

Особенности микроскопической анатомии и ультраструктуры метанефридиев форониды *Phoronopsis harmeri* Pixell, 1912 (Phoronida, Lophophorata)

Е.Н. Темерева¹, В.В. Малахов

Кафедра зоологии беспозвоночных Биологического факультета Московского государственного университета, Москва 119899, Россия.

¹e-mail: temereva@mail.ru

РЕЗЮМЕ: Описана микроскопическая анатомия метанефридиев форониды *Phoronopsis harmeri*. Обнаружен и описан половой диморфизм в строении дистальной части метанефридиев. У самок метанефридий открывается в полость туловищного целома двумя воронками, а у самцов — одной. Приведено описание тонкого строения всех отделов метанефридия: воронки, нисходящей и восходящей ветвей. Клетки эпителия нефростома содержат миофиламенты, проходящие в апикальных частях клеток и ориентированные перпендикулярно их апикально-базальной оси. Миофиламенты описаны также в апикальных и базальных частях клеток эпителия восходящей ветви колена нефридия. Обнаружены различия в строении эпителия нисходящей и восходящей ветвей колена метанефридия. В эпителии нисходящей ветви нефридия много цистерн шероховатого и гладкого ЭПР и почти нет митохондрий, эпителий восходящей ветви содержит много митохондрий и мало цистерн ЭПР. Эти различия обсуждены с точки зрения функций разных отделов канала нефридия.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: форониды, ультраструктура, метанефридий.

Distinctive features of the microscopical anatomy and ultrastructure of the metanephridia *Phoronopsis harmeri* Pixell, 1912 (Phoronida, Lophophorata)

E.N. Temereva¹, V.V. Malakhov

Department of Invertebrate Zoology, Biology Faculty, Moscow State University, Moscow 119899, Russia.

¹e-mail: temereva@mail.ru

ABSTRACT: The microscopical anatomy of metanephridia *Phoronopsis harmeri* (Phoronida) was described. Sexual dimorphism in the structure of the distal parts of metanephridia was found and described. Female metanephridium has two ciliated funnels, whereas male metanephridium has only one. Description of the fine structure of all metanephridial parts (funnel, ascending and descending branches) was given. Epithelium of the nephrostome consists of myoepithelial cells with myofibrils in the apical parts of the cells. Myofibrils are also found in the apical and basal parts of cells of the ascending metanephridial branch. The differences between the fine structure of the ascending and descending metanephridial branches were found and described. Epithelial cells of the descending branch contain many cisterns of the rough and smooth endoplasmic reticulum, but these cells practically lack mitochondria. In contrast, epithelial cells of the ascending branch have many mitochondria and very few cisterns of the endoplasmic reticulum. These differences were discussed in the view of different functions of ascending and descending metanephridial parts.

KEY WORDS: Phoronida, ultrastructure, metanephridium.

Введение

Форониды — это слабоизученная группа морских реликтовых беспозвоночных, занимающая промежуточное положение между типичными первичноротыми и вторичноротыми. В типе *Phoronida* насчитывается всего 12 видов, относящихся к двум родам (Emig, 1979; Темерева, Малахов, 1999; Темерева, 2000). Определение видов форонид чрезвычайно затруднено и возможно только по сериям гистологических срезов. Большое значение для идентификации видов имеет строение метанефридиев (см., например, Emig, 1979).

В настоящее время существует только одна работа, посвященная исследованию ультраструктуры метанефридиев форонид (Bartolomaeus, 1989). Эта работа выполнена на представителе рода *Phoronis* Wright, 1856 и не отражает особенностей тонкого строения представителей рода *Phoronopsis* Gilchrist, 1907.

Целью настоящей работы является описание микроскопической анатомии и ультраструктуры всех отделов метанефридия форонид на примере вида *Phoronopsis harmeri* Pixell, 1912.

Материал и методы

Материалом для настоящей работы послужили взрослые особи форониды *Ph. harmeri*, собранные в заливе Восток Японского моря на глубине около 3 м на песчаном грунте.

Для изучения микроскопической анатомии животных извлекали из трубок и фиксировали 4%-ным раствором формалина на фильтрате морской воды. Затем животных отмывали от фиксатора в дистиллированной воде. Для последующей работы использовали только головные концы животных, содержащие метанефридии. Кусочки животных были обезвожены в спиртах возрастающей концентрации, проведены через бутыл и ксилол до парапласта. Пропитка проводилась в двух сменах парапласта при температуре 62°C. Залитый в парапласт материал был микротомирован и разложен на срезы

толщиной 5 мкм. Срезы были окрашены согласно стандартной методике гематоксилином Караччи, заключены в канадский бальзам и просмотрены в световой микроскоп.

Для изучения ультраструктуры были вырезаны небольшие кусочки тела с метанефридиями. Затем эти кусочки фиксировали 2,5%-ным раствором глутаральдегида на 0,05 М какодилатном буфере (pH 7,2) с добавлением NaCl (21 мг/мл). После фиксации материал дофиксировали 2%-ным раствором тетроксидом осмия. В дальнейшем полученный материал был обезвожен в спиртах и ацетоне и залит в смесь аралдитов. Ультратонкие срезы были контрастированы уранилацетатом и цитратом свинца, а затем изучены при помощи трансмиссионного электронного микроскопа (ТЕМ).

Результаты

Выделительная система форонид представлена двумя парными метанефридиями, расположенными по обе стороны от нисходящей ветви кишечника в передней части тела сразу под диафрагмой. Нефридий имеет вид неравноплечей U-образно изогнутой трубки (рис. 1). В строении дистальной части нефридия, открывающейся в полость тела, имеет место половой диморфизм. У самцов нефридий открывается единственной широкой воронкой, снабженной двумя ресничными лопастями: верхней и нижней (рис. 1А). Верхняя лопасть находится в самой верхней части туловищного целома, где латеральные мезентерии, разделяющие анальную и оральную камеры отсутствуют. Нижняя лопасть отгибается в анальную камеру целома и прикреплена к имеющемуся здесь латеральному мезентерию. У самок стенка нисходящей ветви кишечника прирастает к воронке нефридия таким образом, что его воронка оказывается разделенной на два отверстия (рис. 1Б). При этом одно из отверстий открывается в анальную камеру целома и снабжено отогнутой вниз нижней (анальной) ресничной лопастью. Другое отверстие открывается в оральную камеру целома. Верхняя рес-

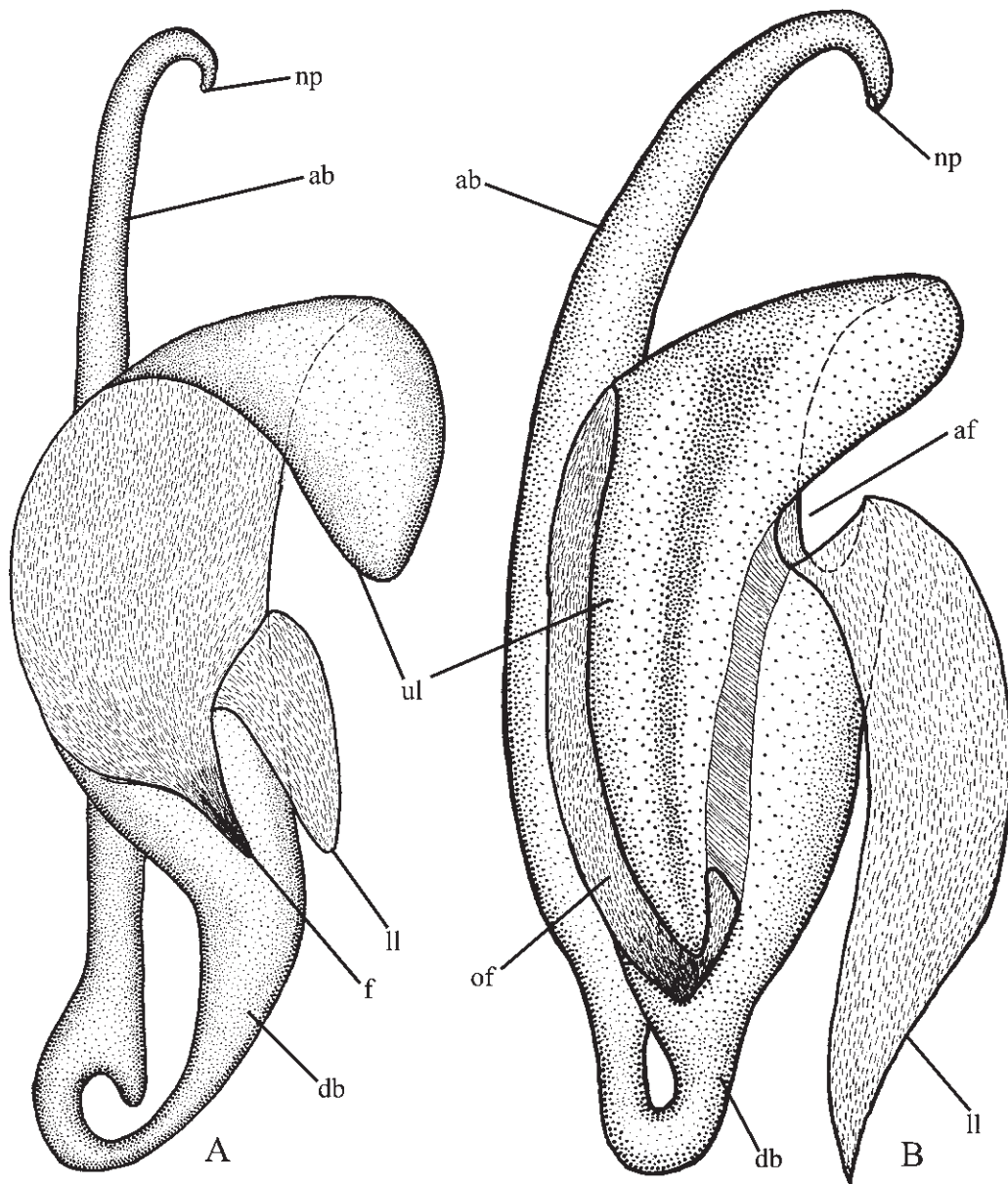


Рис. 1. Схема строения метанефридиев *Phoronopsis harmeri*. А — самец, В — самка. Реконструкции по гистологическим срезам.

Обозначения: ab — восходящая ветвь, af — анальная воронка, db — нисходящая ветвь, f — воронка, ll — нижняя лопасть, np — нефридиопор, of — оральная воронка, ul — верхняя лопасть

Fig. 1. A scheme of metanephridium anatomic organization of *Phoronopsis harmeri*. A — male, B — female. Reconstructions are done on the on the basis of histological sections.

Abbreviations: ab — ascending branch, af — anal funnel, анальная воронка, db — descending branch, f — funnel, ll — lower lobe, np — nephridiopore, of — oral funnel, ul — upper lobe.

ничная лопасть у самок увеличена и загнута в оральную камеру целома (рис. 1Б).

Эпителий воронок метанефридиев образован высокими жгутиковыми клетками, его толщина составляет около 20 мкм. Апикальная поверхность клеток несет ветвящиеся микроворсинки длиной 2,5 мкм и жгутик (рис. 2А). Жгутик не погружен в ямку, цитоплазма вокруг него уплотнена апикальными микротрубочками, которые проходят перпендикулярно продольной оси жгута и на электронограммах выглядят как электронно-плотные округлые профили (рис. 2А, insert 1). В основании жгута располагается базальное тело, несущее сателлиты с хорошо выраженными головками (рис. 2А). Рядом с базальным тельцем располагается вторая центриоль. От базального тела перпендикулярно отходит короткий поперечный корешок, а вниз — длинный продольный (рис. 2А insert 1). Короткий корешок подходит к апикально расположенным десмосомам, которыми клетки соединены друг с другом (рис. 2А insert 1). Длинный корешок тянется вдоль всей клетки вплоть до ее базальной поверхности и, вероятно, подходит к находящимся здесь гемидесмосомам (рис. 2А insert 2). В цитоплазме апикальной части клетки находятся немногочисленные пузырь-

ки диаметром до 120 нм с электронно-светлым и средней электронной плотности содержанием. Часто в цитоплазме апикальной и средней частей клеток встречаются электронно-плотные включения диаметром 300–500 нм (рис. 2А). Цитоплазму средней части клетки занимают продолговатые митохондрии с рыхлым матриксом, цистерны гладкого и шероховатого ЭПР, комплекса Гольджи, мультивезикулярные тельца (рис. 2В). Ядра в клетках расположены на разных уровнях и несут ядрышко (рис. 2В-Д). Базальные поверхности клеток крепятся к базальной мембране при помощи коротких электронно-плотных гемидесмосом (рис. 2С). На некоторых срезах можно видеть электронно-плотные пучки тонофиламентов, проходящие в цитоплазме базальной части клетки и крепящиеся к гемидесмосомам (рис. 2С insert).

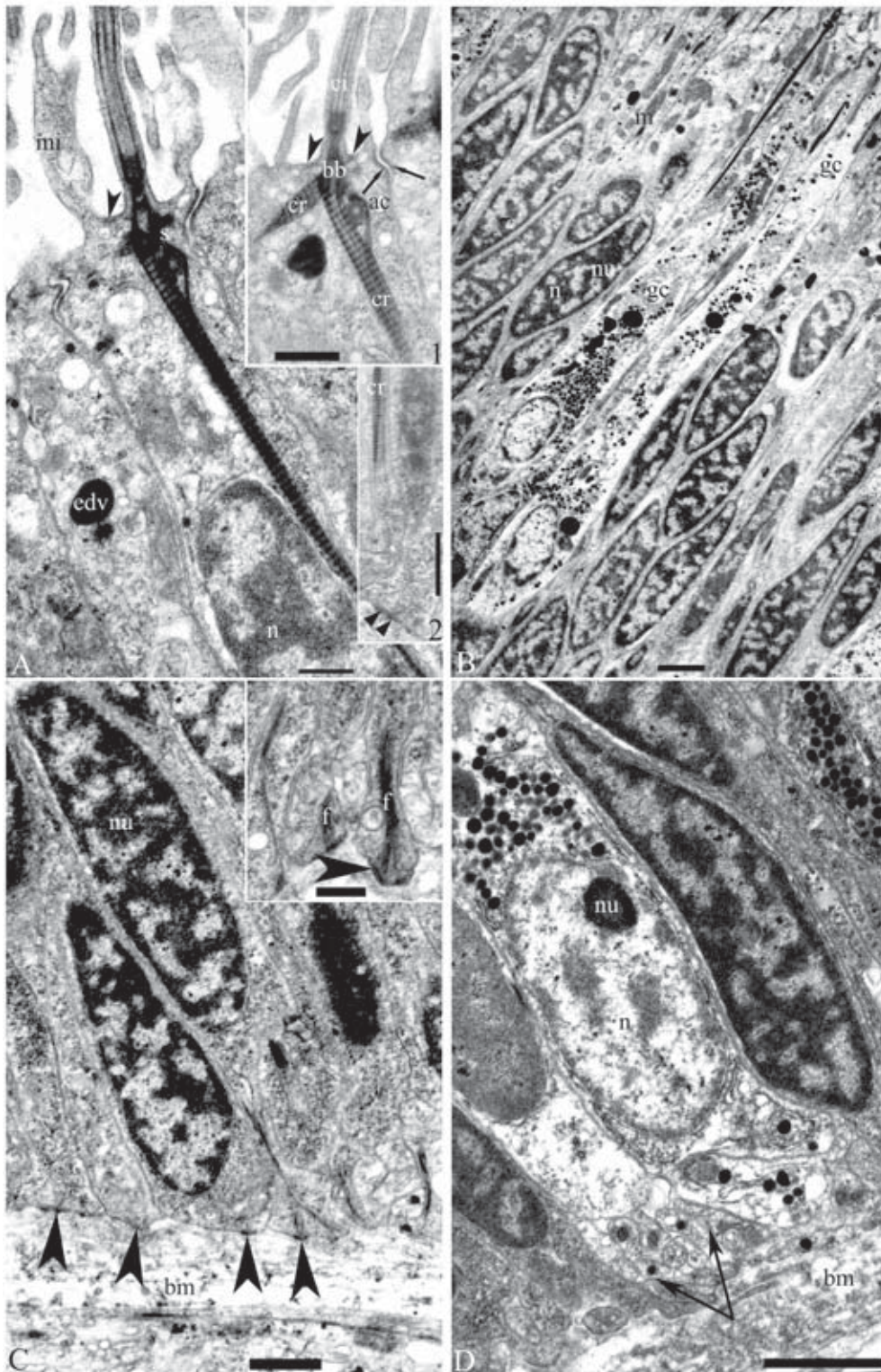
Кроме эпителиальных клеток в эпителии воронок метанефридиев встречаются железистые клетки (рис. 2В, Д). Их апикальная поверхность несет жгутик, но лишена микроворсинок. В цитоплазме апикальной части клеток находятся продолговатые митохондрии, тянущиеся вдоль клетки к ее базальной части. Цитоплазма железистых клеток по сравнению с цитоплазмой эпители-

Рис. 2. Тонкое строение эпителия воронки метанефридия *Phoronopsis harmeri*. Продольные срезы через разные части клеток

А — апикальные части (стрелками указаны апикальные микротрубочки), Insert 1 — строение корешкового аппарата клетки (короткими стрелками указаны апикальные микротрубочки, длинными — десмосома), Insert 2 — исчерченный корешок в базальной части клеток, идущий к гемидесмосомам (указаны короткими прямыми стрелками), В — средние части, С — базальные части, гемидесмосомы (указаны короткими стрелками) (insert — тонофиламенты [f] и гемидесмосома [указана короткой стрелкой] в базальной части клетки), Д — ядро железистой клетки, нервные волокна (указаны стрелками). Обозначения: ac — добавочная центриоль, bb — базальное тело, bm — базальная мембрана, ci — ундулоподий жгута cilia, cr — исчерченный корешок жгута, edv — электронно-плотная гранула, gc — железистая клетка, m — митохондрия, mi — микроворсинка, n — ядро, nu — ядрышко, s — сателлит с головкой на базальном теле. Масштабы: А — 0,5 мкм (вставка 1 — 0,5 мкм; вставка 2 — 1 мкм); В, Д — 1,5 мкм; С — 1 мкм (вставка — 0,4 мкм).

Fig. 2. Fine structure of the epithelium of metanephridial funnel of *Phoronopsis harmeri*, longitudinal sections through different parts of the cells (TEM).

А — apical parts (apical microtubes showed by the arrowhead), Insert 1 — ciliary supporting structures (apical microtubes showed by arrowheads, desmosoma showed by arrows), Insert 2 — basal part of cell with ciliary striated root going to basal hemidesmosome-like junction (arrowheads), В — middle parts, С — basal parts and hemidesmosome-like junction on basal cells membranes (insert — bundles of longitudinal electron-dense filaments [f] and hemidesmosome-like junction [arrowheads]), D — nucleus (arrows) of the gland cell and nervous fibers. Abbreviations: ac — accessory centriole, bb — basal body, bm — basal membrane, ci — cilia, cr — ciliary striated root, edv — electron dense vesicle, gc — gland cell, m — mitochondria, mi — microvillus, n — nucleus, nu — nucleolus, s — satellite of basal body. Scale bars: А — 0.5 μm (insert 1 — 0.5 μm; insert 2 — 1 μm); В, D — 1.5 μm; С — 1 μm (insert — 0.4 μm).



альных клеток выглядит электронно-светлой (рис. 2В). Ядро железистой клетки округлое, занимает базальное положение, хроматина в ядре мало и он имеет среднюю электронную плотность (рис. 2D). Ядро несет ядрышко (рис. 2D). Большую часть цитоплазмы железистой клетки занимают многочисленные электронно-плотные включения диаметром 150 нм (рис. 2В).

В базальной части эпителия, между клетками, вблизи базальной мембраны проходят пучки нервных волокон (рис. 2D). Волокна имеют диаметр от 100 до 400 нм, в их цитоплазме расположены митохондрии и синаптические пузырьки.

Между эпителием собственно воронки и эпителием, образующим нефростом имеется небольшая промежуточная область, в которой эпителий состоит из вытянутых клеток с суженной базальной расширенной апикальной частью (рис. 3А). Апикальная поверхность клеток несет жгутик и короткие микроворсинки. Корешковый аппарат жгута развит гораздо слабее, чем в клетках эпителия собственно воронки: отсутствует поперечный корешок, а продольный не доходит до базальной части клетки (рис. 3А). В эпителии переходной зоны встречаются такие же железистые клетки, что и в эпителии собственно воронки (рис. 3А).

Клетки эпителия, образующего нефростом, отличаются от вышеописанных эпителиальных клеток метанефридиев своими меньшими размерами — они практически кубической формы, ядра в них округлые или неправильной формы, апикальная поверхность несет короткие, толстые микроворсинки (рис. 3В). Интересной особенностью

этих клеток является наличие в них миофиламентов. Последние проходят в цитоплазме апикальных частей клеток и ориентированы в основном перпендикулярно апикально-базальной оси клетки и поперечно по отношению к оси воронки (рис. 3С).

Эпителий **нисходящей ветви метанефридия** большей частью образован высокими жгутиковыми клетками. Его толщина составляет 19 мкм. Апикальная поверхность этих клеток несет многочисленные длинные (около 5 мкм), тонкие (90 нм) микроворсинки и жгутик (рис. 4). Основание жгутика погружено в ямку, в основании располагаются базальное тело и вторая центриоль. От базального тела вниз отходит один исчерченный корешок (рис. 4). Клетки соединяются друг с другом десмосомами. Цитоплазма апикальной части клеток и микроворсинок выглядит пенистой из-за многочисленных пузырьков разного диаметра: от 100 до 300 нм (рис. 4). Содержимое всех пузырьков электронно-светлое. В цитоплазме средней части клеток располагаются митохондрии с электронно-светлым матриксом, мультивезикулярные тельца и многочисленные экскреторные гранулы средней электронной плотности, диаметром до 1,4 мкм (рис. 4). Ядра в клетках занимают базальное положение, имеют неправильную форму и выглядят электронно-светлыми из-за малого количества плотного хроматина (рис. 4). Вблизи ядра располагаются многочисленные цистерны гладкого и шероховатого ЭПР. Базальные части клеток образуют отростки (рис. 4).

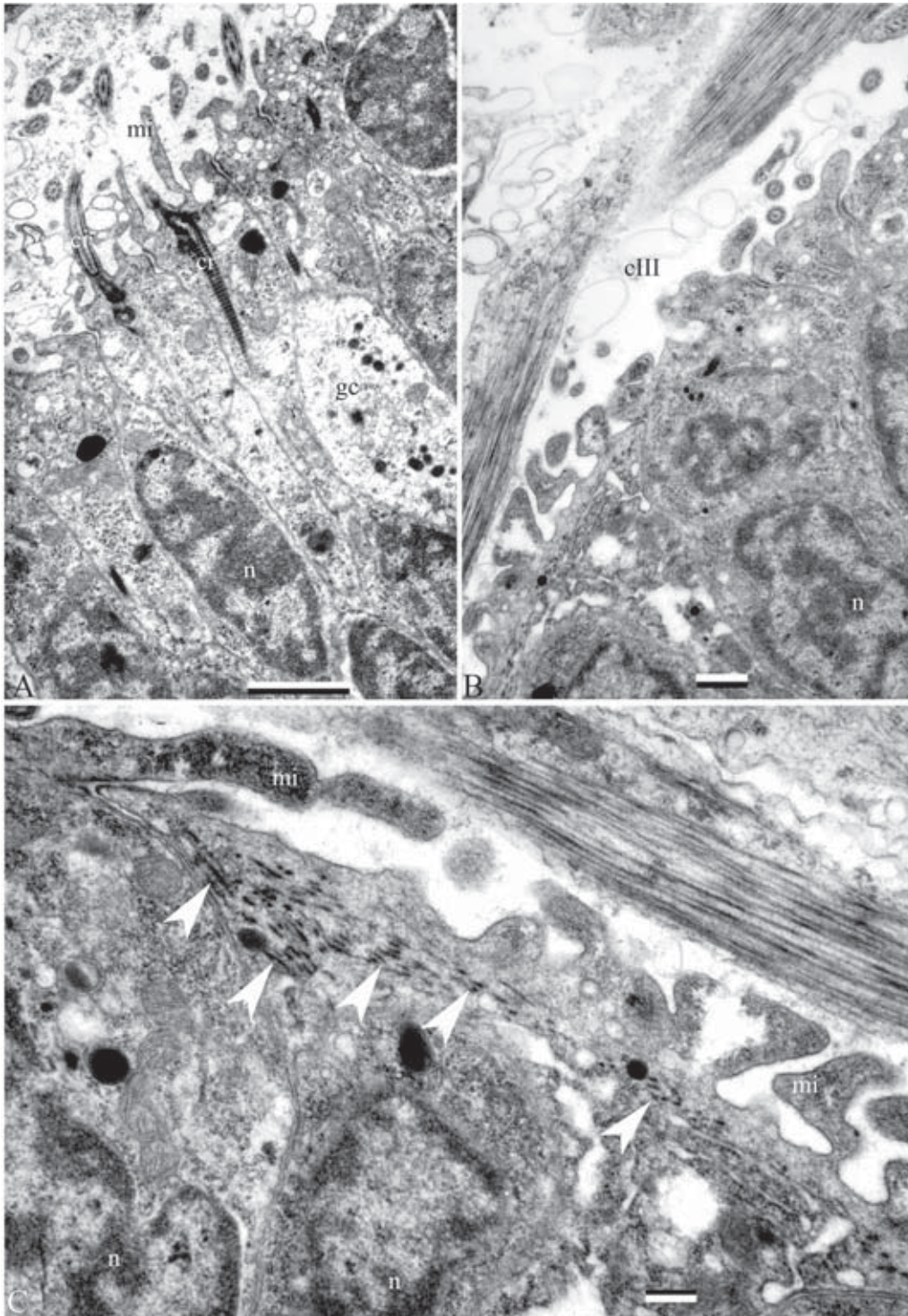
Толщина **эпителия восходящей ветви метанефридия** почти в два раза меньше толщины эпителия нисходящей ветви — око-

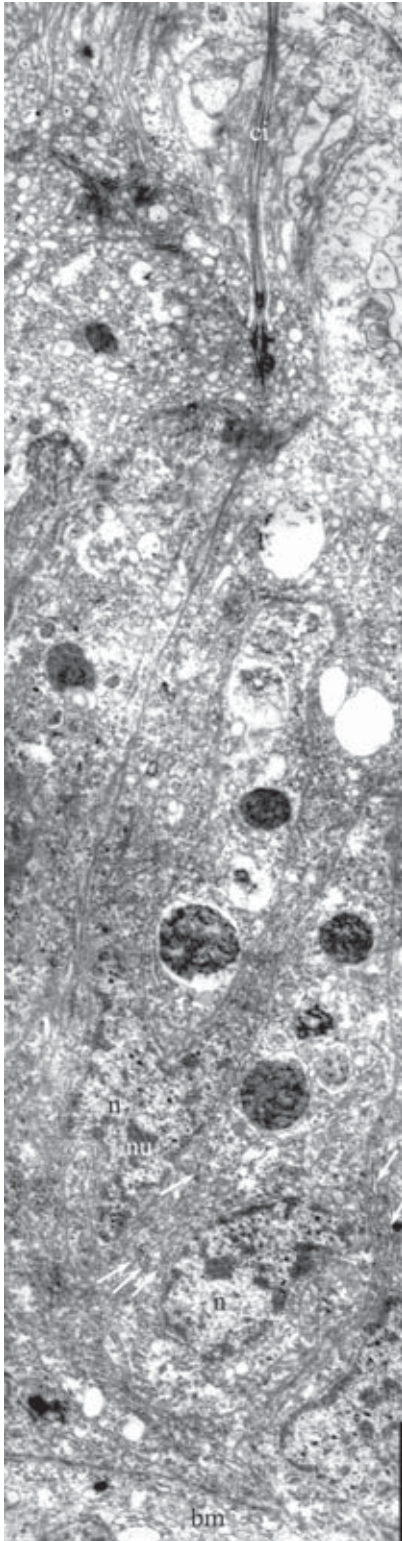
Рис. 3. Тонкое строение эпителия переходной зоны и нефростома метанефридия *Phoronopsis harmeri*, продольные срезы (ТЕМ).

А — эпителий переходной зоны, В — эпителий нефростома, С — миофиламенты в апикальных частях клеток эпителия нефростома. Обозначения: сIII — туловищный целом, cr — исчерченный корешок жгута, mi — микроворсинки, n — ядро. Масштабы: А — 1, 2 мкм, В — 0,5 мкм, С — 0,3 мкм.

Fig. 3. Fine structure of the epithelium of the intermediate region and nephrostome of *Phoronopsis harmeri*, longitudinal sections (TEM).

A — epithelium of the intermediate region, B — epithelium of the nephrostome. C — apical parts of the cells of nephrostome epithelium with myofibrils (arrows). Abbreviations: сIII — metacoel (coel III), cr — ciliary striated root, mi — microvillus, n — nucleus. Scale bars: A — 1.2 μm, B — 0.5 μm, C — 0.3 μm.





ло 10 мкм (рис. 5А). Тонкое строение клеток эпителия восходящей ветви метанефридия отличается от строения клеток эпителия нисходящей ветви, что, вероятно, свидетельствует о различии процессов, происходящих в каждом отделе колена метанефридия. В эпителии восходящей ветви метанефридия число экскреторных везикул и каналов шероховато ЭПР уменьшается, а число митохондрий и крупных везикул с электронно-светлым содержимым увеличивается (рис. 5А, В). Везикулы в эпителии восходящей ветви достигают в диаметре 2 мкм и, как правило, располагаются в цитоплазме апикальной части клетки. В электронно-светлом содержимом везикул рассеяны хлопья электронно-плотного материала, который обычно занимает пристеночное положение (рис. 5В). Сходный материал можно видеть на срезах в просвете метанефридия и между микроворсинками (рис. 5В). Длина микроворсинок в клетках эпителия восходящей ветви достигает 7 мкм. Пиноцитозных пузырьков здесь больше: ими заполнена вся цитоплазма клетки

Слева. Рис. 4. Тонкое строение эпителия нисходящей ветви колена метанефридия *Phoronopsis harmeri*, поперечный срез (ТЕМ).

Стрелками указаны каналы шероховатого эндоплазматического ретикулума. Обозначения: bm — базальная мембрана, ci — ундулоподий жгута, n — ядро, nu — ядрышко. Масштаб 2 мкм.

Left. Fig. 4. Fine structure of the descending branch of the metanephridial epithelium of *Phoronopsis harmeri*, cross-section (composite TEM).

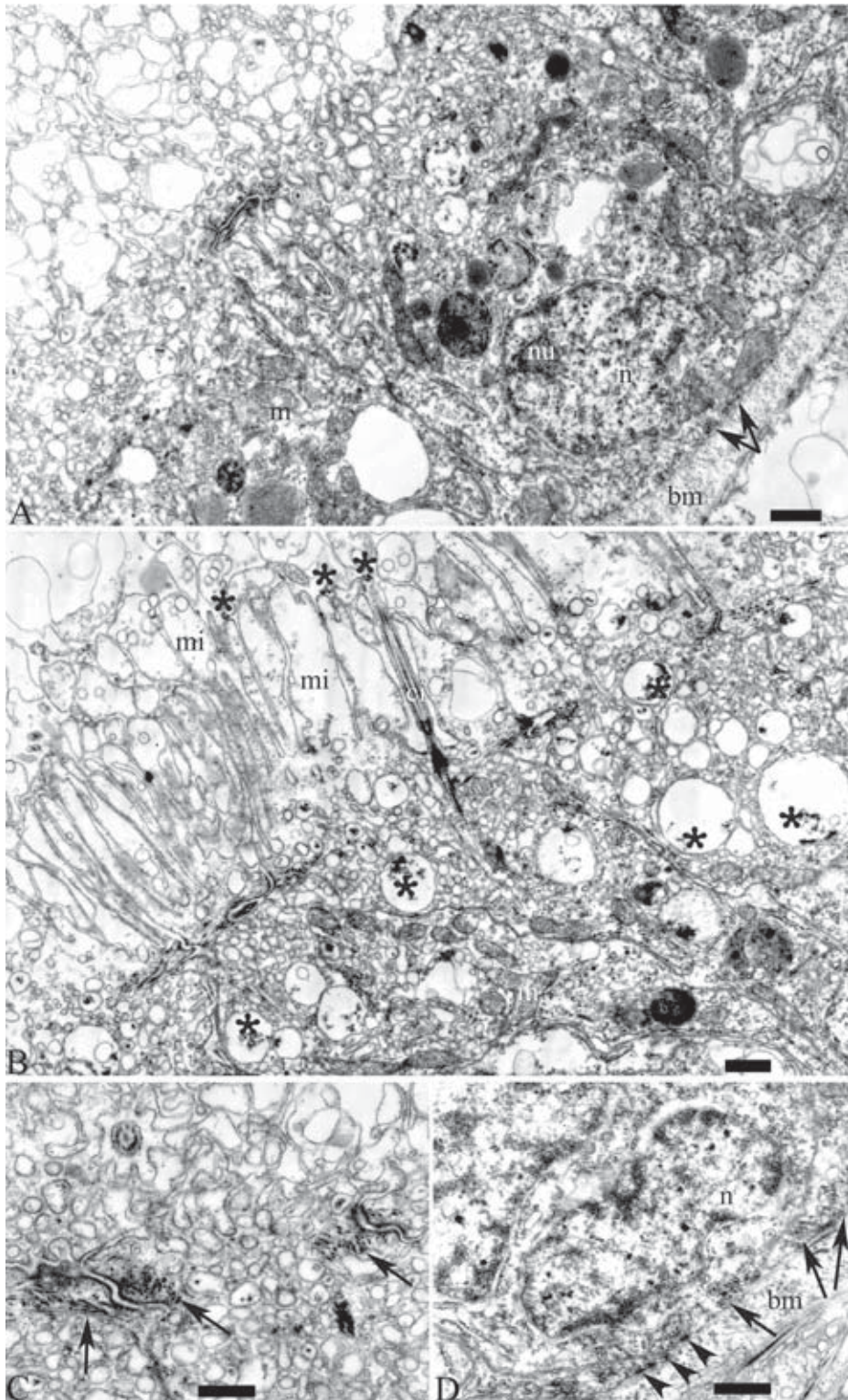
Cisterns of the rough endoplasmic reticulum (RER) are shown by arrows. Abbreviations: bm — basal membrane, ci — cilia, n — nucleus, nu — nucleolus. Scale bar — 2 μ m.

Справа. Рис. 5. Тонкое строение эпителия нисходящей ветви метанефридия *Phoronopsis harmeri*, поперечные срезы (ТЕМ).

А — общий вид эпителия, В — апикальные части клеток, С — миофиламенты (указаны стрелками) в апикальных частях клеток, D — миофиламенты (указаны стрелками) и гемидесмосомы (указаны короткими стрелками) в базальных частях клеток. На Рис. А стрелками указаны миофиламенты. Обозначения: bm= базальная мембрана, ci — ундулоподий жгута, m — митохондрия, mi — микроворсинки, n — ядро, nu — ядрышко. Масштабы: А, В — 1 мкм, С, D — 0,6 мкм.

Righ. Fig. 5. Fine structure of epithelium of the ascending metanephridial branch of *Phoronopsis harmeri*, cross-section (TEM).

А — general view, В — apical parts of the cells, С — myofibrils (arrows) in apical parts of the cells, D — myofibrils (arrows) and hemidesmosome-like junction (arrowheads) in basal parts of the cells. On the Fig. А the myofibrils are showed by arrows. On Fig. В the electron-dense matrix is asterisked. Abbreviations: bm= basal membrane, ci — cilia, m — mitochondria, mi — microvillus, n — nucleus, nu — nucleolus. Scale bars: А, В — 1 μ m, С, D — 0.6 μ m.



(рис. 5B). Толщина микроворсинок нередко превышает 1 мкм. Часто они имеют тонкое основание (около 300 нм) и сильно расширенную апикальную часть, в которой видны скопления пузырьков с электронно-светлым содержимым и диаметром 250 нм. Между микроворсинками залегает рыхлый матрикс средней электронной плотности. Главная особенность этих клеток заключается в том, что в цитоплазме апикальных и базальных частей клеток проходят сократимые миофиламенты (рис. 5C, D). В апикальных частях клеток эти миофиламенты, как правило, проходят по периферии клеток и ассоциированы с клеточными контактами — десмосомами (рис. 5C). В базальных участках клеток миофиламенты проходят отдельными продольными пучками и связаны гемидесмосомами с базальной мембраной (рис. 5D). Миофиламенты ориентированы продольно по отношению к оси восходящей ветви нефридия.

Обсуждение

Среди форонид велико разнообразие в строении нефридиев, связанное как со строением каналов, так и со строением воронок. Описание морфологии и гистологического строения метанефридиев встречается в работах многих авторов, поскольку строение этих органов используется в таксономии форонид (см. Selys-Longchamps, 1907; Pixell, 1912; Cori, 1939; Silen, 1954). К. Эмиг (Emig, 1979, 1985) попытался дать классификацию типов строения нефридиев, выделив пять основных типов (мы включили в число примеров и виды, описанные после выхода цитированных работ К. Эмига):

- с одной восходящей ветвью и одной воронкой (*P. ovalis* Wright, 1856 и *P. svetlanae* Temereva, Malakhov, 1999);
- с изогнуто восходящей ветвью и двумя воронками: анальной и оральной (*P. hippocrepi* Wright, 1856, *P. ijimai* Oka, 1897, *P. australis* Haswell, 1883);
- с двумя ветвями — восходящей и нисходящей — и одной воронкой (*P. muelleri*

Selys-Longchamps, 1903 и *Phoronopsis malakhovi* Temereva, 2000);

- с двумя ветвями и двумя воронками с сильно разросшимся вокруг них эпителием (*P. psammophila* Cori, 1889, *Phoronopsis albotaculata* Gilchrist, 1907);

- с высокими ветвями нефридиев, с нефридиопором, расположенным на внутренней стороне анального бугра, с двумя воронками, из которых оральная много больше анальной и имеет большие лопасти (*P. pallida* Silén, 1952, *Phoronopsis californica* Hilton, 1930). Нефридии *Phoronopsis harmeri* относятся к последнему пятому типу.

Как следует из результатов настоящей работы, у *Phoronopsis harmeri* имеется половой диморфизм в строении нефридиев. Среди форонид это пока первый пример такого рода. Заметим, что, несмотря на отличия в строении нефридиев у самок и самцов, общий план в строении нефридиев у обоих полов одинаков: отверстие воронки снабжено двумя лопастями — верхней и нижней. Различие состоит в том, что у самок верхняя лопасть сильно разрастается, спускается вниз, и ее край с анальной стороны прирастает к кишечнику. В итоге, воронка нефридия оказывается разделенной на два отверстия, одно из которых смотрит в анальную камеру, другое — в оральную. Имеются данные, что у некоторых видов форонид (*Phoronis muelleri*, *P. psammophila*) в период нереста происходит сильное разрастание эпителия воронки нефридия, что зачастую приводит к образованию дополнительных воронок (Emig, 1979). Не исключено, что и диморфизм нефридиев у *Phoronopsis harmeri* существует только во время репродуктивного периода.

До начала наших исследований была опубликована только одна работа, посвященная тонкому строению метанефридиев форонид, выполненная на *P. muelleri* (см. Bartolomaeus, 1989). У *P. muelleri*, так же как и у исследованного нами *Ph. harmeri* эпителий воронок метанефридия образован моноцилиарными эпителиально-мышечными клетками. В цитоплазме апикальных частей

клеток *P. muelleri* обнаружены актиновые и миозиновые волокна, которые проходят на некотором расстоянии около 1 мкм от апикальной поверхности клетки. У *Ph. harmeri* они прилегают к апикальной поверхности клетки. В обоих случаях сократимые филаменты связаны с клеточными десмосомами.

Апикальное расположение сократимых филаментов — довольно необычная особенность строения нефридиального эпителия, ставящая форонид в уникальное положение во всем животном царстве. Везде, где речь идет об эпителиально-мышечных клетках, сократимая зона занимает в них базальное расположение (см. Заварзин, 1985). Возможно, апикальное положение сократимой зоны связано с особым механизмом замыкания воронки нефридия форонид, высланной высокими и узкими клетками. Если бы миофиламенты располагались базально, то при их сокращении уменьшался бы наружный диаметр воронки, а эпителий сильно деформировался бы (особенно в апикальных частях), собираясь в нерегулируемые складки. Сокращении апикально расположенных миофиламентов непосредственно изменяет рельеф апикальной поверхности эпителия, обеспечивая необходимый профиль и диаметр входного отверстия воронки.

Нефридий форонид — орган двойственной функции. Он обеспечивает выведение половых продуктов в период размножения. В этот период воронка и просвет нефридия должны быть широко открыты, учитывая большой диаметр яйцеклеток и масс сперматозоидов. В остальное время просвет воронки, вероятно, сужен (вот для чего нужны апикальные миофиламенты) и благодаря биению ресничек обеспечивает выведение первичной мочи из полости тела.

В эпителии колена нефридия *Ph. harmeri* нами обнаружено обилие вздутых микроворсинок, множество гранул и везикул. Исходя из тонкого строения клеток эпителия разных отделов колена нефридия можно заключить, что функции их различны. Эпителий нисходящей ветви богат каналами шероховатого ЭПР и экскреторными везикула-

ми и беден митохондриями. Это позволяет предположить, что здесь идут преимущественно процессы секреции. Эпителий восходящей ветви богат митохондриями и практически лишен каналов шероховатого ЭПР. Вероятно, здесь идут процессы реабсорбции.

Вероятно, наличие миофиламентов в клетках эпителия восходящей части колена метанефридия так же как и в случае с воронкой связано с необходимостью выведения половых продуктов. Миофиламенты могут регулировать длину и форму канала и обеспечивать перистальтические сокращения, проталкивающие вверх крупные яйцеклетки и скопления спермиев.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке Российского Фонда Фундаментальных Исследований (грант № 02–04–49298), гранта Президента РФ № МК–42.2003.04, а также гранта Университеты России (№ УР.07.03.074).

Литература

- Заварзин А.А. 1985. Основы сравнительной гистологии. Л.: Изд-во ЛГУ. 397 с.
- 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.
- Темерева Е.Н. 2000. Новый вид форониды *Phoronopsis malakhovi* (Lophophorata, Phoronida) из Южно-Китайского моря // Зоологический журнал. Т. 79. № 9. С. 1088–1093.
- Bartolomaeus T. 1989. Ultrastructure and relationship between protonephridia and metanephridia in *Phoronis muelleri* (Phoronida) // Zoomorphology. Vol. 109. P. 113–122.
- Cori C.J., 1939. Phoronidea // Bronn's Klassen Ordnungen des Tierreichs // Bd. 4. No 4. S. 1–183.
- Emig C.C. 1979. British and other Phoronides // Synopsis of the British Fauna. Vol. 13. P. 1–57.
- Emig C.C. 1985. Phylogenetic systematics in Phoronida (Lophophorata) // Zeitschrift für zoologische Systematik und Evolutionforschung. Bd. 23. S. 184–193.
- Pixell H. 1912. Two new species of the Phoronidea from Vancouver Island // Quarterly Journal Microscopical Science. Vol. 58. P. 257–284.
- Selys-Longchamps M. 1907. *Phoronis*. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. Monogr. 30. 280 S.
- Silen L. 1954. On the Nervous System of *Phoronis* // Arkiv for Zoologi, new ser. Bd. 6. S. 1–40.