

**Ответ Томасу Бартоломеусу:
“Личинка форониды *Phoronopsis harmeri* Pixell, 1912
имеет тримерную организацию целома”**

Е.Н. Темерева, В.В. Малахов

Кафедра зоологии беспозвоночных биологического факультета Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Москва 119992, Россия. e-mail: temereva@mail.ru

РЕЗЮМЕ: Форониды традиционно рассматриваются как архицеломатные животные. Это мнение основано на наличии тримерного целома у личинок и взрослых форм. Недавние исследования доктора Бартоломеуса показали, что у личинок форонид имеется только один, туловищный целома и, следовательно, форониды не могут рассматриваться как архицеломатные организмы. Гистологическими методами и методами электронной микроскопии проведено детальное изучение целомической системы личинок форониды *Phoronopsis harmeri*. Личинка имеет три отдела целома: предротовой (протоцель), посторотовой (мезоцель), туловищный (метацель). Первый имеет вид цилиндра и располагается в преоральной лопасти под аборальным органом. Второй имеет форму разомкнутой со спинной стороны подковы, расположенной в основании круга щупалец, от которой отходят радиальные целомические каналы в щупальца. Метацель занимает обширное пространство гипосферы, вниз от круга щупалец до телотроха, и имеет форму цилиндра, окружающего кишечник. С вентральной стороны тела личинки проходит мезентерий, подразделяющий метацель на левую и правую части. Предротовой целом образован жгутиковыми эпителиальными клетками, которые образуют настоящий эпителий, то есть, соединены друг с другом десмосомами и подстланы пластинкой не клеточного вещества. Выстилка щупальцевого целома образована эпителиально-мышечными жгутиковыми клетками. Клетки образуют выстилку со стороны эктодермального эпителия, а так же формируют стенку кровеносного сосуда в каждом щупальце. Выстилка туловищного целома образована эпителиально-мышечными жгутиковыми клетками. Результаты работы достоверно показывают наличие тримерии в организации целомической системы у личинок рода *Phoronopsis*, что следует рассматривать как исходный тип организации целома у личинок форонид.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: архицеломатная концепция, форониды, личинки, целомическая система.

**The answer to Thomas Bartolomaeus:
“Larva of phoronid *Phoronopsis harmeri* Pixell, 1912
has trimeric coelom organization”**

E.N. Temereva, V.V. Malakhov

Department of Invertebrate Zoology, Moscow State University, Vorobjevy Gory, Moscow, 119992, Russia. e-mail: temereva@mail.ru

ABSTRACT: Traditionally phoronids are considered as achriceolomate animals, because phoronid larvae and adult have trimeric coelom organization. Recent investigations of Dr. Bartolomaeus revealed that phoronids larvae have only one coelom, namely metacoel, and therefore phoronids can not be considered as archicoelomate organisms. Microscopical anatomy and ultrastructure of *Phoronopsis harmeri* larva coelomic system were investigated by methods of histology and electron microscopy. Larva has three parts of coelom such as protoel, mesocoel, metacoel. The first has cylindrical shape and lies in the preoral lobe under aboral organ. The second is horseshoe-shaped which is open on the dorsal side and lies in the basis of tentacular ring. Coelomic canals go away from mesocoel horseshoe to each tentacle. Metacoel lies in the hyposphere from tentacular ring to telotroch and has shape of cylinder which gathers round the digestive tract. Metacoel divides into right and left parts by ventral mesentery. Lining of protoel is formed by monociliary epithelial cells which connected by apical adherens junctions and ECM (extracellular matrix) lying under these cells. Thus protoel lining represents true epithelium. Mesocoel lining consists of monociliary myoepithelial cells lying on ECM of ectodermal epithelium and forming wall of tentacular blood vessels in each tentacle. Monociliary myoepithelial cells form metacoel lining. Data of this work reveal that phoronids larvae of *Phoronopsis* genera do have trimeric organization of coelom. Trimeric organization is original state of phoronid larvae coelomic system.

KEYWORDS: Archicoelomate conception, Phoronida, larvae, coelomic system.

Фороиды — реликтовая группа морских беспозвоночных, которая часто рассматривается как одна из наиболее примитивных групп билатерально-симметричных животных. Личинки фороид были первоначально описаны под самостоятельным родовым названием *Actinotrocha* (см. Mueller, 1846). Позднее А.О. Ковалевский (1867) доказал, что актинотрохи представляют собой личинку донного червеобразного организма *Phoronis*. Исследования личинок фороид имели большое значение для развития сравнительной анатомии беспозвоночных. Так, на основе исследований актинотрох Мастерман (Masterman, 1898) сформулировал концепцию архицеломат, позднее подхватившую и развитую Ремане (Remane, 1949), Ульрихом (Ulrich, 1951), Зивингом (Siewing, 1980) и др. В исследованиях Мастермана (Masterman, 1898) и других авторов начала XX века (Menon, 1902; Goodrich, 1903; Cowles, 1904) говорилось о наличии у актинотрох трех отделов целома, которые рассматривались как гомологи трех целомав диплевролы. Идея тримерии целома актинотрох поддерживалась многими исследователями более позднего времени (Zimmer,

1964, 1973, 1978, 1980; Siewing, 1974, 1975; Emig, 1976; Herrmann, 1980). В то же время, имелись публикации, в которых тримерия целома у актинотрох ставилась под сомнение (Selys-Longchamps, 1907; Human, 1959). В недавних работах группы немецкого зоолога Томаса Бартоломеуса (Bartolomaeus, 2001; Gruhl et al., 2005), выполненных с применением методов электронной микроскопии, отрицается наличие у фороид трех отделов целома. Однако спор о строении полости тела у личинок фороид нельзя считать окончательным. В настоящей работе мы приведем факты, свидетельствующие о том, что личинки некоторых видов фороид действительно обладают тримерным целомом.

Материал и методы

Материалом для работы послужили личинки фороиды *Phoronopsis harmeri*, отобранные из планктонных проб, взятых в окрестностях биологической станции Восток Института биологии моря ДВО РАН (залив Петра Великого Японского моря) в октябре–ноябре 1999–2002 гг. Для исследований

отбирали наиболее зрелых личинок с числом щупалец 24, на этой стадии личинки готовы к метаморфозу.

Для изучения гистологического строения и тонкой морфологии с применением методов сканирующей электронной микроскопии личинок фиксировали 4%-ным формалином на морской воде, отмывали в дистиллированной воде, перекладывали в 70%-ный спирт. Затем материал был обезвожен в спиртах возрастающей концентрации, проведен через бутил и ксилол до парапласта. Залитый в парапласт материал был микрофотомирован и разложен на срезы толщиной 5 мкм. Всего было сделано 10 поперечных, 5 сагиттальных и 4 фронтальных серий срезов. Они были окрашены согласно стандартной методике гематоксилином Караччи, заключены в канадский балзам, просмотрены в световой микроскоп Olympus BX51 и сфотографированы при помощи цифровой фотокамеры.

Для изучения тонкой морфологии в сканирующем электронном микроскопе (СЭМ) фронтальные и сагиттальные срезы личинок, полученные стандартными гистологическими методами, депарафинизировали, проводили до спирта, затем обезвоживали в спиртах и ацетоне, высушивали в аппарате сушки в критической точке. Высушенные срезы личинок приклеивали на специальные столики, напыляли смесью тяжелых металлов платина–палладий и затем просматривали в сканирующий электронный микроскоп Sam Scan. Всего таким методом было исследовано 6 личинок.

Для изучения тонкого строения целомиического эпителия личинок фиксировали 2,5%-ным раствором глутаральдегида на 0,05 М какодилатном буфере с NaCl до 1000 (1100) мосм с добавлением хлорида магния (до 0.05%) для стабилизации мембран. Затем проводили дофиксацию четырехокисью осмия, отмывали от фиксатора в какодилатном буфере, пропитывали смесью аралдитов и заливали в чистую смолу. Полученные блоки ультратомировали, получали срезы толщиной 30 нм, которые затем контрастировали уранилацетатом и цитратом свинца.

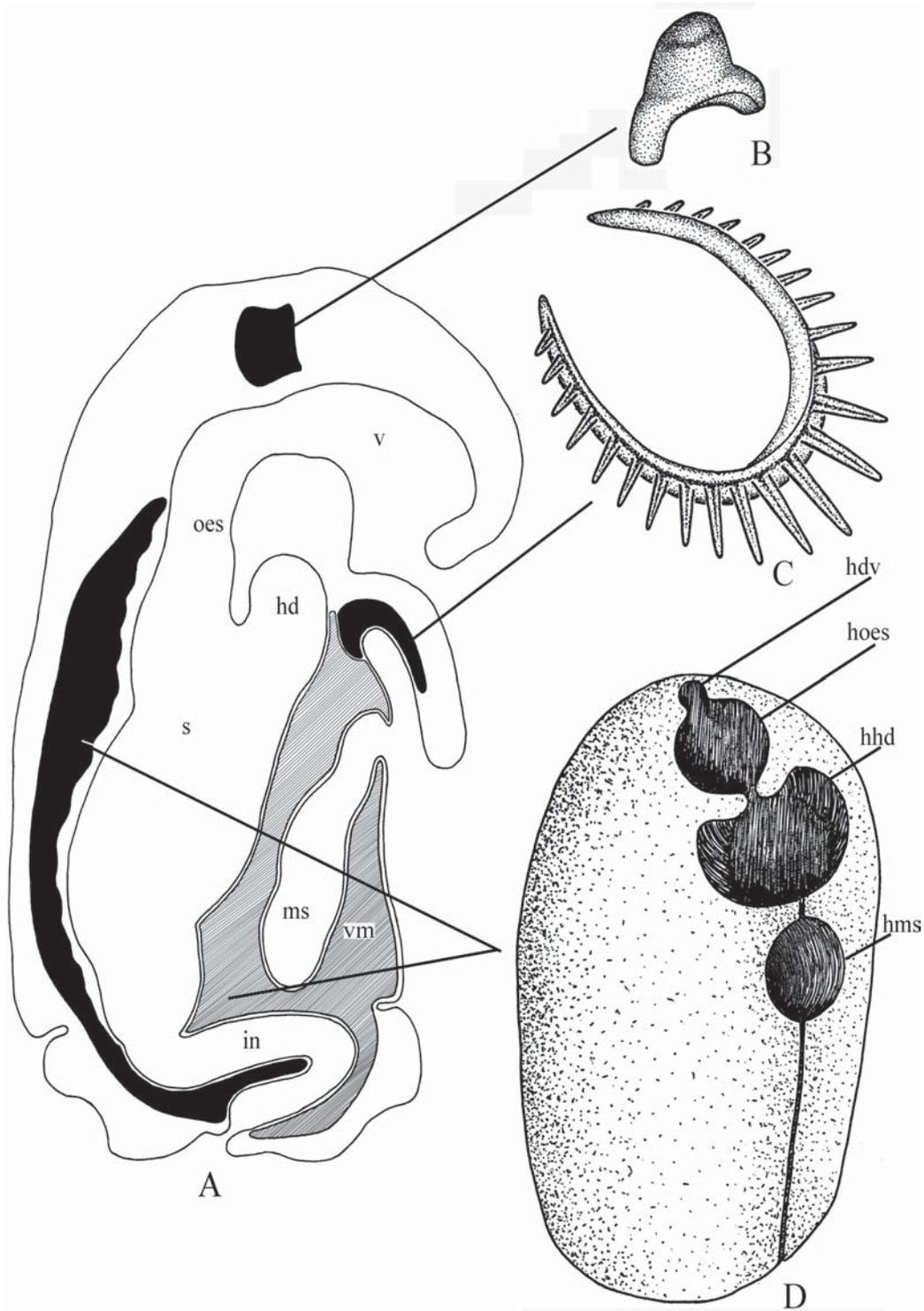
Срезы просматривали в трансмиссионный электронный микроскоп (ТЭМ) JEM 100В. Всего было исследовано 18 срезов (сагиттальные, фронтальные).

Результаты

По нашим данным личинка *Ph. harmeri* имеет три отдела целома: предротовой (протоцель), щупальцевый (мезоцель) и туловищный (метацель) (Рис. 1). Рассмотрим каждый из них в отдельности.

Предротовой целом (протоцель) располагается в головной лопасти личинки, непосредственно под аборальным органом, между эпидермисом эксумбреллы (аборальный орган) и субумбреллы (вестибулум) (Рис. 1А, В). Протоцель имеет форму цилиндра, передняя стенка которого слегка вогнута, а задняя — выпуклая (Рис. 2А). Вершина цилиндра примыкает к аборальному органу, а основание распластано на стенке вестибулюма (Рис. 2А). Основание цилиндра образует две боковые лопасти, прилегающие с обеих сторон к стенке вестибулюма (рис. 1В, 2В). Цилиндр протоцеля хорошо виден у прозрачных живых личинок *Ph. harmeri*, его наличие служит одним из признаков актинотрох рода *Phoronopsis* (см. Темерева, Малахов, 2004). На гистологических срезах полость протоцеля выглядит совершенно прозрачной, тогда как blastoцель личинки слабо прокрашивается гематоксилином из-за наличия в нем неклеточного вещества. На электронно-микроскопических срезах в полости blastoцеля обнаруживаются ориентированные в различных направлениях коллагеновые волокна, которые, вероятно, и обеспечивают окраску вещества blastoцеля (Рис. 3А).

Стенка протоцеля образована одним слоем клеток. Тонкое строение клеток целомиического цилиндра, образующих его стенки различается (Рис. 3А). Задняя стенка образована уплощенными клетками с вытянутыми ядрами (Рис. 4А, 3А). В цитоплазме клеток находятся крупные митохондрии с рыхлым матриксом, комплекс Гольджи, немно-



гочисленные, короткие каналы гранулярно-эндоплазматического ретикулума и пузырьки разного диаметра (Рис. 3А). Апикальная, то есть обращенная в целомическую полость, поверхность клеток несет жгутик (Рис. 3А, 4А). Клетки соединены друг с другом десмосомами (Рис. 4А). Обращенная в сторону blastocoel поверхность клеток подстлана тонковолокнистой базальной пластинкой толщиной около 100 нм (Рис. 3А, 4А). Между базальной пластинкой и мембранами клеток встречаются отдельные электронно-плотные волокна толщиной до 80 нм (Рис. 4А).

Верхняя (обращенная к абсорбальному органу) стенка protoel образвана менее уплотненными клетками, соединенными друг с другом апикальными десмосомами (Рис. 3А, 4В). В цитоплазме клеток многочисленны цистерны шероховатого эндоплазматического ретикулума (Рис. 4В). Клетки отделены от базальной пластинки абсорбального органа промежутком шириной около 2 мкм (Рис. 4В). Со стороны blastocoel базальная пластинка абсорбального органа выстлана эпителиально-мышечными клетками, прикрепленными к ней многочисленными гемидесмосомами (Рис. 3А, 4В). Сократимые филаменты ориентированы в этих клетках в поперечном направлении. В отдельных участках клетки стенки protoel тесно прилегают к мышечным клеткам, однако десмосом нами найдено не было (Рис. 4В). В тех участках, где клетки стенки protoel не соприкасаются с мышечными клетками, они подстланы рыхлой базальной пластинкой (Рис. 4В).

Нижняя стенка protoel непосредственно контактирует с базальной пластинкой эпидермиса vestibuloma (Рис. 3А, 4С). Стенка protoel образована здесь эпителиально-мышечными клетками. Сократимые филаменты ориентированы в этих клетках во взаимно-перпендикулярном направлении: в базальных частях клеток они проходят продольно (т.е. в дорсо-вентральном направлении), а чуть более апикально — в поперечном (т.е. справа-налево) (Рис. 3А, 4С).

Передняя стенка образована кубическими клетками высотой 3–4 мкм (Рис. 4D). Цитоплазма клеток характеризуется мощным развитием шероховатого эндоплазматического ретикулума (Рис. 3А, 4D, E). В цитоплазме встречаются округлые митохондрии и крупные включения средней электронной плотности. Ядра содержат крупное ядрышко (Рис. 3А, 4D). Клетки соединяются друг с другом апикальными десмосомами шириной около 300 нм (Рис. 4D). Дополнительные десмосомоподобные контакты шириной около 70 нм обнаруживаются в базальных участках клеток (Рис. 4E). Со стороны blastocoel клетки подстланы рыхлой базальной пластинкой (Рис. 4E).

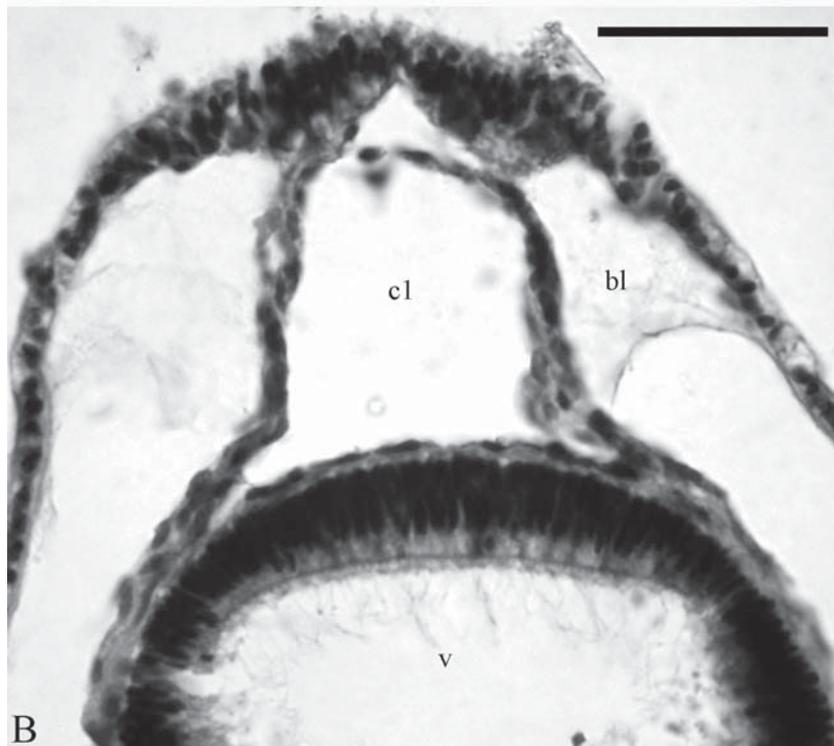
Щупальцевый целом (мезоцель) представлен подковообразным, разомкнутым на спинной стороне каналом, от которого отходят радиальные каналы в щупальца (Рис. 1С). Нижняя стенка щупальцевого целома прилежит к верхней стенке туловищного целома. Здесь образуется диссепимент, который после метаморфоза станет диафрагмой взрослого животного (Рис. 5А). Наи-

Рис. 1. Схемы расположения и строения отделов целома у личинки *Phoronopsis harmeri*. А — схема сагиттального среза, В — схема protoel, С — схема мезоцели, D — схема метацели.

Обозначения: hd — печеночный вырост желудка, hdv — отверстие дорсального кровеносного сосуда, hhd — отверстие печеночного выроста в верхней границе метацели, hms — отверстие метасомального выроста, hoes — отверстие пищевода в верхней границе метацели, in — задняя кишка, ms — метасомальный карман, oes — пищевод, s — желудок, v — вестибулюм, vm — вентральный мезентерий.

Fig. 1. The schemes of *Phoronopsis harmeri* larva coelomes situation and organization. A — the scheme of sagittal section through the larva, B — the scheme of protoel, C — the scheme of mesocoel, D — the scheme of metacoel.

Abbreviation: hd — hepatic diverticulum, hdv — dorsal blood vessel hole, hhd — hepatic diverticulum hole, hms — metasomal sac hole, hoes — oesophagus hole, in — intestine, ms — metasomal sac, oes — oesophagus, s — stomach, v — vestibulum, vm — ventral mesentery.



большого диаметра (около 30 мкм) подковообразный канал достигает на брюшной стороне личинки (Рис. 5А). По направлению к спинной стороне ветви подковообразного канала постепенно сужаются (Рис. 1С). Радиальные каналы проникают в щупальца на две трети их длины и в разных участках имеют разную форму. На поперечных срезах вблизи своего основания радиальный целомический канал имеет форму подковы с сильно сближенными на фронтальной (верхней) стороне щупальца краями (Рис. 3В). Трубка, идущая по оси щупальца и почти со всех сторон охваченная радиальным целомическим каналом, представляет собой кровеносный сосуд, который сообщается с обширным бластоцелем над кругом щупалец (Рис. 5В). В просвете радиального кровеносного сосуда встречаются эритроциты и амёбоциты (Рис. 3В). По мере продвижения к дистальному концу щупальца фронтальные края радиального целомического канала отходят друг от друга, на поперечных срезах он принимает форму желобка, а в дистальной трети щупальца целом вообще отсутствует.

Выстилка радиальных целомических каналов образована моноцилиарными эпителиально-мышечными клетками (Рис. 6). Клетки внутренней стенки радиального целомического канала (образующие стенку кровеносного сосуда) сильно уплощены (Рис. 3В, 6А). Они характеризуются светлой цитоплазмой, обилием пузырьков гладкого ретикулума, развитым аппаратом Гольджи (Рис. 6В). Отдельные сократимые филаменты проходят в этих клетках в кольцевом направлении (Рис. 3В, 6В). Со стороны бластоцеля клетки подостланы слоем экстрак-

леточного матрикса толщиной 150 нм, который образует стенку кровеносного сосуда (Рис. 6А). В этом матриксе встречаются толстые электронно-плотные волокна, аналогичные тем, что упомянуты при описании стенки протоцеля (Рис. 6С). Соседние клетки целомической выстилки, образующие стенку сосуда, в отдельных участках не соприкасаются друг с другом, но отделены пространством шириной около 75 нм. С обеих сторон этого пространства мембраны соседних клеток уплотнены темным материалом, а межклеточный промежуток между ними пересечен электронно-плотным веществом (Рис. 6С).

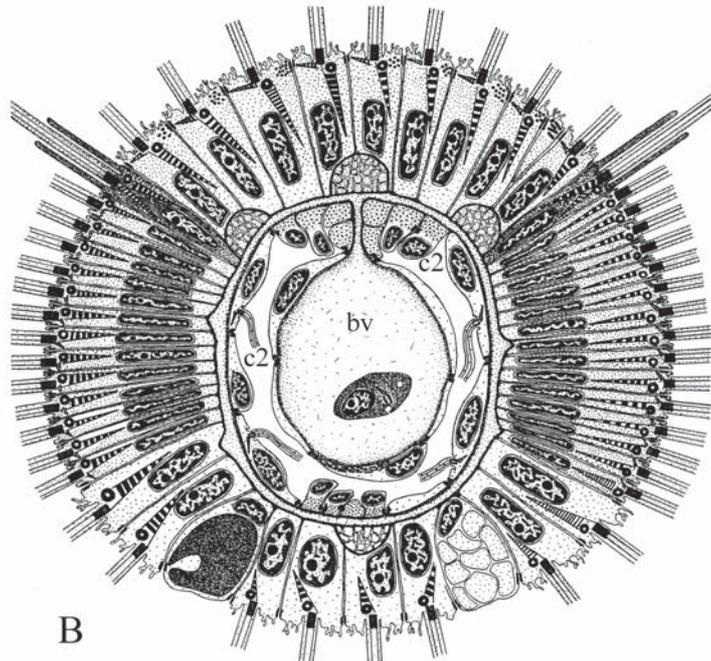
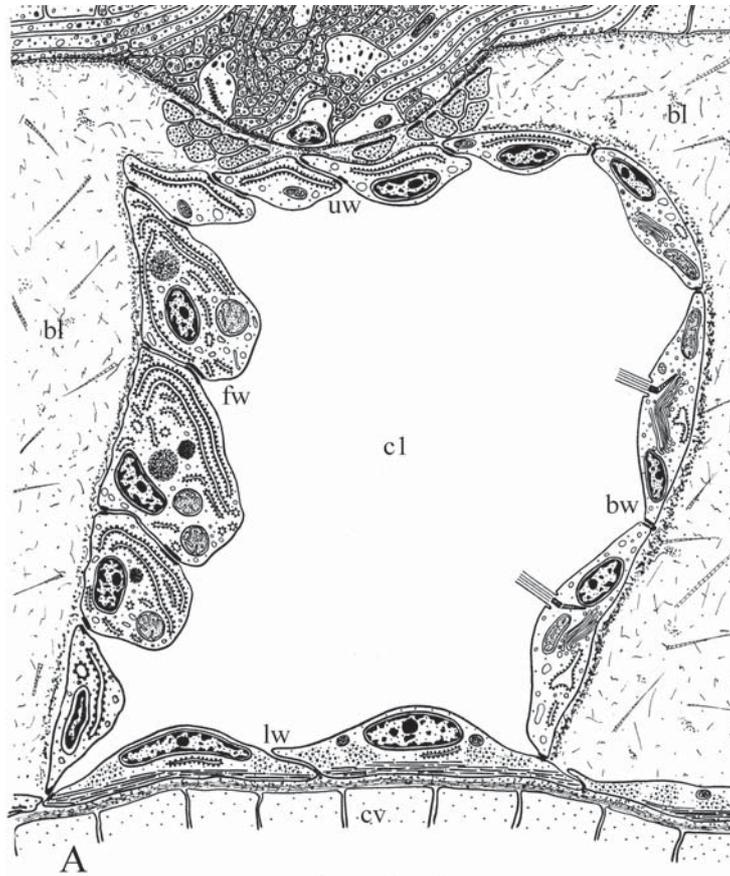
Клетки наружной стенки щупальцевого целома имеют большую высоту и характеризуются более плотной цитоплазмой (Рис. 3В, 6D). В базальных участках эти клетки содержат сократимые филаменты, идущие в продольном направлении (т.е. параллельно оси щупальца). На фронтальной и абфронтальной сторонах щупальца пучки филаментов организованы по типу поперечно-полосатой мускулатуры с длиной саркомера около 1 мкм (Рис. 6D). Апикальная поверхность клетки несет жгутик, направленный в просвет щупальцевого целома (Рис. 6Е). Между собой клетки наружной выстилки целома соединены апикальными десмосомами (Рис. 6F).

Туловищный целом (метацель) занимает практически весь объем туловища личинки от нижнего края щупалец до телотроха (Рис. 1А) и имеет форму цилиндра, окружающего кишечник (Рис. 1D). С вентральной стороны от стенки тела до кишки проходит мезентерий, подразделяющий метацель на левую и правую части (Рис. 1А). С дор-

Рис. 2. Предротовой целом личинки. А — в сканирующий электронный микроскоп (СЭМ) (сагиттальный срез), В — в световой микроскоп (фронтальный срез).

Обозначения: bl — бластоцель, c1 — полость протоцеля, hd — печеночный дивертикул, oes — пищевод, pl — преоральная лопасть, s — желудок, t — щупальце, v — вестибулум. Масштабы: А — 150 мкм, В — 30 мкм.
Fig. 2. The protoceol. А — in scan electron microscope (SEM) (the sagittal section), В — in light microscope (frontal section).

Abbreviation: bl — blastocoel, c1 — protoceol cavity, hd — hepatic diverticulum, oes — oesophagus, pl — preoral lobe, s — stomach, t — tentacle, v — vestibulum. Scale bars: А — 150 μm, В — 30 μm.



сальной стороны такой мезентерий отсутствует, поэтому на поперечных срезах туловищный целом имеет форму подковы. Верхняя граница метацеля расположена под острым углом к оси тела личинки в соответствии с наклоном круга щупалец. Верхняя стенка туловищного целома контактирует с выстилкой мезоцеля и с бластоцелем, расположенным над кругом щупалец (Рис. 5А). От желудка личинки вперед отходит печеночный вырост (Рис. 1А). В соответствии с этим туловищный целом в своей верхней части имеет сложную конфигурацию. На схеме, на рис. 1D, видны несколько профилей в верхней скошенной стенке метацеля: одно для пищевода с прилегающим к нему дорсальным кровеносным сосудом, другое для печеночного выроста. У поздней актинотрохи внутрь впячивается метасомальный мешок — зачаток туловища взрослого животного. Метасомальный мешок проходит между листками вентрального мезентерия и, таким образом, со всех сторон окружен клетками выстилки метацеля. На схеме 1D изображен круглый профиль, соответствующий метасомальному впячиванию.

Выстилка метацеля образована эпителиально-мышечными жгутиковыми клетками (Рис. 7). Между внешним листком целомической выстилки и эпидермисом имеется значительный промежуток — от нескольких мкм до нескольких десятков мкм (Рис. 7А). Он представляет собой продолжение бластоцеля и у живых личинок (на световом уровне) выглядит прозрачным. На электрограммах видно, что этот промежуток образован двумя базальными пластинками и толстым слоем рыхлого неклеточного вещества

(Рис. 7А). Тонко-волокнистая базальная пластинка целомического эпителия имеет толщину около 100 нм. Толстые (до 80 нм в диаметре) электронно-плотные волокна проходят между базальной пластинкой и мембранами клеток (Рис. 7А, В). Иногда эти волокна встречаются и между клетками, там, где мембраны соседних клеток целомического эпителия расположены на некотором расстоянии друг от друга (Рис. 7В). Толстые волокна ориентированы перпендикулярно по отношению к продольной оси личинки. Базальная пластинка эпидермиса имеет толщину около 500 нм (Рис. 7А). Толстых волокон здесь нет. Промежуток между двумя базальными пластинками содержит рыхло расположенные коллагеновые волокна. Их ориентация различна, но большинство коллагеновых волокон проходит перпендикулярно к продольной оси личинки, т.е. они могут рассматриваться как кольцевые (Рис. 7А).

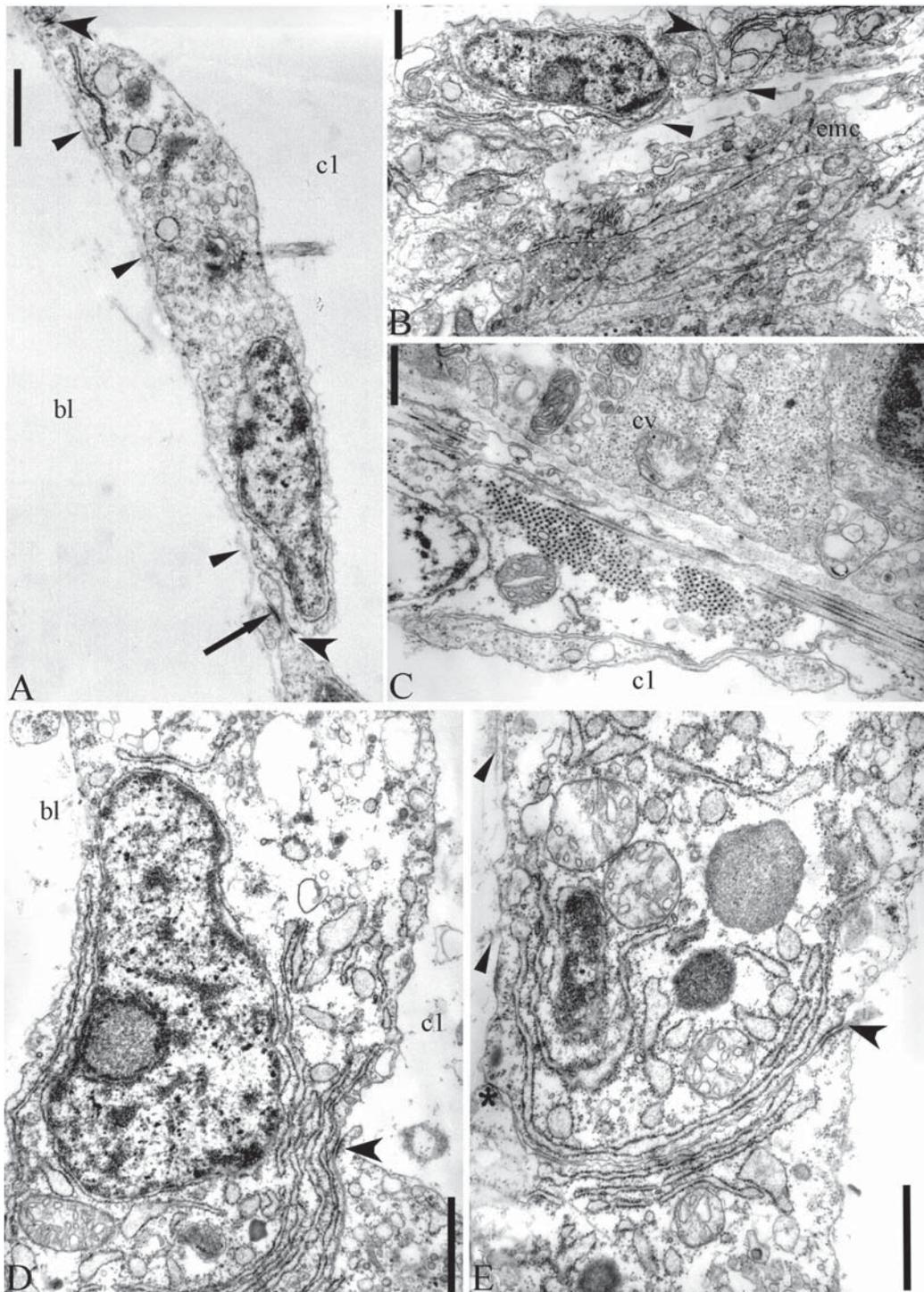
Со стороны стенки тела целомическая выстилка образована уплощенными клетками. Соседние клетки образуют интердигитации, в которых выросты одной клетки входят во впячивания другой (Рис. 7А). Клетки связаны между собой опоясывающими десмосомами, расположенными на апикальных, т.е. обращенных в полость целома поверхностях клеток (Рис. 7В). Основание жгутика помещается в углублении апикальной поверхности клетки, от базального тельца отходит исчерченный корешок, ориентированный в направлении наибольшей протяженности клетки (Рис. 7С). С базальным тельцем ассоциирована вторая центриоль и стопки цистерн комплекса Гольджи (Рис. 7С). Уплощенное ядро клетки смещено к апи-

Рис. 3. Схемы строения предротового (А) и щупальцевого (В) целомов. А — продольный срез через протоцель, В — поперечный срез через основание щупальца.

Обозначения: c1 — протоцель, c2 — мезоцель, cv — клетки эпителия вестибулюма, bl — бластоцель, bv — кровеносный сосуд щупальца, bw — задняя стенка протоцеля, fw — передняя стенка протоцеля, lw — нижняя стенка протоцеля, uw — верхняя стенка протоцеля.

Fig. 3. The schemes of protocoele (A) and mesocoele (B) organization. A — longitudinal section through the protocoele, B — cross section through tentacle basis.

Abbreviations: c1 — protocoele, c2 — mesocoele, cv — cells of epithelium of vestibulum, bl — blastocoele, bv — blood vessel of tentacle, bw — back wall of protocoele, fw — front wall of protocoele, lw — lower wall of protocoele, uw — upper wall of protocoele.



кальной поверхности. В клетках развит шероховатый ЭПР, имеются митохондрии с электронно-светлым матриксом, многочисленные пузырьки различного диаметра (Рис. 7В). В цитоплазме базальных частей клеток проходят миофиламенты, ориентированные перпендикулярно к продольной оси личинки (Рис. 7А). Таким образом, клетки внешнего листка целомической выстилки образуют кольцевую мускулатуру личинки.

Клетки внутреннего листка, прилежащие к стенке пищеварительного тракта, по строению сходны с вышеописанными клетками (Рис. 7А). В отдельных участках эпителий целомической выстилки тесно прилегает к стенке кишечника, так что базальные пластинки целомического и кишечного эпителия по существу сливаются (Рис. 8А). Выстилка представлена эпителиально-мышечными клетками, миофиламенты в которых ориентированы в разных направлениях (Рис. 8А, В). В одних клетках миофиламенты идут в продольном направлении, а в соседних — в кольцевом (Рис. 8А, В). В других местах целомическая выстилка отстоит от стенки кишечника, образуя пространства различной формы, которые представляют собой лакуны кишечного кровеносного плексуса (рис. 8С). Стенки кровеносных лакун образованы тонковолокнистыми базальными пластинками, которые подстилают целомический эпителий и эпителий кишечника. Со стороны целомического эпителия в состав стенки кровеносных сосудов входят уже неоднократно упоминавшиеся толстые волокна, причем в стенках сосудов эти волокна проходят преимущественно на той стороне базальной пластинки, которая обращена к

просвету сосуда (Рис. 8С). Просвет кровеносных сосудов содержит хлопья рыхлого материала. Подробно строение стенок кровеносных сосудов у личинки *Phoronopsis harmeri* дано в отдельной работе (Темерева, Малахов, 2000).

Особое строение имеют клетки, образующие выстилку на обращенной в туловищный целом поверхности метасомального мешка. В дальнейшем эти клетки сформируют кольцевую и продольную мускулатуру взрослого животного. Расположение слоев мускулатуры на поверхности метасомального мешка различно. В дистальных участках продольная мускулатура прилегает к базальной пластинке, а кольцевая мускулатура расположена над продольной. (Рис. 8D). Этот участок метасомального выроста, вероятно, соответствует ампуле будущего взрослого животного, в которой имеет место такое же расположение слоев мускулатуры (см. Темерева и др., 2001).

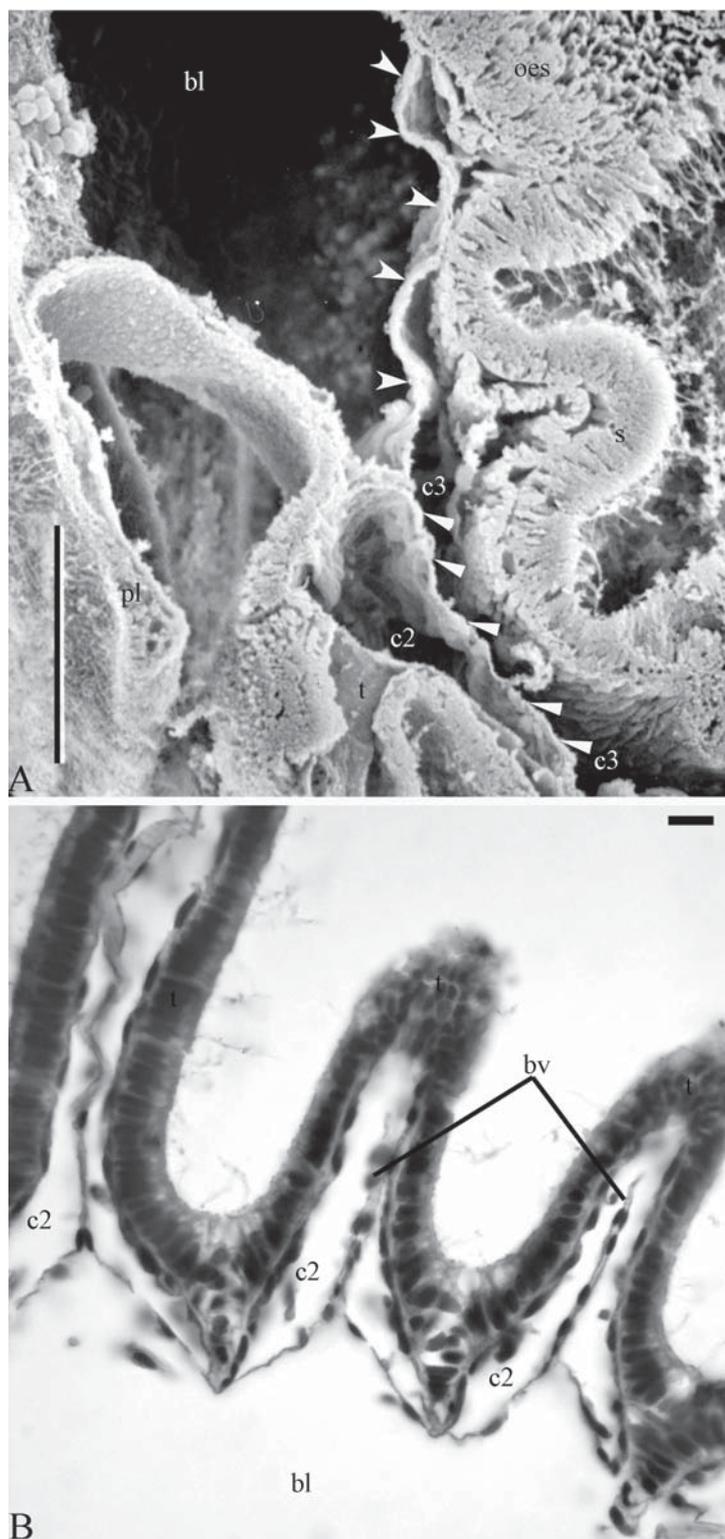
На большей протяженности метасомального мешка клетки кольцевой мускулатуры прилегают к базальной пластинке (Рис. 8Е, F). Они располагаются отдельными пучками, а в промежутках между ними к базальной пластинке при помощи гемидесмосом крепятся целомические клетки, образующие продольную мускулатуру взрослого животного (Рис. 8Е, F). Клетки кольцевой мускулатуры уплощены, миофиламенты проходят в базальных участках клеток, в электронно-светлой цитоплазме находятся немногочисленные свободные рибосомы и округлые митохондрии с рыхлым матриксом (Рис. 8Е, F). Клетки продольной мускулатуры высокие (до 6 мкм) с сильно расши-

Рис. 4. Тонкое строение преддротового целома (сагиттальный срез). А — задняя стенка, В — верхняя стенка С — нижняя стенка, D, E — детали строения клеток передней стенки.

Обозначения: bl — бластоцель, c1 — протоцель, cv — клетки эпителия вестибулюма, emc — эпителиально-мышечные клетки. Короткими вырезанными стрелками указаны десмосомы между клетками, короткими прямыми — базальная пластинка, длинной — толстые электронно-плотные волокна. Масштабы: А, В, D, E — 1 мкм, С — 0,5 мкм.

Fig. 4. Fine structure of protoceol. A — back wall, B — upper wall, C — lower wall, D, E — details of front wall cells structure.

Abbreviations: bl — blastocoel, c1 — protoceol, cv — cells of epithelium of vestibulum, emc — epithelial-muscles cells. Scale bars: A, B, D, E — 1 μ m, C — 0.5 μ m.



ренной апикальной частью. Они соединены друг с другом десмосомами, находящимися на расстоянии 4 мкм от апикальной поверхности (Рис. 8Е). Таким образом, их обширные апикальные части остаются свободными. Здесь находится крупное, округлое ядро с ядрышком, митохондрии с рыхлым матриксом, цистерны шероховатого ЭПР (Рис. 8Е, F). Субапикально, на уровне десмосом, располагаются базальное тело жугта, вторая центриоль и отходящий от них короткий исчерченный корешок (Рис. 8Е). Параллельно корешку располагаются каналы и пузырьки комплекса Гольджи. Широкий слой миофиламентов занимает базальную часть клеток продольной мускулатуры (Рис. 8F).

Часто на поверхности целомической выстилки и со стороны кишечника, и со стороны стенки тела, встречаются крупные амебоциты. Это уплощенные клетки диаметром около 15 мкм с длинными тонкими отростками (Рис. 8G). Толщина отростков не превышает 130 нм, их концы расширены и тесно прилежат к апикальным поверхностям клеток целомической выстилки (Рис. 8G — вставка). Центральное ядро амебоцита содержит ядрышко, в цитоплазме — многочисленные каналы шероховатого эндоплазматического ретикулума и митохондрии (Рис. 8G).

Вентральный мезентерий образован двумя слоями клеток целомической выстилки (Рис. 8H, I). Базальные пластинки этих эпителиев состоят из двух слоев: электронно-светлого, прилегающего к базальной поверхности клеток, и электронно-плотного хло-

пьевидного материала, отстоящего от базальных поверхностей клеток на расстояние около 100 нм (Рис. 8H). Базальные пластинки могут соприкасаться друг с другом или быть разделенными значительными промежутками. Возможно, эти промежутки соответствуют кровеносным капиллярам, характерным для мезентерия взрослых форм. Клетки целомической выстилки соединены друг с другом десмосомами диаметром 300 нм, расположенными субапикально (Рис. 8H). Такое расположение десмосом позволяет клеткам растягиваться. В растянутом состоянии оба целомических эпителиа сильно уплощаются, промежутки между ними исчезают и общая толщина мезентерия не превышает 1 мкм (Рис. 8I). Между базальными участками целомических клеток мезентерия имеются щелевидные промежутки. Они заполнены толстыми волокнами, которые были отмечены нами выше при описании целомической выстилки различных участков тела личинки (Рис. 8H). В цитоплазме базальных частей клеток обоих слоев целомического эпителиа проходят миофиламенты, ориентированные в продольном направлении (Рис. 8H).

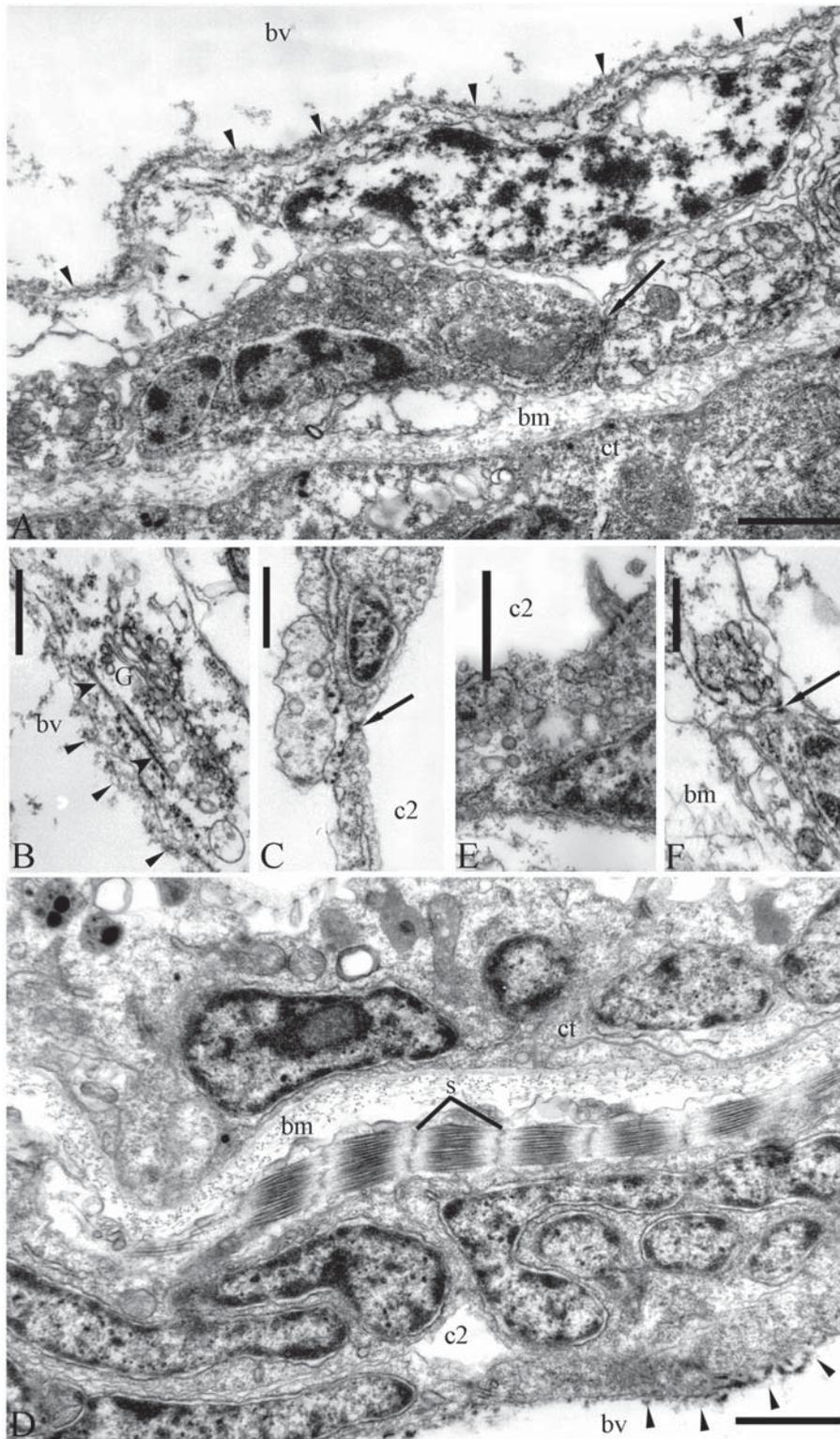
Обсуждение

Соотношение целомических полостей личинок форонид до сих пор остается предметом дискуссии, начало которой было положено еще в 19-м веке английским исследователем Мастерманом (Masterman, 1898). Мастерман подразделял тело актинотрохи на три отдела, каждому из которых соответ-

Рис. 5. Щупальцевый целом. А — основание целома и диафрагма по данным СЭМ (продольный срез), В — кровеносные сосуды в щупальцах (гистологический препарат поперечного среза личинки). Обозначения: bl — бластоцель, bv — кровеносные сосуды в щупальцах, c2 — щупальцевый целом, c3 — туловищный целом, t — щупальце. Вырезанными стрелками показана свободная область верхней границы метацеля, прямыми — место контакта мезо- и метацеля (будущая диафрагма взрослого животного). Масштабы: А — 60 мкм, В — 6 мкм.

Fig. 5. Mesocoel (coel of tentacles). A — basis of mesocoel and diaphragm (SEM, longitudinal section), B — blood vessels in tentacles (histological cross section).

Abbreviations: bl — blastocoel, bv — blood vessels in tentacles, c2 — mesocoel, c3 — metacoel (trunk coel), t — tentacle. Upper wall of mesocoel, which is free from wall of metacoel, is showed by arrowheads with notch. Place of contact mesocoel and metacoel is showed by arrowheads. Scale bars: A — 60 μ m, B — 6 μ m.



ствует своя полость. Преоральная лопасть содержит непарный первый целом, воротничок (участок гипосферы от рта до щупалец) несет парный второй или щупальцевый целом, туловищу соответствует парный туловищный целом. Мастерман определял такое расчленение целома как примитивное и ставил форонид и полухордовых в основание древа Bilateria. В дальнейшем эта концепция получила получила свое развитие в работах многих авторов (Remane, 1949; Ulrich, 1951; Jagersten, 1955; Siewing, 1973, 1974, 1975, 1980).

Большинство исследователей начала 19-го века описывали существование у личинок форонид трех отделов целома (Menon, 1902; Ikeda, 1901; Goodrich, 1903; Cowles, 1904). Существование щупальцевого и туловищного отделов целома никогда не вызывало сомнений у исследователей, тогда как наличие предротового целома оспаривалось (Selys-Longchamps, 1907; Hyman, 1959). В этой связи во второй половине прошлого века появился ряд работ, направленных на изучение предротового целома форонид (Pross, 1974; Emig, Siewing, 1975; Siewing, 1974, 1975; Herrmann, 1976, 1980, 1986; Zimmer, 1978, 1980). Цитированные авторы подтверждают существование предротового целома и у личинок, и у взрослых форонид. Циммер даже выделяет 4 типа организации предротового целома у личинок разных видов, в том числе отмечая наличие у

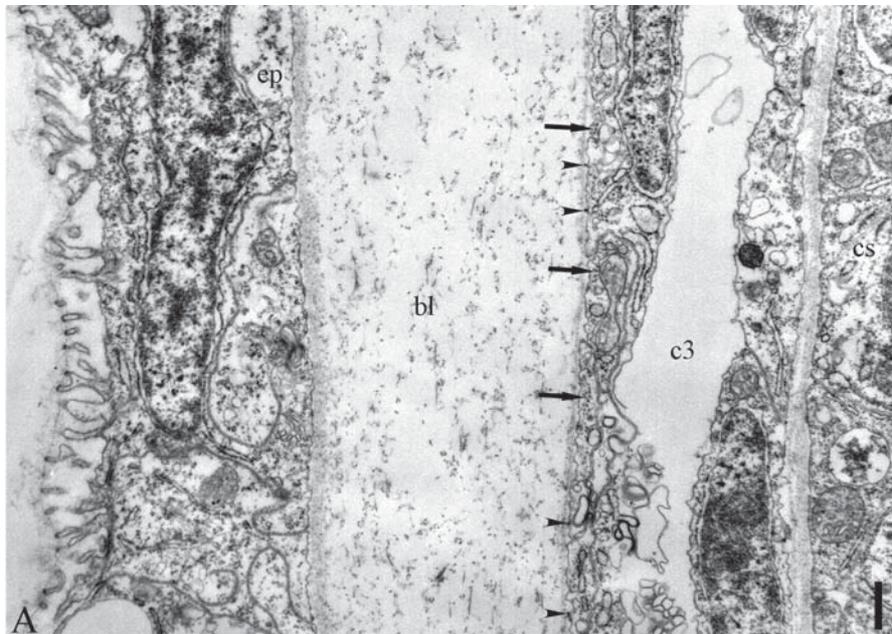
личинок *Phoronopsis harmeri* и *Ph. californica* замкнутого цилиндрического протоцеля, расположенного непосредственно под аборальным органом (Zimmer, 1978). Херрманн пишет, что у молодой личинки *Phoronis muelleri* хорошо выражены все три отдела целома, и архимерия сохраняется в течение всего личиночного развития, в метаморфозе, а также и у молодого животного (Herrmann, 1980). Однако в течение постэмбрионального развития, отмечает автор, мезодермальные клетки начинают исчезать в тех частях тела, которые разрушаются в процессе метаморфоза, т.е. преоральная лопасть и воротничковая область личинки (Herrmann, 1980). Все авторы отмечают, что большая часть предротовой области разрушается, но обязательно остается участок (Циммер называет его "proximal recess") под аборальным органом, в котором сохраняются мезодермальные клетки, дающие впоследствии целом эпистома взрослого животного. Даже у личинки *Phoronis ijimai*, у которой в процессе личиночного развития полость предротовой лопасти полностью облитерируется из-за сближения эпителиев эксумбреллы и субумбреллы, остается небольшой участок на пищевode, где концентрируются мезодермальные клетки (Zimmer, 1978). Однако из фотографий, которые авторы приводят в своих работах, очевидно, что настоящий предротовой целом у личинок рода *Phoronis* отсутствует, поскольку существует только

Рис. 6. Детали тонкого строения щупальцевого целома. А — поперечный срез через основание щупальца, В — детали тонкого строения клеток внутренней выстилки (стенка кровеносного сосуда), С — контакт между клетками внутренней выстилки, D — продольный срез через основание щупальца, E — жгутик в клетке наружной выстилки, F — контакт между клетками наружной выстилки.

Обозначения: bm — базальная пластинка, bv — кровеносный сосуд щупальца, c2 — щупальцевый целом, ct — клетки эпителия щупальца, G — комплекс Гольджи, s — саркомер. Короткими прямыми стрелками обозначен слой внеклеточного матрикса, короткими вырезанными — кольцевые миофиламенты, длинными — контакты между клетками, в том числе и одинарная диафрагма. Масштабы: А, С–Е — 1 мкм; В, F — 0,5 мкм.

Fig. 6. Details of mesocoel fine structure. A — cross section through the basis of mesocoel, B — details of fine structure of (inner wall of mesocoel), C — the contact between cells of blood vessel wall, D — longitudinal section through the basis of tentacle, E — cilium in the cell of external wall, F — the contact between cells of external wall.

Abbreviations: bm — basal membrane, bv — blood vessel of tentacle, c2 — mesocoel, ct — cells of tentacle epithelium, G — Golgi complex, s — sarcomere. Extracellular matrix is showed by arrowheads. Myofilaments are showed by arrowheads with notch. Contacts between cells are showed by arrows. Scale bars: A, C–E — 1 μ m; B, F — 0.5 μ m.



его задняя граница (в цитируемых выше работах эта стенка получила название «диссепимент 1»), образованная мезодермальными клетками и проходящая от аборального органа к пищеводу. Эту точку зрения поддерживает Бартоломеус (Bartolomaeus, 2001), который изучил целомическую систему личинки *Phoronis muelleri* с применением методов трансмиссионной электронной микроскопии. В головной лопасти помимо «диссепимента 1» есть еще отдельные мышечные клетки, которые прилегают к базальной пластинке эпидермиса и часто могут образовывать полную выстилку. Бартоломеус (Bartolomaeus, 2001) обнаружил, что между этими клетками нет десмосом, и, следовательно, они не образуют настоящего эпителия, а значит и полость преоральной лопасти не может рассматриваться как целом.

Как уже упоминалось, у личинок рода *Phoronopsis* под аборальным органом имеется камера, ограниченная со всех сторон мезодермальными стенками. Результаты настоящей работы свидетельствуют о том, что стенки этой камеры представляют собой настоящий эпителий, поскольку они подотсланы слоем внеклеточного матрикса, а составляющие их клетки соединены десмосомами. Это позволяет считать, что упомянутая камера предстает собой настоящий предротовой целом.

Большинство исследователей признавали наличие у актинотрох щупальцевого целома (Masterman, 1989; Menon, 1902; Ikeda, 1901; Goodrich, 1903; Cowles, 1904; Zimmer, 1964, 1973, 1978, 1980; Siewing, 1974, 1975; Herrmann, 1980). Однако в недавней работе

Бартоломеуса (Bartolomaeus, 2001) отрицается наличие щупальцевого целома у личинок *P. muelleri*. Следует отметить, что у актинотрох этого вида при метаморфозе личиночные щупальца утрачиваются, а дефинитивные возникают по существу заново из зачатков, закладывающихся под щупальцами личинки. Только в этих зачатках Бартоломеус обнаружил двойной слой эпителиально-мышечных клеток, окруженный внеклеточным матриксом. По нашим наблюдениям у актинотрох *Phoronopsis harmeri* редукции подвергаются дистальные отрезки щупалец, а проксимальные участки становятся зачатками дефинитивных щупалец. Прямой переход личиночных щупалец в дефинитивные отмечен и у других видов, например у *P. ijimai* (Zimmer, 1964). Как показано в настоящей работе, проксимальные участки щупалец содержат целомические полости, которые, скорее всего, соответствуют дефинитивным щупальцевым целомам. Более того, у личинки *Ph. harmeri* в щупальцах имеются и зачатки кровеносных сосудов.

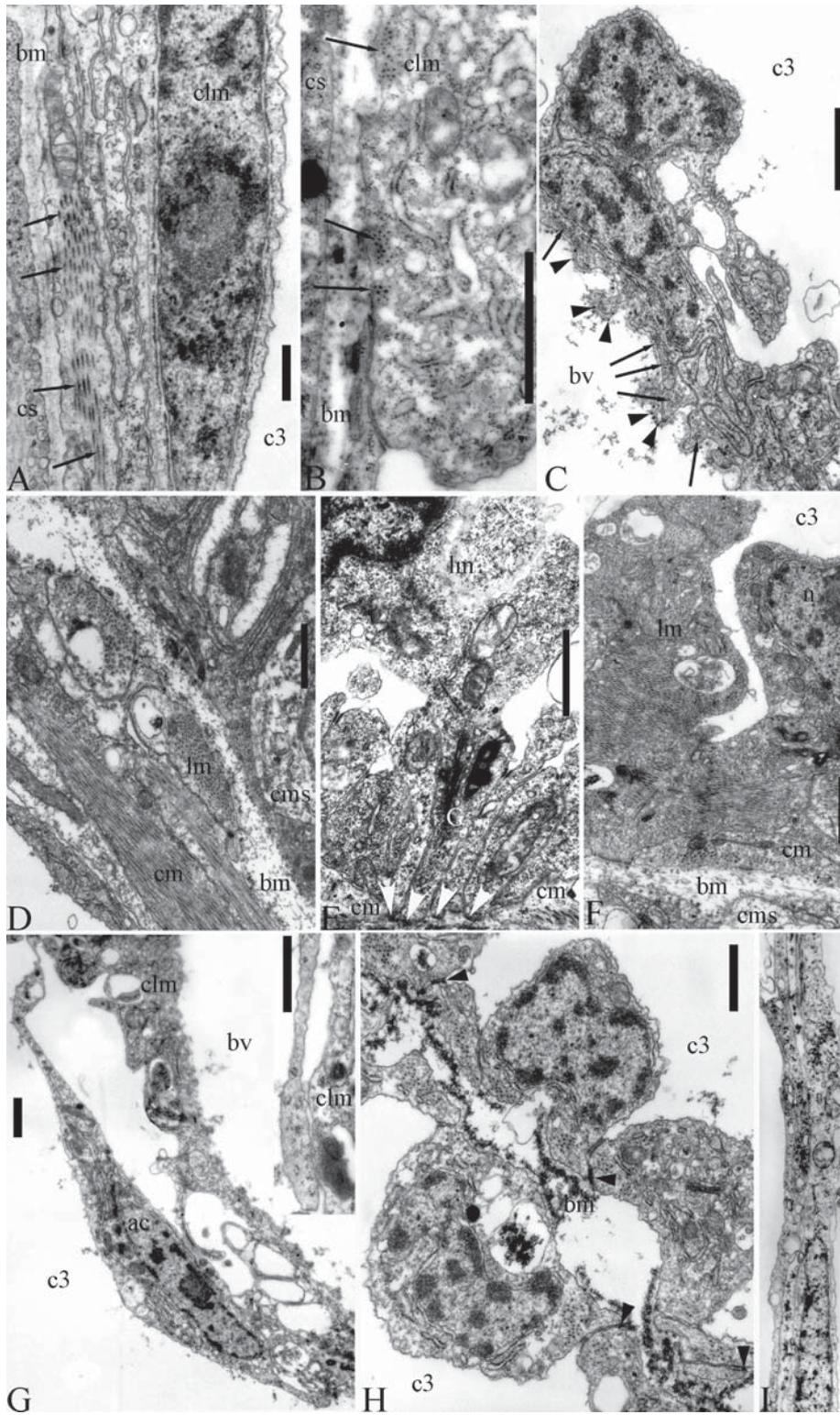
Бартоломеус признает наличие у личинок форонид только туловищного целома. В настоящее время окончательно доказано, что туловищный целом личинок форонид непарный и имеет лишь один вентральный мезентерий (см., например, Bartolomaeus, 2001). Такое положение мезентерия объясняется тем, что туловищный целом форонид закладывается энтероцельным путем на дорсальной стороне, а затем огибает кишечник и его лопасти соприкасаются на брюшной стороне, формируя вентральный мезентерий (см. Малахов, Темерева, 2000).

Рис. 7. Детали тонкого строения выстилки туловищного целома (продольные срезы). А — боковая граница целома, В — верхняя граница и окончание целома, С — жгутик в клетке выстилки со стороны стенки тела.

Обозначения: bl — бластоцель, bm — базальная пластинка, cs — клетки эпителия желудка, c3 — метацель, ep — эктодермальный эпителий, G — комплекс Гольджи, m — митохондрия. Длинными вырезанными стрелками указаны контакты между клетками (опоясывающие десмосомы), длинными прямыми — миофиламенты, короткими — толстые электронно-плотные волокна в слое внеклеточного вещества. Масштаб 0,5 мкм.

Fig. 7. Details of fine structure of metacoel lining (longitudinal sections). A — lateral wall, B — upper wall, C — cilium in the cell of body lining.

Abbreviations: bl — blastocoel, bm — basal membrane, cs — cells of stomach wall, c3 — metacoel, ep — ectodermal epithelium, G — Golgi complex, m — mitochondria. Scale bar 0.5 μm.



На основе своих данных, полученных при изучении личинки *P. muelleri*, Бартоломеус отрицает наличие тримерии целомов у форонид вообще. Эта идея проводится и в недавней публикации, посвященной строению эпистома *P. ovalis* (Gruchl et al., 2005). Тем самым подрываются устои архицеломатной концепции, в обоснование которой столь важный вклад внесли немецкие коллеги доктора Бартоломеуса (см., например, Remane, 1949; Ulrich, 1951; Siewing, 1973, 1974, 1975, 1980). В то же время, как следует из результатов настоящей работы, у личинок *Phoronopsis* тримерия целомов выражена вполне отчетливо.

Таким образом, у личинок форонид можно выделить 2 главных способа организации целомической системы. В первом случае (например, у личинок *P. muelleri*) передняя стенка предротового целома редуцирована — остается только задняя стенка («диссепимент 1»), личиночный щупальцевый целом отсутствует вовсе и хорошо развит лишь туловищный целом. Во втором случае развиты все три отдела целома: имеется цилиндрический предротовой целом и хорошо развитые щупальцевый и туловищный целома. Состояние, характеризующееся более

полным развитием целома, очевидно, следует считать исходным, тогда как редукция целомов — производное состояние. Подобные различия в строении целомической системы личинок связаны с особенностями их метаморфоза. Хотя мы наблюдаем общность метаморфоза личинок форонид в главном, существуют значительные различия в деталях. Так, например, у личинок рода *Phoronopsis* наблюдается полная преемственность между щупальцами личинок и взрослых, и, следовательно, щупальцевый целом личинок непосредственно становится щупальцевым целомом взрослых. Тогда как у, например, *P. muelleri* дефинитивные щупальца развиваются вне зависимости от личиночных и именно поэтому в последних целом не развивается — все равно он редуцировался бы в процессе метаморфоза.

Предротовой целом взрослых форонид организован таким образом, что наиболее существенной его составляющей является нижняя стенка, образующая диафрагму в месте контакта с верхней границей туловищного целома и соответствующая задней стенке («диссепимент 1») предротового целома личинок. Именно эта стенка и остается

Рис. 8. Детали тонкого строения целомической выстилки кишечника (А–С), метасомального выроста (D–F), амебоцитов в полости туловищного целома (G) и вентрального мезентерия (H, I). А–Е, G–I — поперечные срезы, F — продольный срез. А — клетки с кольцевыми миофиламентами, В — клетки с продольными миофиламентами, С — стенка кровеносного сосуда на поверхности кишечника, D — выстилка начального отдела метасомального выроста, Е — клетки продольной мускулатуры, F — поперечно исчерченная продольная мускулатура, G — амебоцит на поверхности выстилки со стороны кишечника (вставка — концевой участок отростка амебоцита), H — участок вентрального мезентерия, I — участок вентрального мезентерия в растянутом состоянии.

Обозначения: ac — амебоцит, bm — базальная мембрана, bv — кровеносный сосуд, c3 — полость метациеля, clm — клетки выстилки метациеля, cm — кольцевая мускулатура, cms — клетки метасомального выроста, cs — клетки эпителия желудка, G — комплекс Гольджи, lm — продольная мускулатура. Короткими стрелками указаны толстые электронно-плотные филаменты в толще слоя неклеточного вещества. Вырезанными короткими стрелками указаны гемидесмосомы. Миофиламенты указаны длинными стрелками. Масштаб 1 мкм.

Fig. 8. Details of fine structure of coelomic lining of digestive tract (A–C), metasomal sac (D–F), amebocyte in the cavity of metacoel (G), ventral mesentery (H, I). A–E — cross sections, F — longitudinal section. A — cells with circular myofilaments, B — cells with longitudinal myofilaments, C — the wall of blood vessel on the surface of digestive tract, D — lining of distal part of metasomal sac, E — cells of longitudinal muscles, F — cross-streaked longitudinal muscles, G — amebocyte on the surface of metacoel lining (insert — the end of pseudopodia of amebocyte), H — part of ventral mesentery, I — part of extended ventral mesentery. Abbreviations: ac — amebocyte, bm — basal membrane, bv — blood vessel, c3 — the cavity of metacoel, clm — cells of metacoel lining, cm — circular musculature, cms — cells of metasomal sac, cs — cells of stomach wall, G — Golgi complex, lm — longitudinal muscle. Electron dense thick fibers in extracellular matrix are showed by arrowheads, hemidesmosome-like junctions — by arrowheads with notch, myofilaments — by arrows. Scale bar 1 μm.

у личинок рода *Phoronis* и они, таким образом, демонстрируют пример эмбрионизации развития, то есть переноса на личиночную стадию особенностей организации органов у взрослых форм.

Исходя из вышесказанного, можно достоверно утверждать наличие тримерии в организации целомической системы личинок рода *Phoronopsis*, что следует рассматривать как исходный тип организации целома у личинок форонид.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке Российского Фонда Фундаментальных Исследований (грант № 05-04-49272), а также Федерального агентства по науке и инновациям РФ (проект № 02.442.11.7393).

Литература

- Малахов В.В., Темерева Е.Н. 2000. Эмбриональное и личиночное развитие форониды *Phoronis ijimai* // Биология моря. Т.26. № 6. С.391–399.
- Темерева Е.Н., Малахов В.В. 2000. Кровеносная система личинок форонид // Доклады Российской Академии наук. Т.375. № 5. С.712–714.
- Темерева Е.Н., Малахов В.В., Юшин В.В. 2001. Гистология и ультраструктура кожно-мышечного мешка форониды *Phoronopsis harmeri* // Биология моря. Т.27. № 3. С.192–201.
- Темерева Е.Н., Малахов В.В. 2004. Определитель личинок форонид Японского моря // Зоологический журнал. Т.83. № 9. С.1115–1126.
- Bartolomaeus T. 2001. Ultrastructure and formation of the body cavity lining in *Phoronis muelleri* (Phoronida, Lophophorata) // Zoomorphology. Vol.120. P.135–148.
- Caldwell W.H. 1882. Preliminary note on the structure, development and affinities of *Phoronis* // Proceedings of the Royal Society of London. Vol.34. P.371–383.
- Cori C.J. 1937. Phoronidea // Kükenthal and Krumbach (hrsg.). Handbuch der Zoologie. Berlin: De Gruyter. Vol.3. No.2. P.71–135.
- Cowles R.P. 1904. Origin and fate of the body-cavities and the nephridia of the Actinotrocha // Annals and Magazine of Natural History. Vol.14. P.69–78.
- Emig C.C. 1974. The systematics and evolution of the phylum Phoronida // Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung. Bd.12. S. 128–151.
- Emig C.C., Siewing R. 1975. The Epistome of *Phoronis psammophila* (Phoronida) // Zoologischer Anzeiger. Vol.194. P. 47–54.
- Goodrich M.A. 1903. On the Body-cavities and Nephridia of the Actinotrocha Larva // Quarterly Journal of Microscopical Science. Vol.47. P.103–121.
- Gruhl A., Grobe P., Bartolomaeus T. 2005. Fine structure of the epistome in *Phoronis ovalis*: significance for the coelomic organization in Phoronida // Invertebrate Biology. Vol.124. No.4. P.332–343.
- Herrmann K. 1976. Untersuchungen über Morphologie, Physiologie und Ökologie der Metamorphose von *Phoronis muelleri* (Phoronida) // Zoologische Jahrbücher. Anatomie. Bd.95. S. 354–426.
- Herrmann K. 1980. Die archimere Gliederung bei *Phoronis muelleri* (Tentaculata) // Zoologische Jahrbücher. Anatomie. Bd.103. No.2. S.234–249.
- Herrmann K. 1986. Die Ontogenese von *Phoronis muelleri* (Tentaculata) unter besonderer Berücksichtigung der Mesodermdifferentierung and Phylogenese des Coeloms // Zoologische Jahrbücher. Anatomie. Bd.114. S.441–463.
- Hyman L.H. 1959. The invertebrates. Vol.5. Smaller Coelomate Groups. New York. 783 p.
- Ikeda I. 1901. Observation on the development, structure and metamorphosis of Actinotrocha // Journal of the College of Science, Imperial University, Tokyo. Vol.13. P.507–591.
- Masterman A.T. 1898. On the Diplochorda // Quarterly Journal of the Microscopical Science. Vol.40. P.281–366.
- Menon K.R. 1902. Notes of *Actinotrocha* // Quarterly Journal of Microscopical Science. Vol.45. P.473–484.
- Mueller J. 1946. Bericht über einige Tierformen der Nordsee // Archiv für Anatomie und Physiologie. Bd.13. S.101–104.
- Pross A. 1974. Untersuchungen über Muskulatur des Epistoms der Phoroniden (*Phoronis ijimai* Oka [Phoronidea]) // Zoologische Jahrbücher. Anatomie. Bd.92. S.391–403.
- Remane A. 1949. Die Entstehung der Metamerie der Wirbellosen // Zoologischer Anzeiger. Supplement. Bd.42. S.16–23.
- Selys-Longchamps M. 1907. *Phoronis* // Fauna und Flora des Golfes von Neapel. Monogr. 30. 280 S.
- Siewing R. 1973. Morphologische Untersuchungen zum Archicoelomatenproblem. 1. Die Körpergliederung bei *Phoronis ijimai* Oka (Phoronidea) // Zeitschrift für Morphologie der Tiere. Bd.74. S.17–36.
- Siewing R. 1974. Morphologische Untersuchungen zum Archicoelomatenproblem. The body segmentation in *Phoronis muelleri* de Selys-Longchamps (Phoronidea) Ontogenese — Larve — Metamorphose — Adultus // Zoologische Jahrbücher. Anatomie und Ontogenie. Bd.92. No.2. S.275–318.
- Siewing R. 1975. Gliederung des Phoronidenkörpers // Verhandlungen Deutsche Zoologische Gesellschaft. S.116–121.
- Siewing R. 1980. Das Archicoelomatenkonzept // Zoologische Jahrbücher. Anatomie und Ontogenie. Bd. 103. S.439–482.

- Silen L. 1954. Developmental biology of Phoronidea of the Gullmar Fjord area (West coast of Sweden) // *Acta Zoologica*. Vol.35. P.215–257.
- Ulrich W. 1951. Vorschläge zu einer Revision der Großeinteilung des Tierreiches // *Verhandlungen Deutsche Zoologische Gesellschaft*. Marburg. S.244–271.
- Veillet A. 1941. Description et mecanismes de la metamorphose de la larve actinotroque de *Phoronis sabatieri* Roule // *Bulletin de l'Institut océanographique de Monaco*. T.810. P.1–11.
- Zimmer R.L. 1964. Reproductive biology and development of Phoronida. University of Washington. Ph.D. Zoology. 416 p.
- Zimmer R.L. 1973. Morphological and developmental affinities of the lophophorates // G.P. Larwood (ed.). *Living and Fossil Bryozoa*. London: Academic Press. P.593–599.
- Zimmer R. L. 1978. The comparative structure of the preoral hood coelom in Phoronida and the fate of this cavity during and metamorphosis // F.S. Chia and M.E. Rice (eds.). *Settlement and Metamorphosis of Marine Invertebrate Larvae*. New York: Elsevier. P.23–40.
- Zimmer R.L. 1980. Mesoderm Proliferation and Formation of the Protoel and Metacoel in Early Embryos of *Phoronis vancouverensis* (Phoronida) // *Zoologische Jahrbücher. Anatomie*. Bd.103. No.2. S.219–233.

Книги Товарищества научных изданий КМК

БИОЛОГИЯ

Серия «Определители по флоре и фауне России»

Ивы европейской части России [Вып.5]. Е.Т. Валягина-Малюткина. 2004. 217 с. Формат 170 x 242 мм. Тв. перепл. — Цена 150 руб. — **Булавоусые чешуекрылые Северной Азии** [Вып.4]. Ю.П. Коршунов. 2002. 424 с. с портр., илл. Формат 170 x 244 мм. Тв. перепл. — Цена 300 руб. — **Определитель сосудистых растений севера Российского Причерноморья**. А.С. Зернов. 2002. 283 с., илл. Формат 170 x 244 мм. Тв. перепл. — Цена 150 руб. — **Наземные звери России. Справочник-определитель**. [Вып.2]. И.Я. Павлинов и др. 2002. 298 с. Формат 170 x 244 мм. Тв. перепл. — Цена 150 руб.

Также планируется: А.Л. Львовский, Д.В. Моргунов. Булавоусые чешуекрылые Восточной Европы. — Е.Т. Валягина-Малюткина. Деревья и кустарники зимой. 2-е изд. (подготовлено к печати). — Л.В. Аверьянов и др. Иллюстрированный определитель сосудистых растений Ленинградской области (подготовлено к печати).

Прочие определители по флоре и фауне

Флора средней полосы европейской части России. 10-е изд. П.Ф. Маевский. 2006. 600 с. Формат 210 x 290 мм. Тв. перепл. — Цена 400 руб. — **Определитель сосудистых растений Соловецкого архипелага**. К.В. Киселёва и др. 2004. 175 с., цв. фото. Формат 170 x 240 мм. Тв. перепл. — Цена 130 руб. — **Иллюстрированное руководство для ботанических практик и экскурсий в Средней России**. В.Э. Скворцов. 2004. 506 с. Формат 170 x 240 мм. Тв. перепл. — Цена 220 руб. — **Флора Восточной Европы. Том 11**. Н.Н. Цвелев (ред.). 2004. 535 с. Формат 170 x 240 мм. Тв. перепл. — Цена 200 руб. — **Иллюстрированный определитель растений Средней России. Том 3**. И.А. Губанов и др. 2004. 520 с. Формат 210 x 295 мм. Тв. перепл. — Цена 280 руб. **Том 2**. 2003. 665 с. — Цена 280 руб. **Том 1**. 2002. 526 с. с портр. — Цена 280 руб. — **Определитель грибов России. Дискомицеты. Вып.1. Копротрофные виды**. В.П. Прохоров. 2004. 255 с. Формат 145 x 218 мм. Тв. перепл. — Цена 120 руб.

Также планируется: Е.А. Коблик, Е.Н. Курочкин. Атлас птиц запада России. — Н.Н. Марфенин, С.А. Белорусцева. Атлас беспозвоночных Белого моря (подготовлено к печати).

Серия «Разнообразие животных»

Мамонт [Вып.3]. А.Н. Тихонов. 2005. 90 с., цв. вкл. Формат 145 x 205 мм. — Цена 50 руб. — **Городские комары, или «дети подземелья»** [Вып.2]. Е.Б. Виноградова. 2004. 96 с., цв. вкл. Формат 145 x 205 мм. — Цена 50 руб. — **Гидра: от Абраама Трамбле до наших дней** [Вып.1]. С.Д. Степаньянц и др. 2003. 101 с. + цв.вкл. Формат 145 x 205 мм. — Цена 50 руб.

Учебники для вузов

Основы микологии. Л.В. Гарибова, С.Н. Лекомцева. 220 с. Формат 170 x 240 мм. Тв. перепл. — Цена 180 руб. — **Малый практикум по зоологии беспозвоночных**. И.А. Тихомиров и др. 2005. 304 с., 14 ч/б вкл. Формат 170 x 240 мм. Тв. перепл. — Цена 200 руб. — **Основы биогеографии**. В.Г. Мордкович. 2005. 236 с., 1 цв. вкл. Формат 170 x 240 мм. Тв. перепл. — Цена 180 руб. — **Биология дрожжей**. И.П. Бабьева, И.Ю. Чернов. 2004. 221 с., бум. мелов. Формат 140 x 203 мм. В обл. — Цена 100 руб. — **Лекции о клеточном цикле**. О.И. Епифанова. 2-е изд. 2003. 160 с. Формат 140 x 200 мм. В обл. — Цена 70 руб. — **Развитие эволюционных идей в биологии**. Н.Н. Воронцов. 2-е изд. 2004. 432 с. Формат 145 x 210 мм. Тв. перепл. — Цена 150 руб.

Также планируется: В. Вестхайде, Р. Ригер (ред.). Руководство по зоологии. Беспозвоночные (пер. с нем.). — И.А. Тихомиров (СПбГУ). Малый практикум по зоологии беспозвоночных (часть 2). — И.В. Бурковский. Морская биоценология. Организация сообществ и экосистем. — А.В. Чесунов. Биология морских нематод. — И.А. Жирков. Жизнь на дне.

Для заявок: см. стр. 52 этого журнала