гигантского нервного волокна, однако отличаются от него присутствием левого латерального мезентерия и отсутствием оральной зоны закладки щупалец.

Распространение. Тропическо-низкобореальный вид (см. Карта 5). В Тихом океане обнаружен у берегов США (Калифорния), Канады (о. Ванкувер) и Панамы, у побережья Австралии, Новой Зеландии, у Соломоновых и Гавайских островов, в Желтом, Японском (зал. Петра Великого) и Охотском (зал. Мордвинова) морях. В Атлантическом океане отмечен у побережья Уругвая, США (п-ов Флорида – Мексиканский залив), у Бермудских, Багамских, Азорских островов, островов Зеленого Мыса. Изве-

стен из Черного моря, в Средиземном море обнаружен вдоль всего побережья Португалии и Испании, в проливе Ла-Манш, в Северном море встречается у побережья Дании и у западного побережья Исландии. В Индийском океане обнаружен в Красном море (зал. Акаба), у побережья Коморских островов и о-ва Мадагаскар, в Бенгальском заливе (между п-овом Индостан и о-вом Шри-Ланка).

Сведения по биологии. Обитает на мелкозернистых, иногда заиленных песках на глубинах от 1 до 35 м, предпочитает глубины 5–10 м. Этот вид может образовывать поселения плотностью до 18000 экз./м² (Emig, 1973a; 1982).

Phoronis svetlanae Temereva et Malakhov, 1999

Темерева, Малахов, 1999: 627–629; Emig, 2017.

Описание. Длина тела со щупальцами 12.3 мм, диаметр 0.5–1.1 мм. Цвет живых особей светло-желтый. Лофофор переходного типа между подковообразным и спиральным (с концами, загнутыми медиально) (рис. 11Б). Число щупалец 80–120, их длина 0.7 мм. Продольные мышцы кустистого типа. Мышечная формула имеет следующий вид (рис. 11В):

$$\frac{19-23 \mid 25-28}{7-8 \mid 5-9}$$

Нефридии несут только по одной воронке, открывающейся в анальную камеру, имеется только восходящая ветвь выделительного канала (рис. 11Г). Нефропор открывается на анальном бугре, рядом или чуть выше ануса. Гигантских нервных волокна два: левое диаметром 9–10 мкм, правое – тонкое, исчезающее на некоторых срезах, диаметром 4–5 мкм.

Гермафродитный вид, лофофоральные органы не выражены. Личинка в настоящее время не описана.

Диагноз. По совокупности признаков вид ближе всего к *P. ijimai* и *P. hippocrepia*. От обоих видов *P. svetlanae* отличается отсутствием нидаментальных желез и лофофоральных органов, а также наличием только одной воронки нефридиев. Кроме того, от *P. hippocrepia* вид отличается мышечной формулой.

Распространение. Обнаружен только в зал. Восток (мыс Пашенникова) Японского моря.

Сведения по биологии. Вид сверлит прибрежные камни на глубине 0.5–3 м в прибойной зоне.

***Phoronis ijimai* Oka, 1897**

Phoronis ijimai Oka, 1897: 147–148; Emig, 1979: 46; 1977c; Эмиг, Голиков, 1990: 26–29; Малахов, Темерева, 1999: 574–576; Малахов, Темерева, 2000: 392–396.

Phoronis vancouverensis Pixell, 1912: 257–271, fig 1–5; Marsden, 1959: 97–98.

В морях России впервые обнаружен в результате работы К. Эмига и Ю. Голикова (1990) в зал. Восток Японского моря. В настоящее время обнаружен так же в Беринговом и Охотском морях и у восточного побережья Камчатки (собственные данные).

Виду присущ существенный разброс морфологических и некоторых анатомических признаков (см. табл.).

Признак Место находки, автор и год публикации [название вида, указанное в статье]	Длина тела (мм)	Число щупалец	Тип лофофора	Мышечная формула	Min/max число лент продольной мускулатуры
Побережье о-ва Ванкувер (Pixell, 1912) [<i>P. vancouverensis</i>]	40	70–100	подковообразный	$\frac{19}{7} \frac{22}{13}$	38/61
Тихоокеанское побережье Северной Америки, пролив Джорджия и зал. Пьюджет Саунд (Marsden, 1959) [<i>P. vancouverensis</i>]	–	70–100, 200	исходя из анализа приведенных в работе фотографий – переходный между подковообразным и спиральным	$\frac{10-19}{2-14} \frac{15-25}{1-10}$	28/68
Побережье Британии и прилежащие воды (Emig, 1979) Охотское море, зал. Мордвинова (Эмиг, 1984)	до 120	70–230	подковообразный или спиральный с одним оборотом	$\frac{10-32}{2-14} \frac{13-31}{3-13}$	28/90
Побережье о-ва Ванкувер (Эмиг, Голиков, 1990)	–	–	–	$\frac{14-31}{3-13} \frac{16-31}{3-13}$	36/88
Восточное побережье Северной Америки (о-в Сапило) (Эмиг, Голиков, 1990)	–	180	«концы подковообразного лофофора заворачиваются внутрь и могут делать один оборот»	$\frac{15-21}{7-11} \frac{13-19}{6-10}$	41/61

Охотское море, зал. Анива, Южнее лагуны Буссе (собственные данные)	8–10	90	переходный между овальным и подковообразным	$\frac{10}{4} \frac{15}{5}$	34/36
Охотское море, о. Монерон (собственные данные)	25	130	подковообразный	$\frac{21}{5} \frac{19}{4}$	49/50
Охотское море, бухта Нагаева, окрестности г. Магадан (собственные данные)	15–20	–	подковообразный	$\frac{19}{5} \frac{16}{6}$	46/50
Охотское море, о. Итуруп, зал. Доброе начало (собственные данные)	10–15	62	подковообразный	$\frac{16}{6} \frac{17}{5}$	
Японское море, зал. Восток (Эмиг, Голиков, 1990; собственные данные)	50–70	70–90	подковообразный	$\frac{15-16}{5-6} \frac{14-16}{5}$	39/43
Берингово море, вблизи побережья о. Медный (собственные данные)	30–40	90–100	переходный между подковообразным и спиральным	$\frac{20}{8} \frac{18}{6}$	
Берингово море, вблизи побережья о. Беринга (собственные данные)	20–30	70–90	переходный между подковообразным и спиральным	$\frac{14}{4} \frac{18}{10}$	

Учитывая результаты наших новых исследований и пересматривая литературные данные, представляется важным изменить существующее описание вида.

Описание. Длина тела от 8 до 120 мм, наиболее часто встречаются экземпляры с длиной тела 20–40 мм. Диаметр 0.3–2 мм. Покровы у живых животных полупрозрачные, желтоватого или розоватого цвета. Лофофор, как правило, подковообразный (рис. 11Д). Реже встречаются особи со спиральным лофофором (1 оборот) или с переходными типами: между овальным и подковообразным и между подковообразным и спиральным. Число щупалец обычно не превышает 100 (60–90), в редких случаях – 130–200. Продольная мускулатура кустистого типа, максимальное число лент – 90. Мышечная формула имеет следующий вид:

$$\frac{10-32}{2-14} | \frac{13-31}{3-13}$$

Каждый нефридий несет две воронки: оральную и анальную, – открывающие в соответствующие камеры целома. Анальная воронка в большинстве случаев снабжена длинной лопастью, тянущейся вдоль латерального мезентерия. Имеются два гигантских нервных волокна (правое и левое) имеющие сходный диаметр – 2–9 мкм. Гермафродитный вид. Имеются маленькие лофофоральные органы и нидаментальные железы «А» типа (рис. 11Д).

Эмбрионы вынашивает в кроне шупалец в течение 8–16 дней до стадии молодой личинки. Имеется планктотрофная личинка – *Actinotrocha vancouverensis* Zimmer, 1964.

Диагноз. От близкого вида – *P. svetlanae* – отличается наличием лофофоральных органов и нидаментальных желез, а также строением дистального конца метанефридиев. От другого близкого вида – *P. hippocrepi* – отличается большим числом лент продольной мускулатуры.

Распространение. Субтропическо-бореальный вид (см. Карта 6). Долгое время рассматривался как эндемичный вид Тихого океана, где был обнаружен в прибрежных водах Канады (о. Ванкувер), США (Калифорния), Японии (о-ва Хоккайдо и Сикоку), в Тайваньском проливе. Обитает у берегов Камчатки, Курильских и Командорских островов, в Охотском море. В Японском море обнаружен в заливе Петра Великого (зал. Восток) и у побережья о-ва Монерон. Из Атлантического океана известна только одна находка – у восточного побережья Северной Америки (о-в Сапило) (Эмиг, Голиков, 1990).

Сведения по биологии. Вид обитает на твердых грунтах – сверлит толщу камней и раковин моллюсков (рис. 12А). В основном обнаруживается в толще раковин брюхоногих моллюсков (Gastropoda), а также в толще известковых красных водорослей *Lithothamnion* sp.

В бухте Нагаева обнаружен в толще раковин *Littorina squalida* (рис. 10А), которые служат убежищем для раков-отшельников (*Pagurus middendorffii* – Crustacea, Decapoda) (рис. 12Б). Во время отлива раки свободно перемещаются по литорали и в это время форониды переживают длительное осушение.

Единственный вид форонид, обнаруженный в губке (Spongia, вид не определен). Экземпляр из губки имел органическую трубку сероватого цвета из-за прилипших к ней спикул.

В Японском море обнаружен в зал. Восток, где обитает в толще раковин *Niveotectura pallida* на глубине 0.5–10. Обитание

на небольших глубинах (0.5–7 м) характерно для всех представителей вида (Emig, 1982). В зал. Восток плотность поселений этого вида довольно высока – до 20 экземпляров на одном моллюске-«хозяине».

В зал. Восток нерест происходит многократно и начинается в конце мая – начале июня. Личинки наиболее многочисленны в середине – конце июня.

***Phoronis savinkini* Temereva et Neklyudov, 2017**

Темерева, Неклюдов, 2017: 1285–1308;

В морях России не обнаружен.

Описание. Тело заключено в кожистую толстую трубку, образующую несколько слоев, и подразделяется на несколько отделов: лофофор, головной и передний туловищный отделы. Задний туловищный участок тела и ампула (если выражена) у этого вида глубоко погружены в субстрат и извлечь их не удалось. Диаметр головного отдела тела достигает 1 мм, а переднего туловищного участка – 0.5 мм. Лофофор спиральный с одним оборотом (рис. 13А, Б). Максимальное число щупалец 160. Специализированные половые железы – лофофоральные органы и нидаментальные железы – в кроне щупалец отсутствуют (рис. 13Б). Максимальное число мышечных лент – 49 (рис. 14А). Мышечная формула имеет следующий вид:

$$\frac{15-20}{5-6} \mid \frac{16-18}{7-8}$$

Мускулатура кустистого типа (рис. 14Б). В нервной системе имеются два гигантских нервных волокна диаметром 2–5 мкм (рис. 14А, Б). Метанефридии с двумя воронками: маленькая анальная и большая оральная. Выделительный канал сильно изогнут, нефридиопор открывается на выраженном нефридиальном бугре (рис. 13В) существенно выше ануса (рис. 15).

Диагноз. Морфология *P. savinkini* наиболее сходна с морфологией *P. hippocreperia*, для которого описаны две морфы – обитающие в твердых грунтах или на мягких субстратах. К основным чертам сходства можно отнести наличие у обоих видов только восходящей ветви нефридия с двумя воронками, нефридиопор на нефридиальной папилле, кустистый тип организации продольной мускулатуры, число гигантских нервных волокон. Однако между *P. hippocreperia* и

P. savinkini имеются существенные морфологические различия. У исследованных нами форонид лофофор спирального типа, в отличие от подковообразного лофофора *P. hippocreperia*, а в кроне щупалец отсутствуют специализированные половые железы (рис. 13Б), что свидетельствует об отсутствии заботы о потомстве, которая характерна для *P. hippocreperia*. В организации воронок метанефридиев также заметны различия: у *P. savinkini* оральная воронка большая, анальная – маленькая (рис. 15Г), тогда как у *P. hippocreperia* оральная воронка маленькая, анальная – большая. Нефридиопор у *P. hippocreperia* открывается ниже ануса, тогда как у *P. savinkini* – существенно выше ануса (рис. 15Б).

Распространение. Животные были обнаружены 6 апреля 2014 г. в Южно-Китайском море у побережья Вьетнама в районе Ван Дон, провинция Куанг Нин (Vạn Yên, Vân Đồn District, Quảng Ninh Province; 21°4'46.3» с.ш. 107°34'18.1» в.д.).

Сведения по биологии. Форониды образовывали плотное поселение на глубине 2 м, на скальном грунте, покрытом мягким осадком. Задние концы тел животных были глубоко погружены в толщу субстрата, и извлечь их не удалось. В планктоне Южно-Китайского моря были обнаружены актинотрохи с неизвестной взрослой стадией (Temereva et al., 2016). Возможно, что одна из этих личинок является личинкой описанного в работе вида, тем более что одна актинотроха по своему строению схожа с актинотрохой *P. hippocreperia*.

Род *Phoronopsis* Gilchrist, 1907

Типовой вид: *Phoronopsis harmeri*

Характеристика рода: Максимальная длина тела – до 450 мм. Наиболее типичен спиральный лофофор. Есть виды с подковообразным, переходным к спиральному и хеликоидальным типами лофофоров. Максимальное число щупалец – 1500 (обычно несколько сотен). В основании лофофора имеется эпителиальная складка – воротничок, – расположенная наклонно или перпендикулярно по отношению к оси тела. Всегда имеются латеральные мезентерии. Канал нефридия всегда образован восходящей и нисходящей ветвями. Имеется одна или чаще две метанефридиальные воронки. Продольная мускулатура только перьевидного типа. Число лент продольной мускулатуры более 59 (преимущественно – больше 100). Имеется только левое ги-

гантское нервное волокно. Раздельнополые. Строят кожистые инкрустированные трубки, обитают только на мягких грунтах. Характерной чертой личинок, принадлежащих представителям рода, является наличие цилиндрического предротового целома в головной лопасти, под апикальным органом.

К роду *Phoronopsis* относится 4 вида

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА *PHORONOPSIS*

- 1(2). Лофофор хеликоидальный.....*Ph. californica*
 2(1). Лофофор иного типа.....3
 3(4). Под щупальцами имеется сильно вздутый участок тела, имеющий тонкие, прозрачные покровы.....*Ph. malakhovi*
 4(3). Вздутый участок тела под щупальцами отсутствует.....5
 5(6). Средняя мышечная формула имеет следующий вид:

$$\frac{22 | 23}{14 | 12}$$

.....*Ph. albomaculata*

6(5) Средняя мышечная формула иная:

$$\frac{37 | 36}{20 | 18}$$

.....*Ph. harmeri*

***Phoronopsis californica* Hilton, 1930**

В морях России не обнаружен.

Описание. Длина тела живых животных рыжеватый или коричневатый, покровы лофофора оранжевые, красные или зеленоватые. Лофофор хеликоидального типа с 4–7 оборотами (рис. 12В). Число щупалец может превышать 1500, их длина – 2–2.5 мм. Мускулатура перьевидного типа. Минимальное число лент продольной мускулатуры – 167, максимальное – 254. Мышечная формула имеет следующий вид:

$$\frac{51-81 | 52-79}{35-54 | 29-40}$$

Каждый метанефридий образован восходящей и нисходящей ветвями выделительного канала. Нисходящая ветвь несет две це-

ломические воронки (большая – оральная, маленькая – анальная), открывающиеся в полость туловищного целома. На всем протяжении тела имеется только левое гигантское нервное волокно, диаметр которого составляет 70–80 мкм. Раздельнополый вид, у самцов имеются большие лофофоральные органы.

Личиночное развитие не описано. Личинка, предположительно принадлежащая этому виду, обнаружена в планктоне вблизи побережья о-ва Реюнион (Индийский океан) Сергеем Слободовым и описана автором настоящей работы (Temereva, 2009).

Диагноз. Определительным признаком вида, отличающим его от других представителей рода, можно считать наличие хеликоидального типа лофофора.

Распространение. Тропическо-субтропический вид (см. Карта 8). В Тихом океане обитает у побережья Сев. Америки (вблизи Сан-Франциско и Лос-Анджелеса). В Атлантическом океане обнаружен у побережья Бермудских и Канарских о-вов, в Гибралтарском проливе, у северо-западного побережья Африки (вблизи г. Нуадибу). В Индийском океане отмечены две находки: вблизи северо-западного побережья о-ва Мадагаскар и у побережья Коморских о-вов.

Сведения по биологии. Обитает на мягких грунтах, различной консистенции – от крупнозернистого песка до илистых грунтов. Поселяется на глубинах от литорали до 30 м, предпочитая горизонт 2–18 м.

Phoronopsis malakhovi Temereva, 2000.

В морях России не обнаружен.

Описание. Длина тела составляет 27–32 мм, диаметр – 0.6–1.3 мм. Цвет живых животных желтоватый или розоватый. Тело имеет необычную для представителей рода морфологию: часть тела, расположенная непосредственно под щупальцами, сильно вздута и имеет тонкие прозрачные покровы (рис. 16А). Лофофор спиральный с 1–1.5 оборотами (рис. 17А). Число щупалец 412. Длина щупалец 2–4 мм. Продольная мускулатура перьевидного типа (рис. 17Б). Мышечная формула имеет следующий вид (рис. 17Б):

$$\frac{38 | 38}{29 | 22}$$

Выделительный канал нефридия образован восходящей и нисходящей ветвями (рис. 17Г). Последняя открывается в полость

туловищного целома одной воронкой. Имеется только левое гигантское нервное волокно, диаметром 20 мкм (рис. 17В). Раздельнополюый вид.

Личиночное развитие не описано. Личинка, предположительно принадлежащая этому виду, была обнаружена и зарисована В.В. Малаховым и описана в работе Темеревой (2000).

Диагноз. Уникальными признаками вида, отличающими его от других видов рода, являются наклонное расположение воротничка и наличие особого переднего участка тела, выраженного как характерное вздутие туловища (рис. 16Б). Передний участок имеет тонкие полупрозрачные покровы и лишен перьевидной мускулатуры (рис. 16В), имеющейся в этой области тела у других форонид.

По другим признакам новый вид близок к *Ph. albomaculata* и *Ph. harmeri*. От первого упомянутого вида *Ph. malakhovi* отличается меньшими размерами тела, большим числом щупалец и мышечной формулой; от второго упомянутого вида *Ph. malakhovi* отличается наличием только одной воронки нефридия. У мужских особей *Ph. harmeri* имеются метанефридии с одной воронкой, но у *Ph. malakhovi* метанефридии с одной воронкой обнаружены у женской особи. Кроме этого, сильно меньший по размерам *Ph. malakhovi* имеет такое же количество щупалец, что и самый крупный представитель вида *Ph. harmeri*.

Распространение. Южно-Китайское море, пролив Куабе между п-вом Хонлом и о-вом Лон. Место сбора: северо-восточная сторона о. Лон (12°37'1"с. ш.; 109°23'4"в. д.). Глубина 1.5–3 м. Поселение представляло собой широкую, до 20 м, полосу, тянущуюся вдоль береговой линии. Длина поселения около 150 м.

Сведения по биологии. Обитает на мягком субстрате (песок), на глубине 1.5–3 м.

***Phoronopsis albomaculata* Gilchrist, 1907.**

Gilchrist, 1907: 158–165; Emig, 1979: 48; 2004; Emig et al., 1977: 464–468, 472; Эмиг, Голиков, 1990: 29; Emig et al., 1999: 131–132; 2000: 81, fig. 1.

В морях России впервые обнаружен в зал. Посъета и Петра Великого Японского моря в результате работы Эмига и Голикова (1990).

Описание. Длина тела до 150 мм, диаметр – 0.5–2 мм. Цвет тела живого животного розоватый, покровы лофофора прозрач-

ные, часто на щупальцах видны пигментные пятна. Лофофор подковообразный иногда может образовывать один оборот. Число щупалец 70–160, их длина 2–3 мм. Мускулатура перьевидного типа. Минимальное число лент продольной мускулатуры 42 (у побережья Южной Австралии, вблизи Мельбурна – Эмиг, Голиков, 1990), максимальное – 103 (зал. Моретон). Мышечная формула имеет следующий вид:

$$\frac{14-33 \mid 15-33}{7-20 \mid 6-17}$$

Каждый метанефридий образован двумя ветвями выделительного канала: восходящей и нисходящей, – и единственной целомической воронкой. Перед нерестом целомический эпителий воронки способен разрастаться и образовывать дополнительные складки. Имеется только левое гигантское нервное волокно, его диаметр составляет 15–35 мкм. Раздельнополый вид. У самцов имеются большие железистые лофофоральные органы, самки предположительно вынашивают яйца в кроне щупалец.

Личиночное развитие не описано. Личинка, предположительно принадлежащая этому виду, впервые обнаружена в планктоне в Южно-Курильском проливе В.А. Куликовой и описана автором настоящей работы (Temereva, 2009).

Диагноз. От близкого вида – *Ph. harmeri* – отличается мышечной формулой. Для вида характерно гораздо меньшее число лент продольной мускулатуры. Минимальное число лент у *Ph. albomaculata* – 42, что почти в два раза меньше, чем у *Ph. harmeri*, у которого это число составляет 75.

Распространение. Тропическо-субтропический вид (см. Карта 9). В Тихом океане обнаружен в Панамском заливе, у побережья Новой Зеландии и Австралии (Басов пролив, зал. Моретон), о-вов Новая Каледония, в Желтом и Японском (зал. Посьета и Петра Великого) морях. В Атлантическом океане обнаружен у побережья Африки (м. Доброй Надежды, Гвинейский залив, Гибралтарский пролив). В Индийском океане отмечен в Красном море и у западного побережья о. Мадагаскар.

Сведения по биологии. Обитает на гравиевых, песчаных, илисто-песчаных и илистых грунтах от литорали до глубины 55 м. Основным преферендумом при выборе субстрата является наличие ила: его доля должна составлять от 40 до 80% (Emig, 1982).

В зал. Петра Великого обнаружен на глубинах: 32 м (плотность поселения – 8–20 экз./м²), 35 м (плотность поселения – 88 экз./м²), 45 м (плотность поселения – 8 экз./м²). В зал. Посыета у о-ва Фуругельма обнаружен на глубине 25 м, где плотность этого вида достигает 312 экз./м².

Phoronopsis harmeri Pixell, 1912.

Phoronopsis harmeri Pixell, 1912; 271–283, fig 6–16; Emig, 1979: 49; 2004; Emig et al., 1977: 468–470; Мамкаев, 1982: 228–233, рис. 9–15; Эмиг, Голиков, 1990: 23–28; Emig et al., 1999: 132–133; Emig et al., 2000: 80, 81; Brito et al., 2002: 157–158.

Phoronis pacifica Torgrey, 1901: 283–288, fig. 1–5.

Phoronopsis viridis Hilton, 1930: 33–34, fig. 1–4.

Phoronopsis striata Hilton, 1930: 34–35, fig. 1–4.

В морях России впервые обнаружен в Охотском (зал. Анива) и Японском (Татарский пролив) морях в ходе работы российского зоолога Ю.В. Мамкаева (1962). В дальнейшем представители вида были обнаружены в кутовой части Амурского зал. и в зал. Восток Японского моря, в устье реки Туманган (собственные данные). Внешняя морфология и общая анатомия обнаруженных экземпляров в целом соответствует первоописанию и описаниям других исследователей (см. табл.). Сведения о находках этого вида в других морях России отсутствуют.

Описание. Длина тела от 20 до 220 мм, наиболее часто встречаются особи с длиной тела 40–80 мм. Диаметр тела сильно варьирует вдоль тела животного: наибольший (2–4 мм) – в заднем туловищном участке, наименьший (0.5–1.4 мм) – вблизи головного конца тела. Покровы живых животных желтоватые или розоватые. У экземпляров, обнаруженных в зал. Пюджет Саунд покровы переднего конца тела имеют хорошо выраженную зеленоватую окраску из-за которой был описан под другим видовым названием – *Phoronopsis viridis* (Hilton, 1930). В устье реки Туманган обнаружены форониды этого вида кирпично-красного цвета. Лофофор имеет разное строение и, вероятно, не зависит от размеров тела животного (см. табл.) (рис. 18А, Б). Наиболее просто устроенный тип лофофора – переходный между подковообразным и спиральным (рис. 18А, Б). Наиболее сложно устроенный тип – спиральный с двумя оборотами. Минимальное число щупалец 90, максимальное – 400. Продольная мускулатура перьевидного типа. Минимальное число лент продольной мускулатуры

Признак Место находки, автор и год публикации	Длина тела (мм)	Число щупа- лец	Длина щупа- лец (мм)	Тип лофо- фора	Мышечная формула
Побережье о-ва Ван- кувер (Departure Bay) (Pixell, 1912)	100–147	215–230	3–4	переходный между подко- вообразным и спиральным	$\frac{41}{23} \frac{42}{20}$
Тагарский пролив, зал. Анива, зал. Терпения (Мамкаев, 1962)	70–80	100–150	3	переходный между подко- вообразным и спиральным	$\frac{34-37}{18-25} \frac{31-41}{15-22}$
Восточное побережье Австралии (вблизи Сиднея) (Emig et al., 1977)	40–220	100–400	2–5	спиральный с 1.5–2 оборо- тами	$\frac{28-42}{18-21} \frac{29-33}{13-20}$
Японское море, зал. Посьета (Эмиг, 1984)	–	–	–	–	$\frac{30-38}{13-17} \frac{21-40}{13-23}$
Тихоокеанское побере- жье Сев. Америки (зал. Поджет Саунд) (собственные данные)		230		спиральный с одним оборотом (рис. 13Б)	$\frac{41}{24} \frac{39}{22}$
Японское море, зал. Восток (собственные данные)	50–70	90–120	4–6	переходный между подко- вообразным и спиральным	$\frac{27-38}{17-20} \frac{29-36}{13-17}$
Японское море, устье реки Туманная (соб- ственные данные)	20–30	140	2	переходный между подко- вообразным и спиральным	$\frac{31}{20} \frac{39}{17}$
Японское море, Амур- ский зал. (собствен- ные данные)	100–120	340	6	спиральный с двумя оборо- тами	$\frac{35}{22} \frac{38}{20}$

75 (экземпляры, обнаруженные у побережья о-вов Кука и Новой Каледонии; Эмиг, Голиков, 1990), максимальное – 167 (у побережья о-ва Ньюфаундленд; Эмиг, Голиков, 1990). Мышечная формула имеет следующий вид:

$$\frac{25-58}{12-28} | \frac{22-55}{12-26}$$

Каждый метанефридий имеет восходящую и нисходящую ветви. Первая открывается нефропором с внутренней боковой стороны анального бугра, вторая – воронкой в полость тела. В строении воронки обнаружен половой диморфизм (Темерева, Малахов, 2004). У самцов каждый нефридий несет единственную широкую

воронку. У самок эпителий воронки сильно разрастается (рис. 18В) и она оказывается подразделена на два отверстия: широкое оральное и узкое анальное. Имеется только левое гигантское нервное волокно диаметром 20–60 мкм. Раздельнополый вид. Половые продукты созревают не только в левой, но и в правой камерах туловищного целома. У самцов имеются большие лофофоральные органы (см. Темерева, Малахов, 2006).

Есть планктотрофная личинка *Actinotrocha harmeri*, Zimmer, 1964.

Диагноз. От близкого вида – *Ph. albomaculata* – отличается мышечной формулой. Для вида характерно гораздо большее число лент продольной мускулатуры.

Распространение. Тропическо-субтропический вид (см. Карта 10). Встречается только в теплых водах Тихого и Атлантического океанов. В Тихом океане обнаружен вдоль побережья Северной Америки (от о. Ванкувер до п-ова Калифорния), у Панамы и Австралии (вблизи городов Сидней и Гладстон), у о-вов Кука, Соломоновых о-вов, о-вов Новая Каледония, в Охотском (зал. Анива и Терпения) и Японском морях (зал. Восток, зал. Посьета, Амурский зал., устье реки Туманная, Татарский пролив). В Атлантическом океане обитает в Саргассовом море (побережье п-ова Флорида и Бермудские о-ва), у побережий Азорских и Канарских островов, у северного и южного побережий Испании, у побережья Марокко.

Сведения по биологии. Поселяется на песчаных, иногда на илисто-песчаных грунтах. Обнаруживается на крупнопесчаных с примесью гравия грунтах. Обитает от литорали (например, у побережья о-вов архипелага Сан-Хуан – тихоокеанское побережье Сев. Америки) до глубины 89 м, предпочитая горизонт от 0 до 15 м. Часто поселяется в сообществах зоостеры. Для этого вида известна самая высокая среди форонид плотность поселений – до 93000 экз./м² (Emig, 1982). В Японском море обитает на песчаных, мелкозернистых песках с гравием, илистых, илисто-песчаных грунтах от литорали до глубины 23–89 м (Мамкаев, 1962). По данным Тарасова, в зал. Восток Японского моря биомасса этого вида достигает 100 г/м² (Тарасов, 1978). В зал. Посьета (бухта Экспедиции) обнаружен на глубине 5 м на илисто-песчаном грунте в биоценозе *Anadara broughtoni* + *Luidia quinaria*. Здесь плотность поселения достигает 70 экз./м² (Эмиг, 1984). В ходе работы сотрудников ИБМ ДВО РАН и студентов ДВГУ обнаружены обширные поселения форонид этого вида в куту Амурского залива

Японского моря, где его численность достигала 150000 экз./м², а биомасса – 7000 г/м². В зал. Восток обитает на мелкозернистых песчаных грунтах в сообществе с *Zostera* sp. Представители вида, обитающие в приливно-отливной зоне (например, в зал. Пюджет Саунд), поселяются глубоко в толще мягкого субстрата – их трубки обнаруживаются на глубине 20–40 см. Трубки экземпляров, обитающих ниже 0 глубин (например, в зал. Восток), могут быть обнаружены в толще песка уже на глубине 2–3 см.

Ph. hameri – один из самых хорошо изученных видов форонид. Известно, что представители этого вида, обитающие у тихоокеанского побережья Сев. Америки (архипелаг Сан-Хуан и Монтерей Кантри), приступают к размножению в мае – июне (Rattenbury, 1953; Zimmer, 1992), однако отдельные размножающиеся особи могут быть обнаружены и в апреле, и в течение августа – сентября (Zimmer, 1992). Наши данные показали, что в зал. Восток Японского моря размножение *Ph. hameri* начинается в третьей декаде августа и длится до конца октября. В октябре личинки этого вида в планктоне достигают наибольшей численности. Метаморфоз происходит в первой-второй декадах ноября.

Заключение

Кластический анализ видового разнообразия форонид показывает, что форониды разделены на две группы – роющие и сверлящие. Группы разошлись, вероятно, давно, и их основными различиями можно считать тип мускулатуры и число ветвей выделительного канала нефридия. Роющие форониды осваивали исключительно мягкие грунты и в процессе эволюции приобрели сложное строение метанефридия и крупные размеры (некоторые виды). Среди них появились сильно дивергировавшие виды с прогрессивными чертами – род *Phoronopsis* и группа с паллидной мускулатурой. Сверлящие форониды практически всегда поселяются на твердых субстратах и имеют строение нефридиев проще, чем у роющих видов, однако оно постепенно усложняется внутри группы за счет появления двух ресничных воронок и сильно изогнутого выделительного канала. Возможно, что *Phoronis ovalis* произошел от группы роющих видов путем вторичного упрощения.

Многие признаки форонид, такие как сложное строение лофофора, гермафродитизм, забота о потомстве и наличие связанных с этим органов, появлялись в разных группах независимо, т.е.

форониды характеризуются высокой частотой гомоплазий. Оптимальным признаком для определения вида является строение метанефридия, поскольку это комплексный признак. Для полной достоверности видовой идентификации признак строения нефридиев следует сочетать с другими признаками.

Клаdistический анализ подтвердил монофилетичность рода *Phoronopsis*. Род *Phoronis* оказался парафилетическим, необходимы дальнейшие исследования для разделения его на отдельные рода.

Наши знания о личинках форонид и особенностях развития форонид все еще очень фрагментарны, что не позволяет в полной мере использовать эти признаки в клаdistическом анализе. Основным направлением исследований на сегодняшний день должен стать поиск соответствий между личиночными и взрослыми стадиями.

Благодарности

Автор выражает глубокую признательность всем коллегам, принявшим участие в сборе материала: сотрудникам Национального научного центра морской биологии ДВО РАН – А.В. Чернышеву, К. Дудке, А. Майоровой, В.И. Радашевскому, А. Чичвархину; сотрудникам Института Океанологии РАН – М. Чикиной, А. Басину; сотрудникам ИПЭЭ РАН – И. Марину, Т.А. Бритаеву, Е. Меховой, О. Савинкину; сотрудникам МГУ имени М.В. Ломоносова – И.А. Жиркову, Г. Колбасовой, А.Б. Цетлину, Н. Неретину.

Существенная часть настоящей работы проводилась на морских стационарах и автор искренне благодарит всех сотрудников морской биологической станции «Восток» (Национальный научный центр морской биологии ДВО РАН) и сотрудников беломорской биологической станции имени Н.А. Перцова (МГУ). Автор выражает искреннюю благодарность Владимиру Юшину, Ольге Юрченко, Алексею Чернышеву, Светлане Маслаковой (Институт морской биологии Орегона, США) за помощь в организации полевых работ.

Работа выполнена при многолетней поддержке фонда РФФИ (проект № 17-04-00586) и фонда РНФ (проекты № 14-04-00262; № 14-50-00029 – организация и проведение полевых работ 2014-2017 гг.).

Иллюстрации

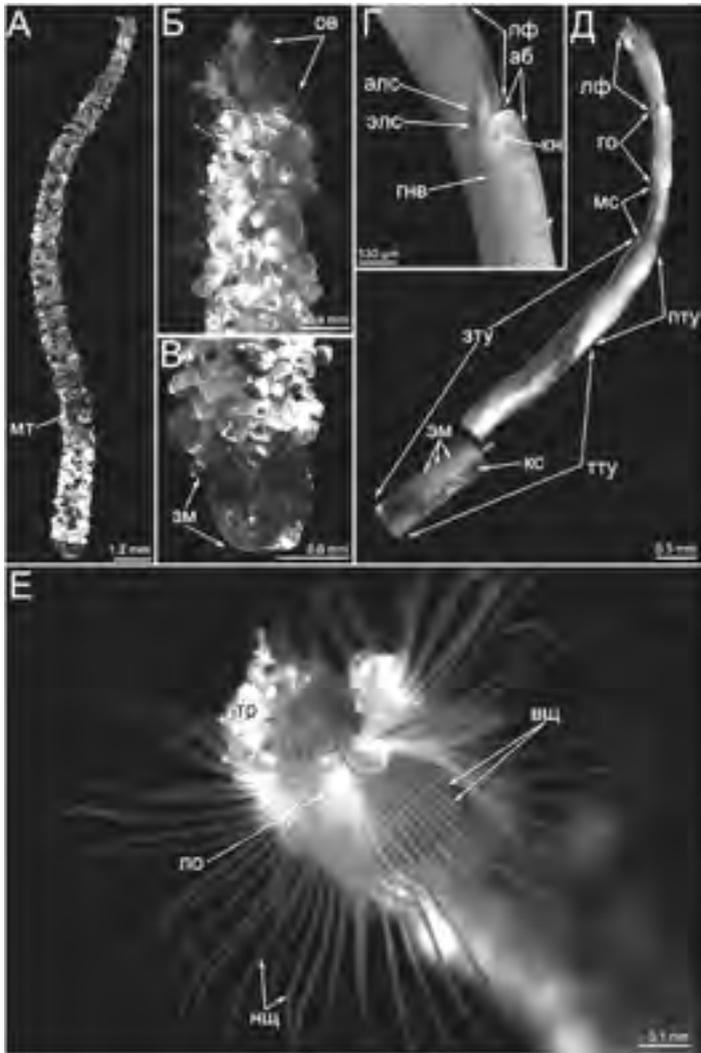


Рис. 1. *Phoronis embryolabi* по Temereva, Chichvarikhin, 2017. А – целая трубка с живым животным внутри, красное тело которого просвечивает сквозь трубку (мт). Б – передний конец трубки с пучком волокон органического слоя (ов). В – задний конец трубки: органический слой формирует замкнутый мешочек. Г – основание лофофора, видны лофофоральные кровеносные сосуды и части метанефридия. Д – животное, извлеченное из трубки: видно подразделение туловища на участки. Е – лофофор живого животного, вид сверху: видны лофофоральные органы (ло).

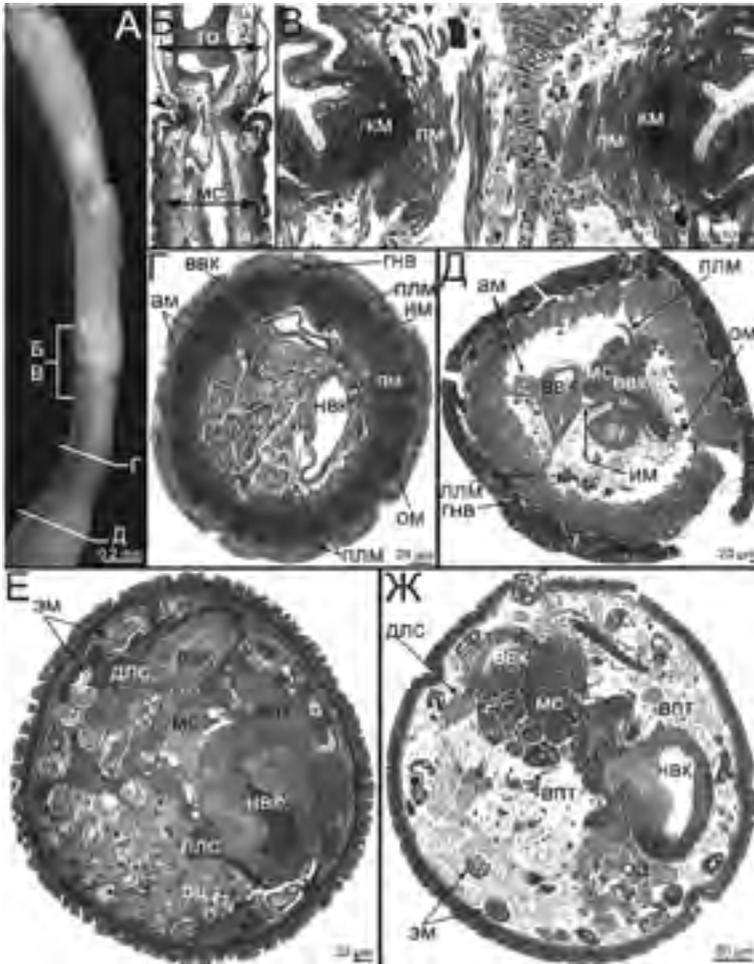


Рис. 2. Детали строения *Phoronis embryolabi* по Temereva, Chichvarkhin, 2017. А – головной конец тела с лофофором: показаны уровни, где сделаны продольные (Б-В) и поперечные (Г-Ж) гистологические срезы. Б – срез через границы головного участка (го) и медиального сфинктера (мс). В – организация кольцевой складки на границе головного отдела и медиального сфинктера: виден толстый слой кольцевых мышц (км) и продольные мышечные ленты (пм). Г – срез через медиальный сфинктер: продольная мускулатура организована в виде высоких пучков. Д – передний отдел заднего туловищного участка: продольная мускулатура формирует типичные для форонид ленты. Е – задний отдел заднего туловищного участка: тонкие покровы, целом заполнен вазоперитонеальной тканью (впт) и развивающимися эмбрионами. Ж – задний отдел заднего туловищного участка: вазоперитонеальная ткань образована клетками со светлой цитоплазмой.

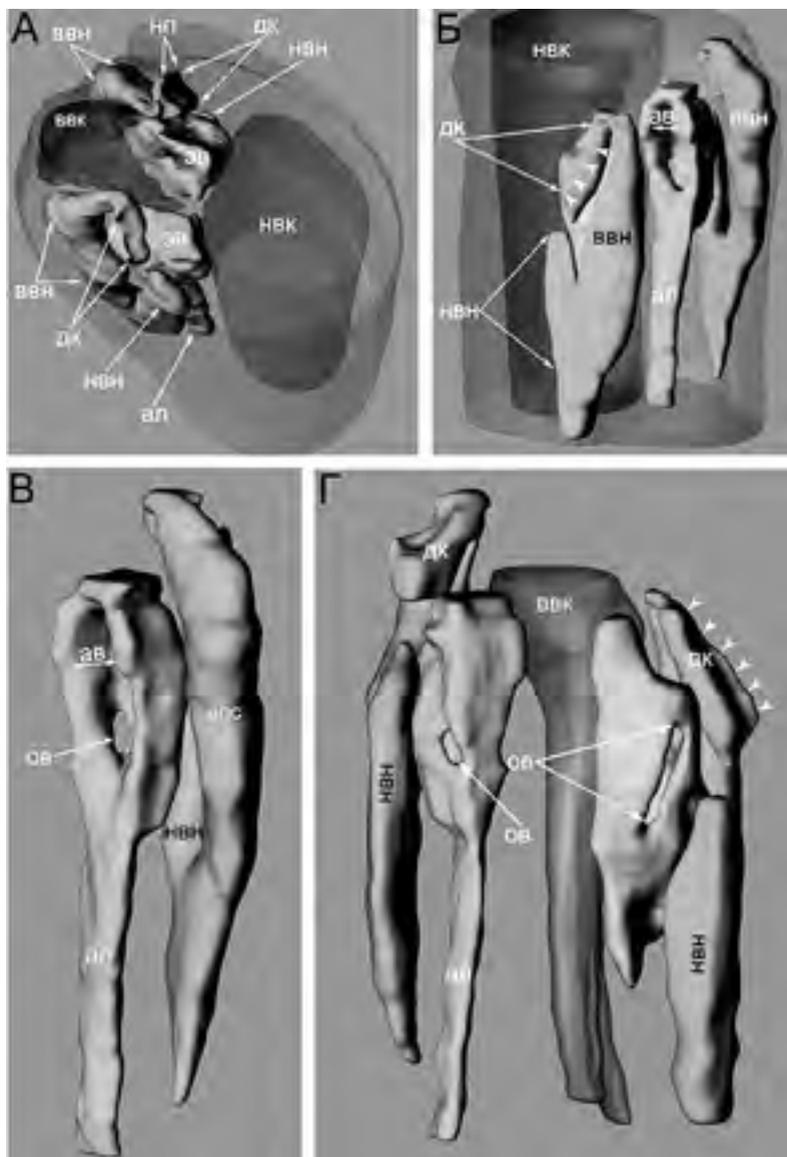


Рис. 3. Трехмерная реконструкция метанефридиев по сериям срезов *Phoronis embryolabi* по Temereva, Chichvarkhin, 2017. А – вид на головной гонец тела сверху. Б – вид на нефридии с анальной стороны слева. В – реконструкция правого нефридия. Г – нефридии с оральной стороны: видны оральные воронки.

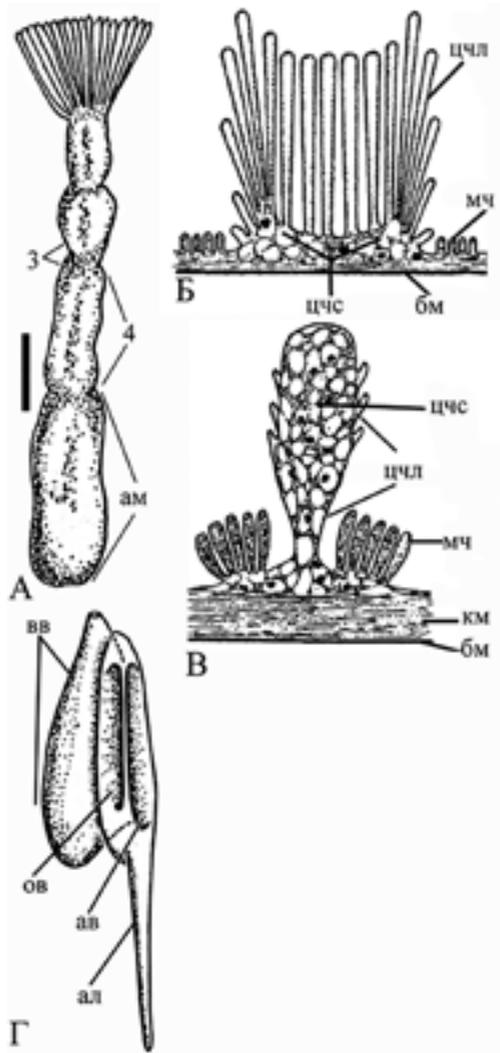


Рис. 4. *Phoronis pallida* по Emig, 1979 (А, Г) и Silen, 1952 (Б, В). А – внешний вид животного. Тело подразделено тремя кольцевыми сфинктерами на зоны. Б, В – продольная мускулатура в зоне 4 (Б) и зоне 3 (В). Г – реконструкция нефридия. Обозначения: ав – анальная воронка, ал – анальная лопасть, ам – ампула, бм – базальная мембрана, вв – восходящая ветвь канала, км – кольцевая мускулатура, мч – маргинальная часть ленты продольной мускулатуры, ов – оральная воронка, цчл – центральная часть ленты продольной мускулатуры, центральная часть синцития продольной мускулатуры. Масштаб А=1 мм.

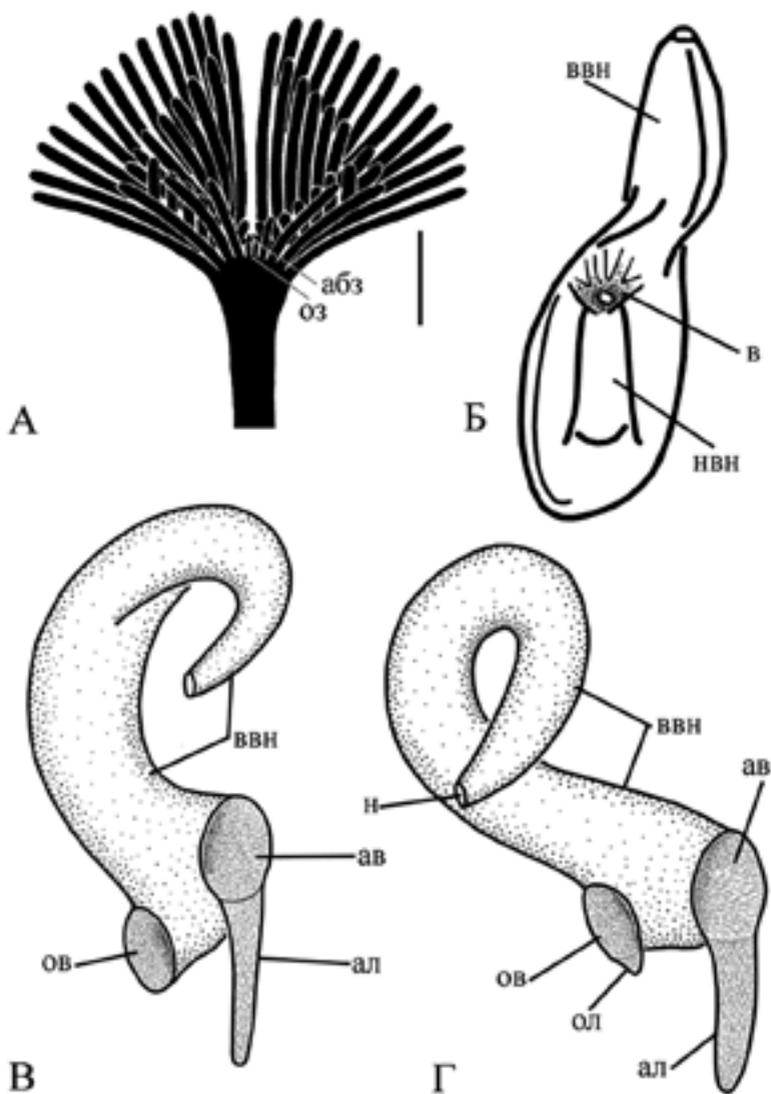


Рис. 5. Морфология переднего конца тела *Phoronis muelleri* (А) и трехмерные реконструкции нефридиев (Б – *P. muelleri*, В – *P. australis*, Г – *P. hippocrepia*). Обозначения: абз – абфронтальная зона закладки щупалец, ав – анальная воронка, ал – анальная лопасть, в – воронка, ввн – восходящая ветвь канала нефридия, н – нефропор, нвн – нисходящая ветвь канала нефридия, ов – оральная воронка, оз – оральная зона закладки щупалец, ол – оральная лопасть. Масштаб А=1 мм.

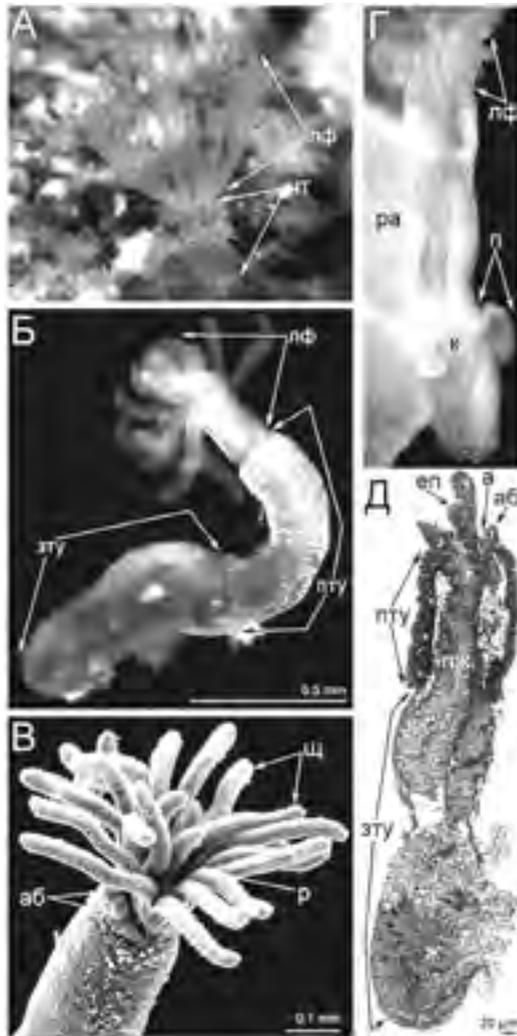


Рис. 6. *Phoronis ovalis* из Онежского залива Белого моря. А – лофофор живого животного, торчащий из трубки, погруженной в толщу раковины моллюска. Б – живое животное, вынутое из толщи раковины моллюска. В – передний конец тела со щупальцами; СЭМ. Г – живое животное в толще трубки. Д – полутонкий сагиттальный срез через целое животное. Видно разделение тела на отделы. Обозначения: а – наус, аб – анальный бугор, еп – эпистом, зту – задний туловищный участок, лф – лофофор, к – кишечник, п – «почка», пту – передний туловищный участок, р – рот, ра – раковина моллюска, чт – часть трубки, щ – щупальца.

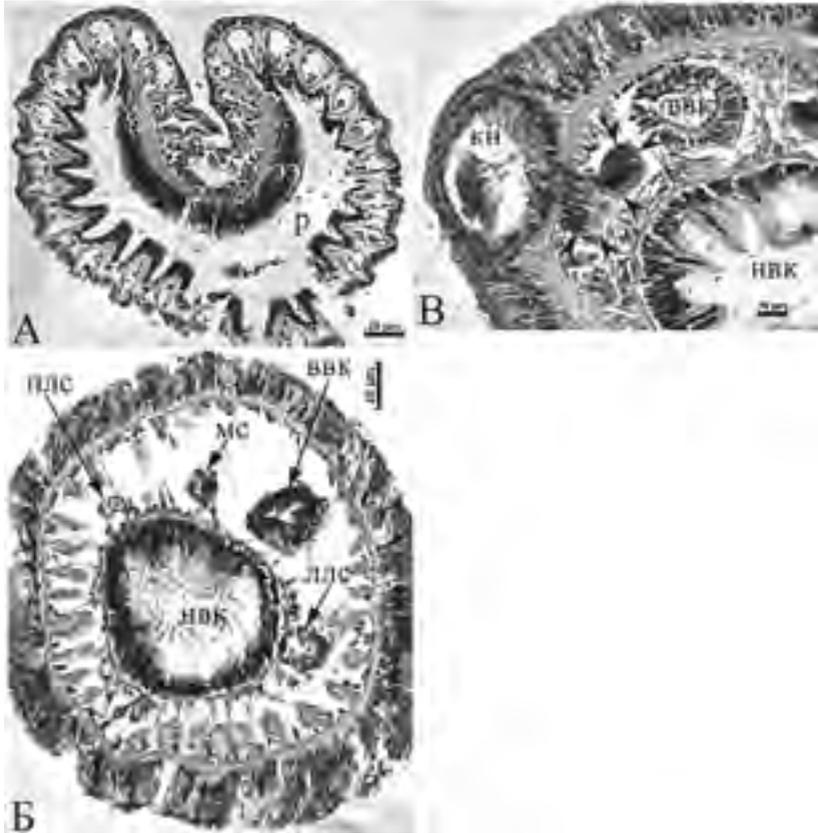


Рис. 7. Детали строения *Phoronis ovalis* из Южно-Курильского пролива на поперечных гистологических срезах. А – срез через лофофор. Б – срез через середину тела. В – срез через канал (кн) и эпителий воронки (указан вогнутыми наконечниками) нефридия. Обозначения: ввк – восходящая ветвь кишечника, ллс – левый латеральный сосуд, мс – медиальный сосуд, нвк – нисходящая ветвь кишечника, плс – правый латеральный сосуд, р – рот, ээ – эпителий верхушки эпистома.



Рис. 8. Детали строения *Phoronis australis* (море Сулу) на поперечных гистологических срезах. А – через лофофор. Б – через середину переднего туловищного участка тела. В – через канал нефридия (кн). Обозначения: ав – анальная воронка нефридия, ввк – восходящая ветвь кишечника, нвк – нисходящая ветвь кишечника, п – пищевод, щ – щупальца. Камеры туловищного целома: ла – левая анальная, ло – левая оральная, па – правая анальная, по – правая оральная. Кровеносные сосуды: ллс – левый латеральный, мс – медиальный, плс – правый латеральный. Масштаб 100 мкм.



Рис. 9. *Phoronis australis*. А – поперечный срез через основание лофофора (видны небольшие лофофоральные органы – указаны наконечниками). Б – фотография живых форонид, передние концы тел которых торчат из толщи трубки цериантарии (видны многочисленные темные щупальца кишечнотелостного «хозяина»). В кроне щупалец форонид видны парные белые образования (указаны стрелками) – это эмбриональные скопления. Фото Hrvoje Sizmek. Масштаб: А=0.5 мм, Б=3 мм.



Рис. 10. *Phoronis hippocrepia*. А, Е – фотографии фиксированных животных А – внешний вид животного в трубке (тр). Е – щупальца и скопление эмбрионов (указано наконечниками)). Б, В – поперечные гистологические срезы через лофофор (Б – сверлящая форма, В – форма из мягкого грунта). Г, Д – поперечные срезы через оральную (Г) и анальную (Д) воронки нефридия. Ж – поперечный срез через восходящую часть каналов нефридиев (кн). Обозначения: ав – анальная воронка нефридия, акц – анальная камера целома, ал – анальная лопасть, кн – канал нефридия, лм – латеральный мезентерий, мс – медиальный сосуд, эмб – эмбрион, эп – эпистом, яц – яйцеклетка. 1, 3 – части нидаментальной железы. Стрелками указан эпителий оральной воронки. Масштабы: А=2 мм, Б=200 мкм, В=100 мкм, Г, Д= 20 мкм, Е=1 мм, Ж=500 мкм.

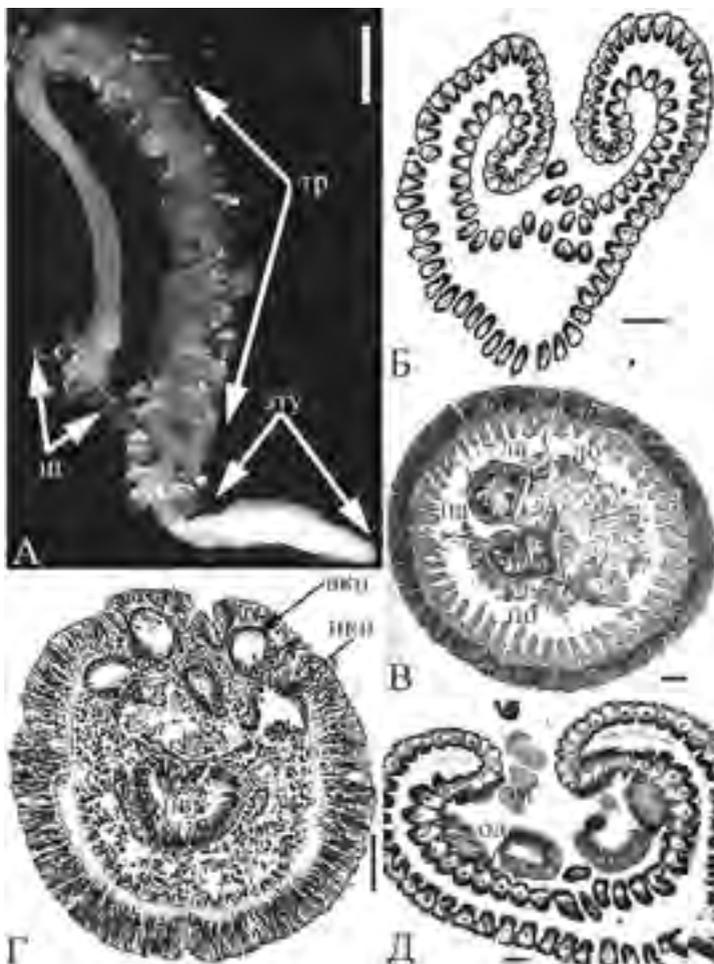


Рис. 11. *Phoronis psammophila*, *Phoronis svetlanae* и *Phoronis ijimai*. А – внешний вид *P. psammophila*, фотография фиксированного животного в рубке. Б – поперечный гистологический срез лофофора *P. svetlanae*. В – поперечный гистологический срез середины тела *P. svetlanae*: видно число лент продольной мускулатуры в каждой камере туловищного целома. Г – поперечный гистологический срез на уровне воронок нефридиев *P. svetlanae*. Д – поперечный гистологический срез лофофора *P. ijimai*. Обозначения: вкн – восходящее колено канала нефридия, зту – задний туловищный участок тела, нвк – нисходящая ветвь кишечника, нкн – нисходящее колено канала нефридия, ол – лофофоральный орган, тр – трубка, щ – шупальца, эм – эмбрионы. Камеры целома: ла – левая анальная, ло – левая оральная, па – правая анальная, по – правая оральная. Масштабы: А=0.5 мм, Б=100 мкм, В – Д=50 мкм.

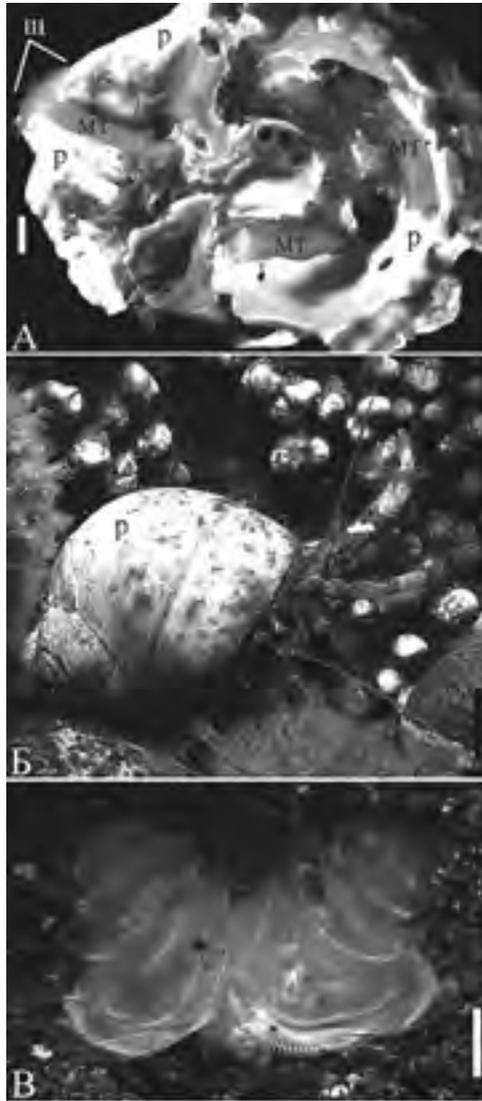


Рис. 12. *Phoronis ijimai* в толще раковины (р) брюхоногого моллюска *Littorina squalida* (А). Рак-отшельник (ро) в раковине *Littorina squalida* (Б). Лофофор *Phoronopsis californica* (В). А – фотография фиксированного материала. Б, В – фотографии живых животных. Б – автор фотографии Кира Регель. В – автор фотографии – Peter Wirtz. Обозначения: мт – мягкое тело форониды в толще раковины, щ – щупальца лофофора. Масштабы: А=1 мм, Б=10 мм, В=2.5 мм.

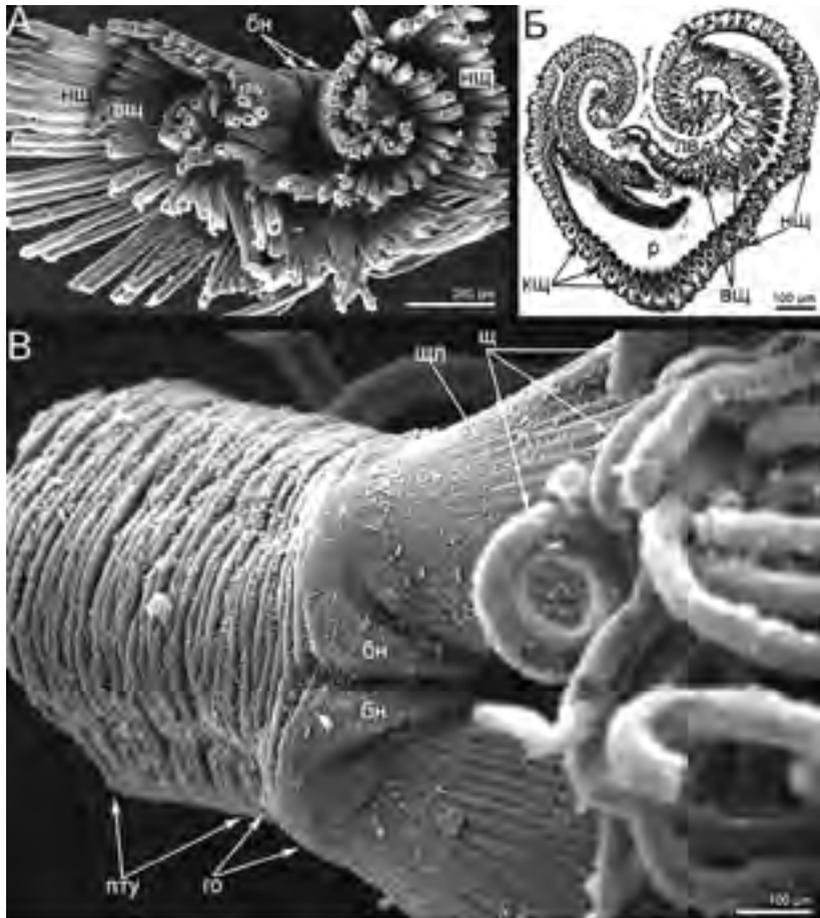


Рис. 13. Строение головного конца тела *Phoronis savinkini* по Темерева, Неклюдов, 2017. А – вид на лофофор сверху, щупальца лофофора срезаны до 1/3: хорошо различима спиральная форма лофофора; СЭМ. Б – гистологический поперечный срез лофофор. Видно, что концы лофофора завернуты внутрь на один оборот. Внутренний ряд щупалец разомкнут на спинной стороне, где находятся зоны закладки новых щупалец (показаны звездочками). В – головной отдел тела, вид с анальной стороны: видны бугры нефридиев; СЭМ. Обозначения: бн – бугор канала нефридия, вщ – щупальца внутреннего ряда, го – головной отдел, кщ – сосуды щупалец, лв – лофофоральная вогнутость, лщ – щупальца наружного ряда, пту – туловищный отдел со складчатым эпителием, р – рот, щ – щупальца, щл – щупальцевая ламелла.

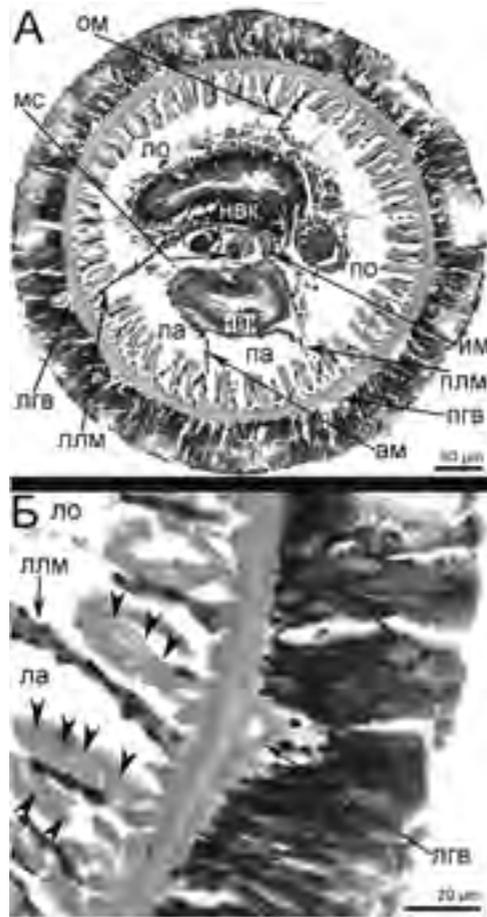


Рис. 14. Строение переднего туловищного участка тела *Phoronis savinkini* по Темерева, Неклюдов, 2017. А – гистологический поперечный срез: видно разделение туловищного целома на камеры. Б – участок кожно-мышечного мешка: видны ленты продольной мускулатуры кустистого типа и расположенное в эпидермисе в основании латерального мезентерия левое гигантское нервное волокно. Мышечные клетки в центральных частях лент продольной мускулатуры, наличие которых определяет кустистый тип мускулатуры, указаны накопечниками. Обозначения: ам – анальный мезентерий, вк – восходящая ветвь кишечника, им – интеринтестинальный мезентерий, ла – левая анальная камера целома, лгв – левое гигантское нервное волокно, ллм – левый латеральный мезентерий, ло – левая оральная камера целома, мс – медиальный сосуд, нвк – нисходящая ветвь кишечника, ом – оральный мезентерий, па – правая анальная камера целома, пгв – правое гигантское нервное волокно; плм – правый латеральный мезентерий.

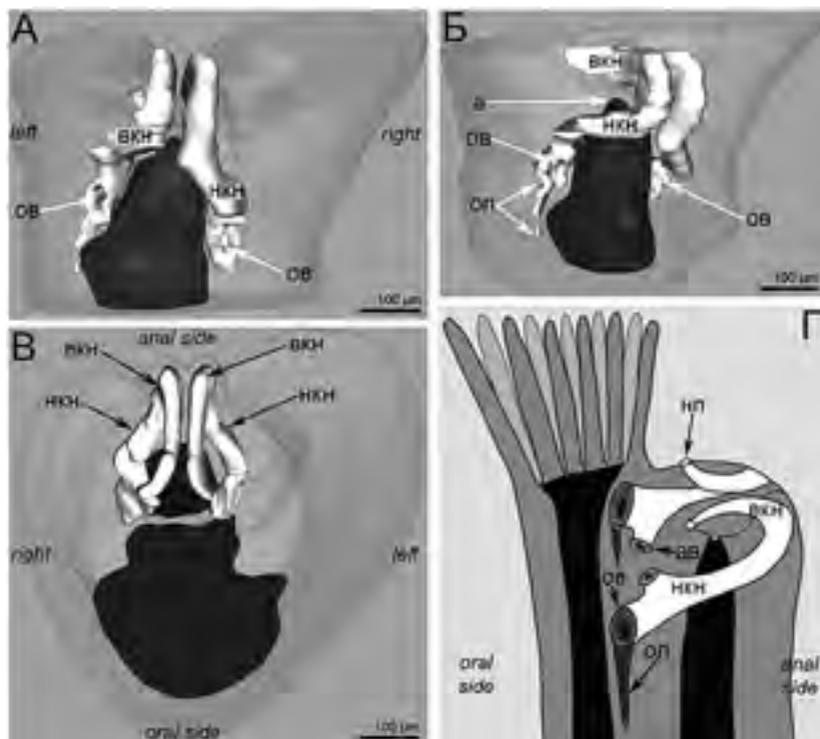


Рис. 15. 3D-реконструкции метанефридиев по серии гистологических срезов, положение метанефридиев относительно других органов головного конца *Phoronis savinkini* по Темерева, Неклюдов, 2017. А – вид с анального конца, видны оральные воронки и изогнутые каналы нефридиев. Б – вид с анальной стороны слева, виден изогнутый канал нефридия и оральная воронка с ресничной лопастью. Хорошо заметно положение ануса ниже нефридиопрор. В – вид на передний конец сверху: обозначено расположение основных отделов нефридия относительно сторон тела и кишечника. Г – схема расположения нефридиев в переднем конце тела животного. Обозначение: а – анальное отверстие, ав – анальная воронка метанефридия, ввк – восходящая ветвь кишечника, вкн – верхняя ветвь канала нефридия; нвк – нисходящая ветвь кишечника, нкн – нижняя ветвь канала нефридия, нп – нефридиопрор, ов – оральная воронка метанефридия; ол – оральная ресничная лопасть нефридия.

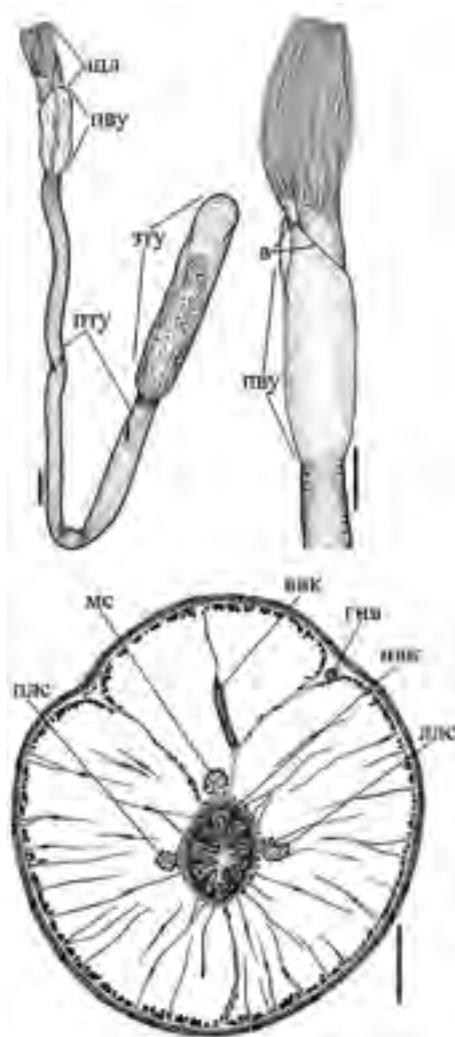


Рис. 16. Детали строения *Phoronopsis malakhovi* по Темерева, 2000. А, Б – рисунки с фиксированных животных. А – внешний вид целого животного. Б – внешний вид головного конца тела. В – схема поперечного среза через передний вздутый участок тела (пву). Обозначения: в – наклонный воротничок, ввк – восходящая ветвь кишечника, гнв – гигантское нервное волокно, зту – задний туловищный участок тела, ллс – левый латеральный сосуд, мс – медиальный кровеносный сосуд, нвк – нисходящая ветвь кишечника, плс – правый латеральный сосуд, пту – передний туловищный участок тела, шдл – щупальца лофофора. Масштабы: А, Б=1 мм, В=0.15 мм.

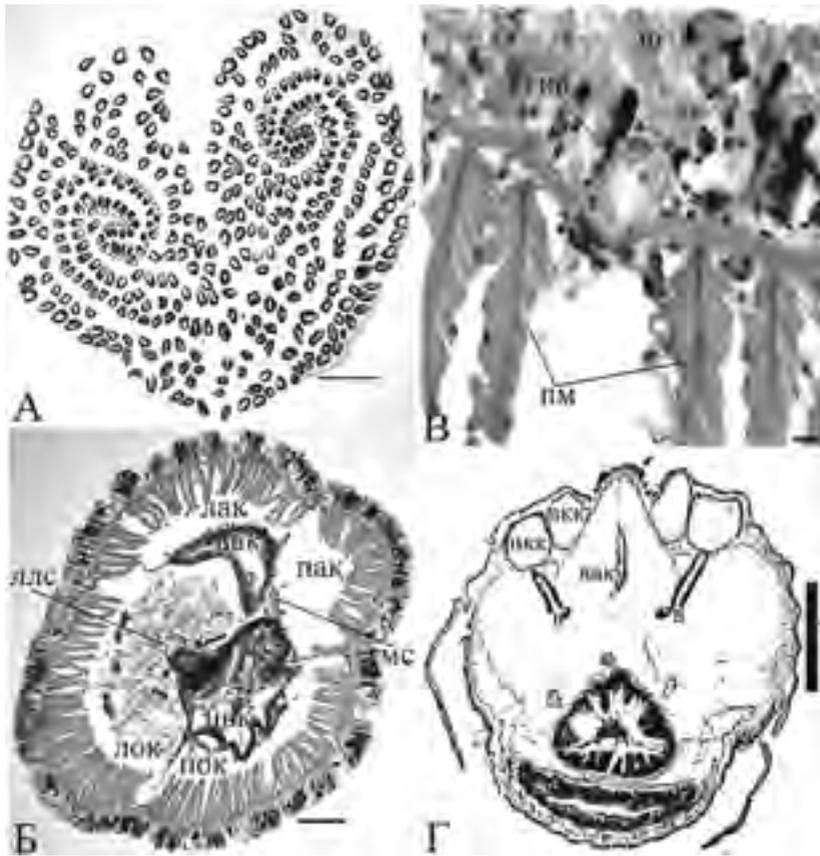


Рис. 17. Детали строения *Phoronopsis malakhovi* по Темерева, 2000. Поперечные гистологические срезы: на уровне лофофора (А), через передний туловищный участок тела (Б), через гигантское нервное волокно (гнв) (В). Г – Поперечный срез на уровне воронок нефридиев. Обозначения: камеры туловищного целома: лак – левая анальная, лок – левая оральная, пак – правая анальная, пок – правая оральная; в – воронка, влк – восходящая ветвь кишечника, вкк – восходящее колено канала; ллс – левый латеральный сосуд, мс – медиальный сосуд, нлк – нисходящая ветвь кишечника, нкк – нисходящее колено канала; пм – продольная мускулатура, эп – эпидермис. Масштабы: А=0.5 мм, Б=100 мкм, В=20 мкм, Г=200 мкм.

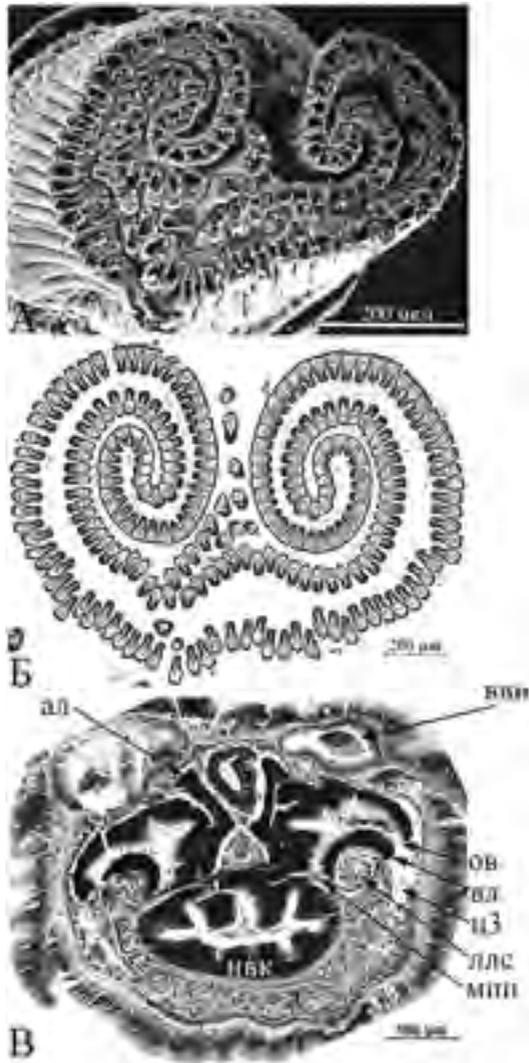


Рис. 18. Детали строения *Phoronopsis harmeri* на поперечных срезах. А – срез через лофофор по данным СЭМ. Экземпляр из зал. Восток Японского моря. Б – гистологический срез через лофофор экземпляра из зал. Пюджет Саунд (восточное побережье Северной Америки). В – срез на уровне воронок нефридиев самки из зал. Восток Японского моря. Обозначения: ал – анальная лопасть, вл – верхняя лопасть, ввн – восходящая ветвь канала нефридия, д – диафрагма, ллс – левый латеральный кровеносный сосуд, мпп – место прикрепления верхней лопасти нефридия к пищеводу

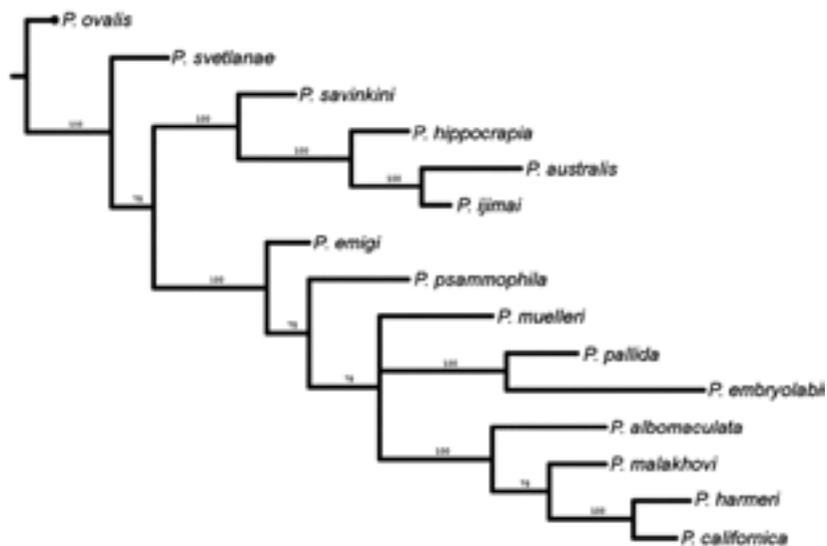
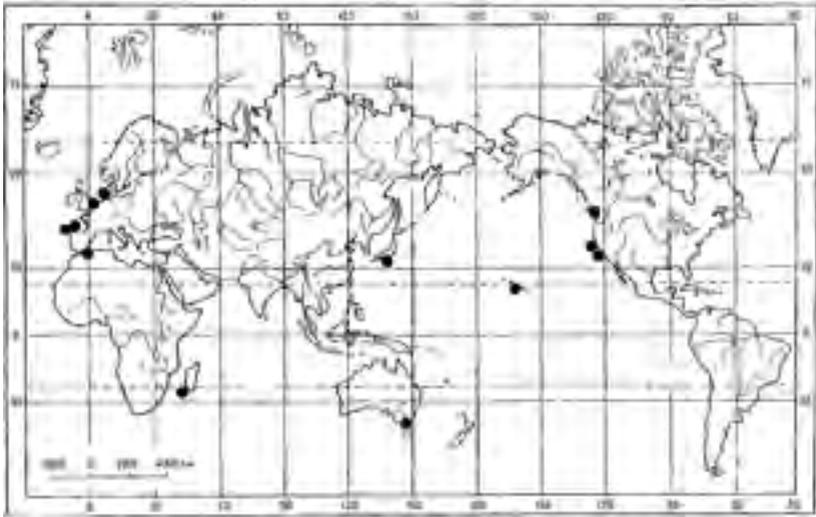
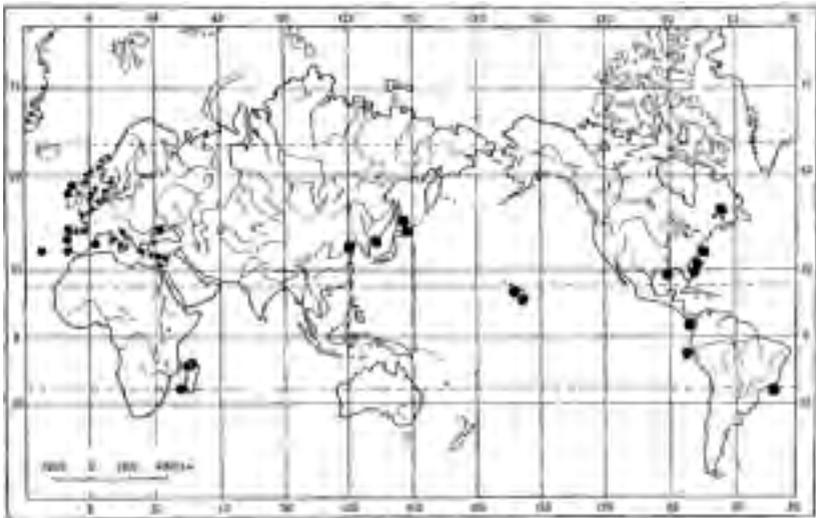


Рис. 19. Консенсусное филогенетическое дерево для 15 видов форонид по Теме-рева, Неклюдов, 2017.

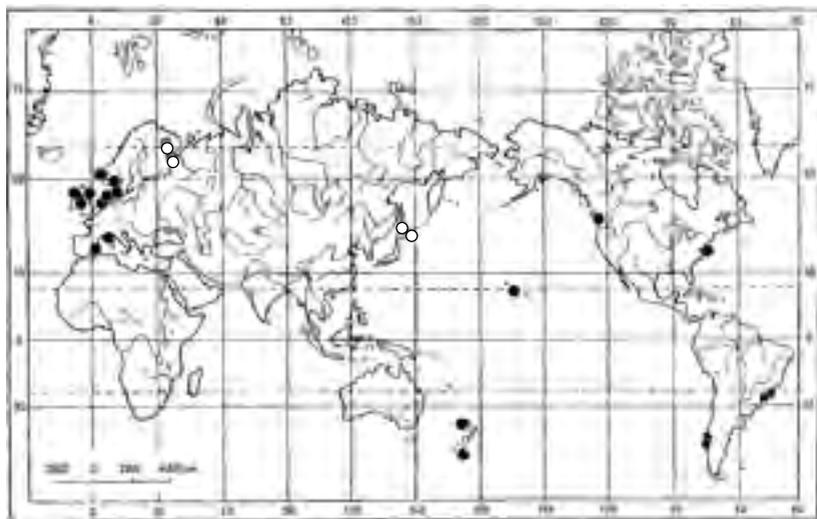


Карта 1. Географическое распространение *Phoronis pallida*

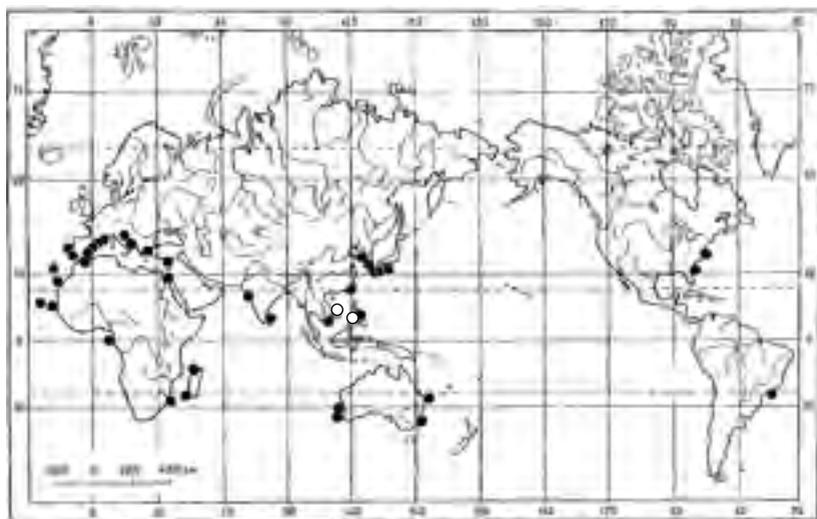


Карта 2. Географическое распространение *Phoronis muelleri*

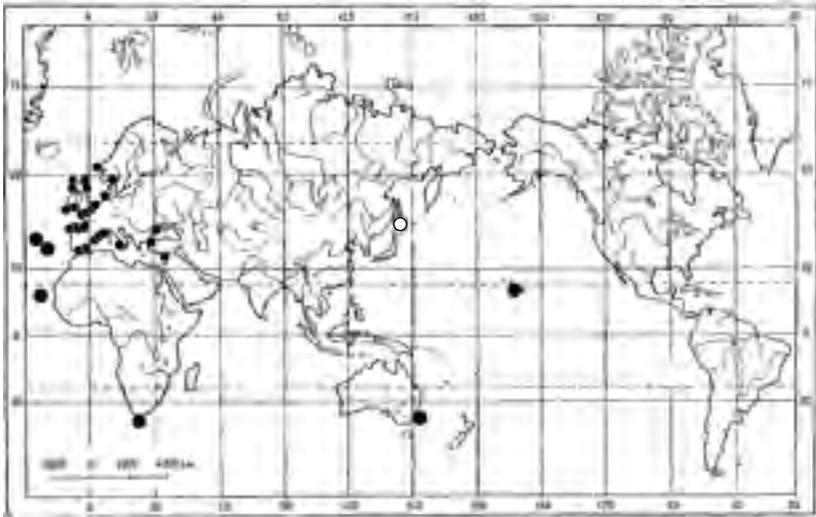
Синопис мировой фауны форонид (Phoronida)



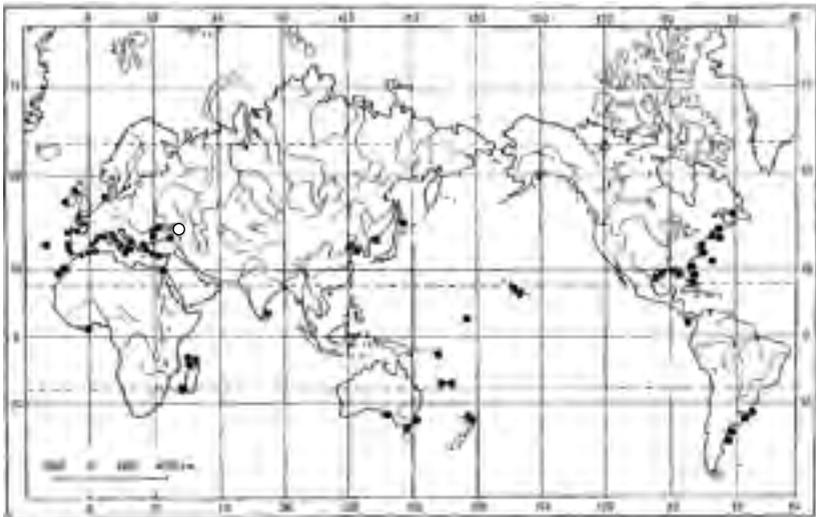
Карта 3. Географическое распространение *Phoronis ovalis*. Белыми кружками отмечены места собственных находок.



Карта 4. Географическое распространение *Phoronis australis*. Белыми кружками отмечены места собственных находок.

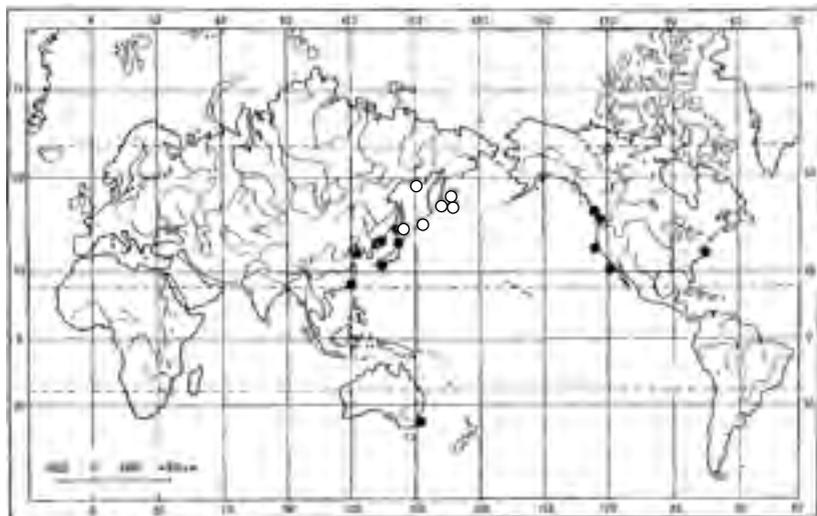


Карта 5. Географическое распространение *Phoronis hippocrepia*. Белым кружком указано место собственной находки.

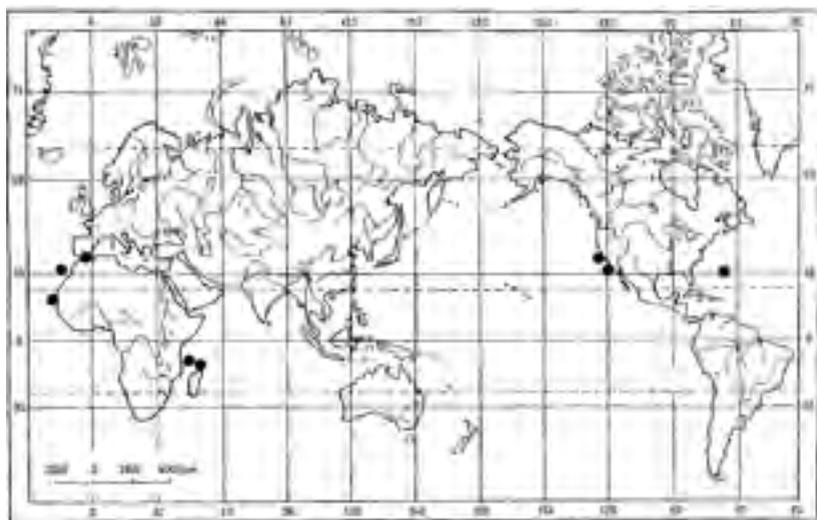


Карта 6. Географическое распространение *Phoronis psammophila*. Белым кружком указано место собственной находки.

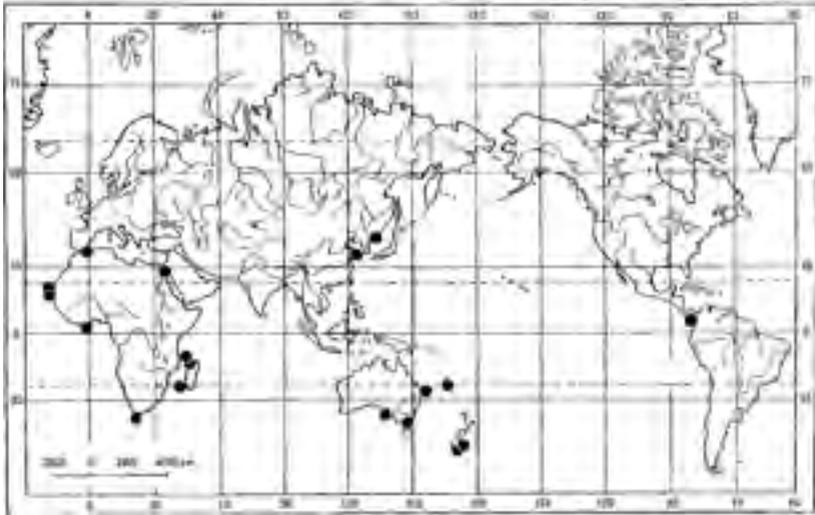
Синопис мировой фауны форонид (Phoronida)



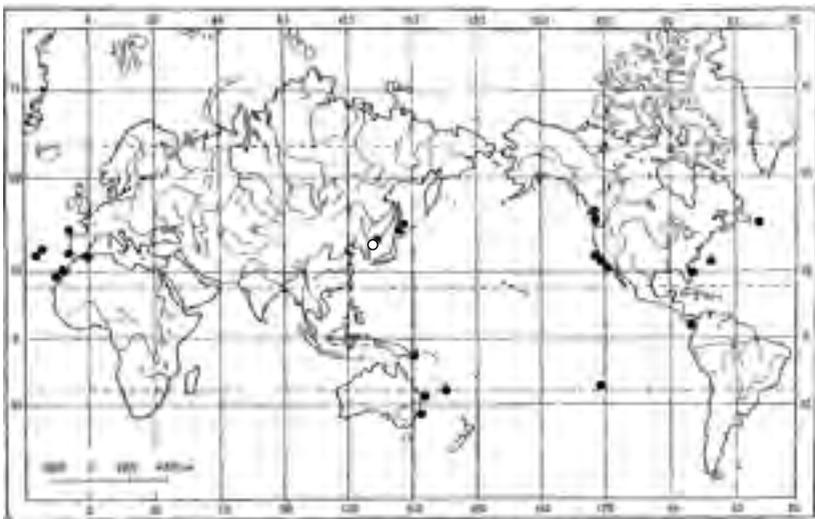
Карта 7. Географическое распространение *Phoronis ijimai*. Белыми кружками отмечены места собственных находок.



Карта 8. Географическое распространение *Phoronopsis californica*.



Карта 9. Географическое распространение *Phoronopsis albomaculata*.



Карта 10. Географическое распространение *Phoronopsis harmeri*. Белым кружком отмечено место собственных находок.

Список литературы

1. Вышкварцев Д.И., Лебедев Е.Б., Калашиников В.З., 1990. Последствия тайфуна «Вера»: выброс беспозвоночных на песчаную косу в заливе Посъета Японского моря // Биология моря. Т. 5. С. 78–80.
2. Касьянов В.Л., Радашевский В.И., 1987. Первая находка форонид в водах Вьетнама // Биология моря. № 4. С. 69–70.
3. Мамкаев Ю.В., 1962. О форонидах дальневосточных морей // Исследования дальневосточных морей СССР. Т. 8. С. 219–237.
4. Омеляненко В.А., Куликова В.А., 2011. Пелагические личинки бентосных беспозвоночных залива Восток, залива Петра Великого, Японское море: состав, фенология и популяционная динамика // Биология моря. Т. 7. № 1. С. 7–22.
5. Скарлато О.А., Голиков А.Н., Василенко С.В., Цветкова Н.Л., Грузов Е.Н., Несис К.Н., 1967. Состав, структура и распределение биоценозов в прибрежных водах залива Посъет (Японское море). – В кн.: Биоценозы зал. Посъет Японского моря. Л.: Наука. С. 5–61.
6. Тарасов В.Г., 1978. Распределение и трофическое районирование донных сообществ мягких грунтов залива Восток Японского моря // Биология моря. № 6. С. 16–22.
7. Темерева Е.Н., 2000. Новый вид форониды *Phoronopsis malakhovi* (Lophophorata, Phoronida) из Южно-Китайского моря // Зоологический журнал. Т. 79. № 9. С. 1088–1093.
8. Темерева Е.Н., 2005. Тип Phoronida – Форониды // Биота российских вод Японского моря. Т. 3 «Брахиоподы и форониды». Отв. ред. А.В. Адрианова. Владивосток: Дальнаука. С. 50–76.
9. Темерева Е.Н., 2008. Форониды: строение, развитие, мировая фауна и филогения. Дис...доктора биол.наук. 03.00.08 : [в 2 т.] М.: Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова. С. 507–261.
10. Темерева Е.Н., Малахов В.В., 1999. Новый вид сверлящих форонид *Phoronis svetlanae* (Lophophorata, Phoronida) из Японского моря // Зоологический журнал. Т. 78. № 5. С. 626–630.
11. Темерева Е.Н., Малахов В.В., 2003. Организация и происхождение кровеносной системы форонид // Доклады Академии наук. Т. 389. № 4. С. 1–4.
12. Темерева Е.Н., Малахов В.В., 2009. Об организации лофофора форонид (Lophophorata: Phoronida) // Биология моря. Т. 35. № 6. С. 425–435.
13. Темерева Е.Н., Малахов В.В. 2006. Микроскопическая анатомия и ультраструктура лофофоральных органов и прилежащих к ним эпителиев лофофоральной вогнутости и анального бугра у форониды *Phoronopsis harmeri* Pixell, 1912 (Lophophorata, Phoronida) // Биология моря. Т. 32. № 6. С. 340–352.

14. *Темерева Е.Н., Малахов В.В., Чернышев А.В.*, 2006. Гигантская актинотроха – личинка форониды из Южно-Китайского моря и феномен гигантских личинок // Доклады Академии наук. Т. 410. № 5. С. 1–4.
15. *Темерева Е.Н., Неклюдов Б.В.* 2017. Новый вид форониды *Phoronis savinkini* sp. n. из Южно-Китайского моря и анализ таксономического разнообразия *Phoronida* // Зоологический журнал. Т.96. №9. С. 1285-1308.
16. *Темерева Е.Н., Неретина Т.В., Ступникова А.Н.*, 2016. Первое описание личиночных стадий и форониды *Phoronis australis* Haswell, 1883 и анализ мировой фауны личинок форонид // Биология моря. Т. 41. № 2. С. 104–114.
17. *Эмиг К.К., Голиков А.Н.*, 1990. Форониды Дальневосточных морей России и их распространение в Тихом океане // Зоологический журнал. Т. 69. № 6. С. 22–30.
18. *Bailey-Brock Jh., Emig C.*, 2000. Hawaiian *Phoronida* (Lophophorata) and their distribution in the Pacific region // Pacific Science. V. 54. P. 119–126.
19. *Ballerstedt S.*, 2006. *Phoronis hippocrepia* A horseshoe worm. Tyler-Walters H., Hiscock K. (eds). Marine Life Information Network: Biology and Sensitivity Key Information Reviews [online]. Plymouth: Marine Biological Association of the United Kingdom.
20. *Cohen B.L.*, 2013. Rerooting the rDNA gene tree reveals phoronids to be ‘brachiopods without shells’; dangers of wide taxon samples in metazoan phylogenetics (Phoronida; Brachiopoda) // Zoological Journal of the Linnean Society. Т. 167. № 1. P. 82–92.
21. *Cori C.J.*, 1889. Beitrag zur Anatomie der *Phoronis*. Inaug.–Diss. Prague (Univ. Leipzig). 48 p.
22. *Emig C.C.*, 1974. The systematics and evolution of the Phylum *Phoronida* // Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung. Т. 12. № 2. P. 128–151.
23. *Emig C.C.*, 1977. Embryology of *Phoronida* // American Zoologist. Т. 17. № 1. P. 21–37.
24. *Emig C.C.*, 1979. British and other *Phoronides* // Synopsis of the British Fauna. V. 13. P. 1–57.
25. *Emig C.C.*, 1982. The Biology of *Phoronida* // Advances in Marine Biology, V. 19. P. 1–89
26. *Emig C.C.*, 1984. On the origin of the Lophophorates // Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung. Т. 22. № 2. P. 91–94.
27. *Emig C.C.*, 1985. Phylogenetic systematics in *Phoronida* (Lophophorata) // Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung. V. 23. № 3. P. 184–193.
28. *Emig C.C.*, 2017. *Phoronid@ 2017*. 15.05.2017. Available at: <http://paleopolis.rediris.es/Phoronida/>

29. *Grobe P.*, 2008. Larval development, the origin of the coelom and the phylogenetic relationships of the Phoronida дисс. Berlin, Germany: Freie Universität.

30. *Herrmann K.*, 1997. Phoronida // Microscopic anatomy of invertebrates. T. 13. P. 207–235.

31. *Hilton W.A.*, 1930. A new *Phoronopsis* from California. Transaction of the American Microscopical Society. V. 49. P. 154–159.

32. *Hirose M., Fukiage R., Katoh T., Kajihara H.*, 2014. Description and molecular phylogeny of a new species of *Phoronis* (Phoronida) from Japan, with a redescription of topotypes of *P. ijimai* Oka, 1897 // ZooKeys. V. 398. P. 1–31.

33. *Jang K., Hwang U.*, 2009. Complete mitochondrial genome of *Bugula neritina* (Bryozoa, Gymnolaemata, Cheilostomata): phylogenetic position of Bryozoa and phylogeny of lophophorates within the Lophotrochozoa // BMC Genomics. V. 10. № 1. P. 1–18.

34. *Jivaluk J.*, 1997. Distribution, abundance and composition of zooplankton in the South China Sea, Area I: Gulf of Thailand and East Coast of Peninsular Malaysia // Proceeding of the first Technical Seminar on Marine Fishery Resource Survey in the South China Sea, Area I: Gulf of Thailand and East Coast of Peninsular Malaysia. P. 24–26.

35. *Jivaluk J.*, 1998. Distribution, abundance and composition of zooplankton in the South China Sea, Area II: Sabah, Sarawak and Brunei Darussalam waters // Proceedings of the Second Technical Seminar on Marine Fishery Resources Survey in the South China Sea, Kuala Lumpur, Malaysia. P. 288–309.

36. *Jivaluk J.*, 2000. Composition, Abundance and Distribution of Zooplankton in the South China Sea, Area IV: Vietnamese Waters // Proceeding of the SEAFDEC Seminar on Fishery Resource in the South China Sea, Area IV: Vietnamese Waters. P. 77–93.

37. *Kocot K.M., Struck T.H., Merkel J., Waits D.S., Todt Ch., Brannock P.M.*, et al., 2017. Phylogenomics of Lophotrochozoa with consideration of systematic error // Systematic Biology. V. 66. № 2. P. 256–282.

38. *Nei M., Kumar S.*, 2000. Molecular evolution and phylogenetics. Oxford university press. 333 p.

39. *Nesnidal M. P., Helmkampf M., Meyer A., Witek A., Bruchhaus I., Ebersberger I.*, et al., 2013. New phylogenomic data support the monophyly of Lophophorata and an Ectoproct–Phoronid clade and indicate that Polyzoa and Kryptrochozoa are caused by systematic bias // BMC evolutionary biology. T. 13. № 253. P. 1–13.

40. *Santagata S., Cohen B.L.*, 2009. Phoronid phylogenetics (Brachiopoda; Phoronata): evidence from morphological cladistics, small and large subunit rDNA sequences, and mitochondrial cox1 // Zoological Journal of the Linnean Society. T. 157. № 1. P. 34–50.

41. *Selys-Longchamps M.*, 2003. Über *Phoronis* und *Actinotrocha* bei Helgoland. Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen, Helgoland. B. 6. P. 1–55.
42. *Silén L.*, 1952. Researches on Phoronidea of the Gullmar Fiord area (west coast of Sweden) // Arkiv för Zoologi. T. 4. № 4. P. 95–140.
43. *Silén L.*, 1954. Developmental biology of Phoronidea of the Gullmar Fiord area (West coast of Sweden) // Acta Zoologica. T. 35. № 3. P. 215–257.
44. *Silén L.*, 1954a. On the nervous system of *Phoronis*. Almqvist & Wiksell.
45. *Temereva E.N.*, 2009. New data on distribution, morphology and taxonomy of phoronid larvae (Phoronida, Lophophorata) // Invertebrate Zoology. V. 6. № 1. P. 47–64.
46. *Temereva E.N.*, 2017. Morphology evidences the lophophorates monophyly: short review of studies on the lophophore innervation // Invertebrate Zoology. V. 14. № 1. P. 85–91.
47. *Temereva E.N., Chichvarkhin A.*, 2017. A new phoronid species, *Phoronis embryolabi*, with a novel type of development, and consideration of phoronid taxonomy and DNA barcoding // Invertebrate Systematics. V. 31. P. 65–84.
48. *Temereva E.N., Kosevich I.A.*, 2016. 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 Evolutionary Biology. V. 16. № 181. P. 1–24.
49. *Temereva E., Malakhov V.*, 2012. Embryogenesis in phoronids // Invertebrate Zoology. V. 8. № 1. P. 1–39.
50. *Temereva E.N., Neretina T.V.*, 2013. A distinct phoronid larva: morphological and molecular evidence // Invertebrate Systematics. T. 27. № 6. P. 622–633.
51. *Temereva E.N., Neretina T.V., Stupnikova A.*, 2016. The fauna of the South China Sea include unknown phoronid species: new records of larvae and adults // Systematics and Biodiversity. V. 14. № 3. P. 509–523.
52. *Temereva E.N., Tsitrin E.B.*, 2014. Development and organization of the larval nervous system in *Phoronopsis harmeri*: new insights into phoronid phylogeny // Frontiers in Zoology. V. 11. № 3. P. 1–25.
53. *Temereva E., Tsitrin E.*, 2015. Modern data on the innervation of the lophophore in *Lingula anatina* (Brachiopoda) support the monophyly of the lophophorates // PLoS ONE. V. 10. № 4. P. 1–29.
54. *Wright T.S.*, 1856. Description of two tubicolar animals // Proceedings of the Royal Society of Edinburgh. T. 1. P. 165–167.

Научный доклад

Е.Н. Темерева

**Синопсис
мировой фауны
форонид
(Phoronida)**

Подписано к печати 06.12.2017

Формат 60 x 84/16

Гарнитура Таймс

Усл. печ. л. 4,3. Усл. изд. л. 2.6

Тираж 20 экз.

Издатель – Российская академия наук

Подготовлено к печати

Управлением научно-издательской деятельности РАН

Отпечатано на оборудовании Управления делами РАН

Издано в авторской редакции

Издается в соответствии с распоряжением
президиума Российской академии наук
от 24 октября 2017 г. №10106-765,
распространяется бесплатно.