

УДК 594.8:591.4:564.8

ВЛИЯНИЕ РЕДУКЦИИ ЗАДНЕГО ОТДЕЛА КИШЕЧНИКА НА ЭВОЛЮЦИЮ РИНХОНЕЛЛИФОРМНЫХ БРАХИОПОД

© 2024 г. А. А. Селищева^{а,*}, Т. В. Кузьмина^{а,**}

^аМосковский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Москва, 119991 Россия

*e-mail: selav21@mail.ru

**e-mail: kuzmina-t@yandex.ru

Поступила в редакцию 22.04.2024 г.

После доработки 24.05.2024 г.

Принята к публикации 24.05.2024 г.

Брахиоподы — группа животных, известная с раннего кембрия и достигшая расцвета в палеозое. После пермско-триасового вымирания произошло значительное сокращение таксономического разнообразия брахиопод. По одной из гипотез, в мезозое брахиоподы со слепо замкнутым кишечником не смогли восстановить свою численность из-за преобладания в планктоне панцирных одноклеточных водорослей. Мы предполагаем, что теребратулиды, которые являются самой распространенной группой среди современных брахиопод, смогли приспособиться к изменившемуся составу питания за счет более эффективного механизма фильтрации, характерного для плектолофного лофофора. Современные ринхонеллиды на конце кишечника имеют слепое расширение, которое, по-видимому, используется для измельчения и переваривания панцирного планктона.

Ключевые слова: брахиоподы, лофофор, кишечник, эволюция, фитопланктон, вымирание

DOI: 10.31857/S0031031X24060053, **EDN:** QILTVE

ВВЕДЕНИЕ

Брахиоподы — тип беспозвоночных животных, тело которых заключено в двустворчатую раковину. Брахиоподы питаются путем фильтрации взвешенных в воде частиц при помощи щупальцевого органа — лофофора, который расположен в мантийной полости. Внутренние органы заключены в туловищный целом, который занимает заднюю часть пространства между створками раковины (рис. 1). В настоящее время в состав брахиопод включают три подтипа: Linguliformea, Craniiformea и Rhynchonelliformea (Williams et al., 1996). Важной синапоморфией ринхонеллиформных брахиопод является наличие замка, скрепляющего створки карбонатной раковины, а также редукция заднего отдела кишечника и ануса у современных представителей этого подтипа, в то время как у лингулиформных и кранииформных брахиопод замок отсутствует, раковина хитинофосфатная, а кишечник сквозной. На основе наличия или отсутствия замка брахиоподы подразделяются две группы: замковые (Articulata), включающие в себя Rhynchonelliformea, и беззам-

ковые (Inarticulata), в состав которых входят Linguliformea и Craniiformea.

У брахиопод богатая палеонтологическая история. Постпалеозойский временной промежуток (Carlson, 2016) наибольшим образом

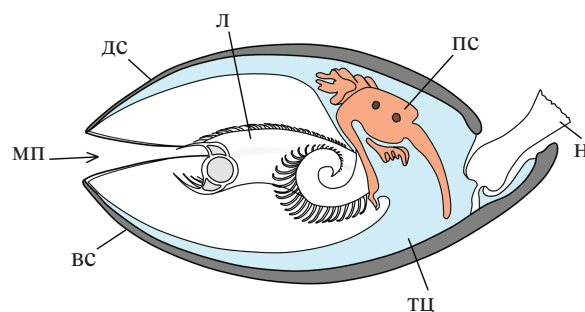


Рис. 1. Схема анатомии брахиопод на примере представителей отряда Terebratulida, вид сбоку (гонады, мышцы и метанефридии не отображены; по: James et al., 1992, с изменениями). Обозначения: вс — вентральная створка, дс — дорсальная створка, л — лофофор, мп — мантийная полость, н — ножка, пс — пищеварительная система, тц — туловищный целом.

повлиял на эволюцию Rhynchonelliformea. Он начался после пермско-триасового вымирания, при котором исчезло около 94–96% видов брахиопод (Shi, Shen, 2000; Shu-Zhong, Shi, 2002), и длится до настоящего времени. Этот временной промежуток характеризуется относительным падением численности и изменением таксономического состава брахиопод (рис. 2). Важно, что в мезозое именно ринхонеллиформные брахиоподы пострадали наибольшим образом. Так, во время пермско-триасового вымирания полностью исчезло четыре отряда (Dictyonellida, Orthotetida, Orthida, Spiriferida), а в первой половине мезозоя вымерло еще три отряда (Productida, Spiriferidina, Athyridida) ринхонеллиформных брахиопод (Curry, Brunton, 2007). В то же время среди Craniiformea и Linguliformea не произошло сокращения численности на сопоставимом с ринхонеллиформными брахиоподами уровне: перед пермско-триасовым вымиранием они были представлены отрядами Lingulida и Craniida, которые сохранились до настоящего времени (Curry, Brunton, 2007).

Важно отметить, что пермско-триасовое вымирание являлось самым значительным для фанерозоя. Было предположено, что причинами позднепермского вымирания послужили существенные изменения в экологических условиях Земли, такие как опреснение океанов, сокращение площади эпиконтинентальных морей, трофическая нестабильность и другие (более подробно см.: Невеская, 1998). Существует несколько основных гипотез, объясняющих причины того, почему в мезозое не произошло восстановления численности брахиопод, главным образом, представителей подтипа Rhynchonelliformea. Одна из самых ранних гипотез предполагает, что сокращение таксономического разнообразия брахиопод связано с их прямой конкуренцией с двустворчатыми моллюсками, которые имели более интенсивный метаболизм и высокую скорость роста по сравнению с брахиоподами (Hammen, 1977; Steele-Petrovic, 1979; Liow et al., 2015). Однако рост разнообразия двустворчатых моллюсков не имеет однозначной прямой корреляции со скоростью вымирания брахиопод (Афа-

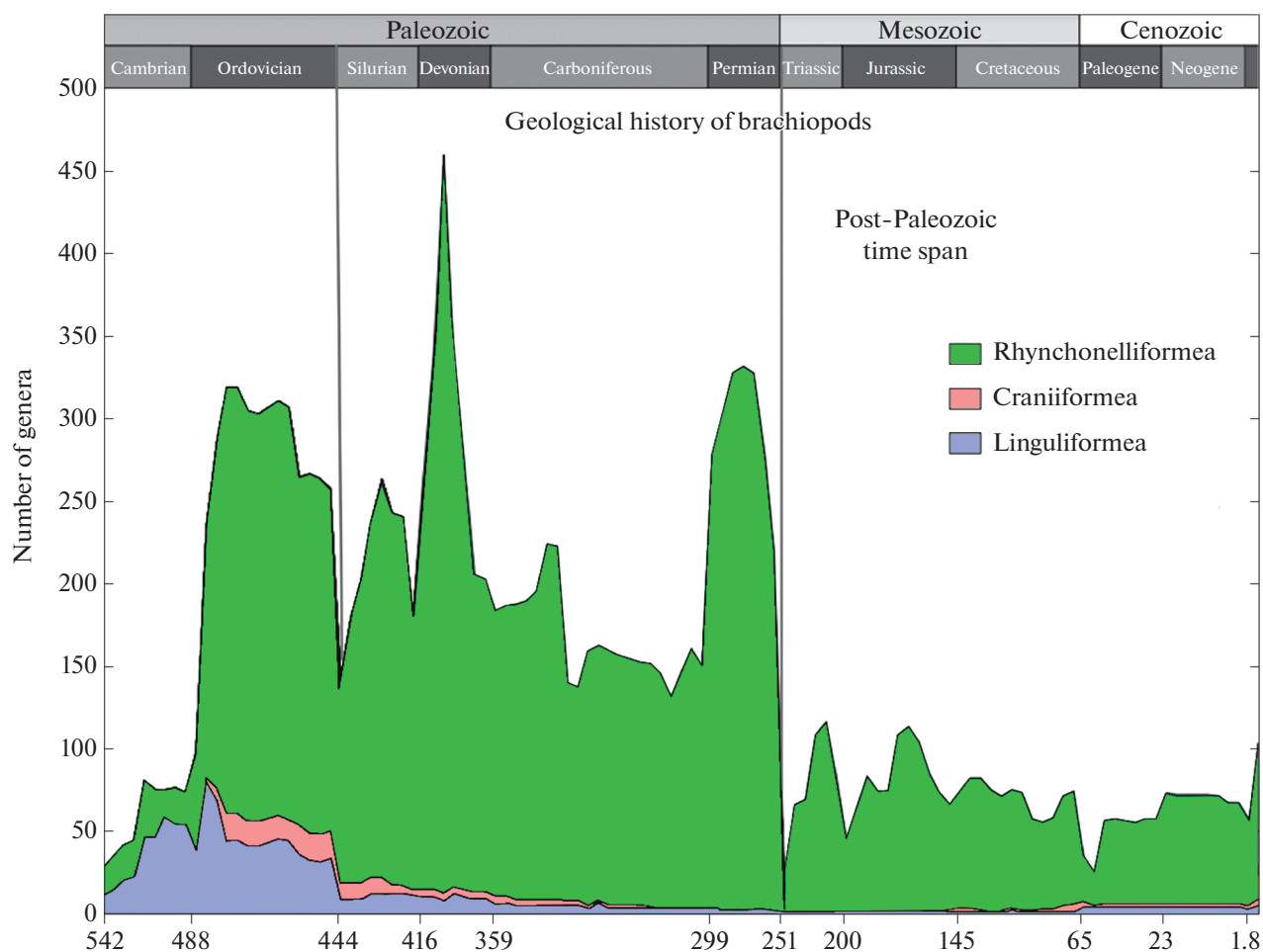


Рис. 2. Родовое разнообразие брахиопод в палеонтологической истории (по: Carlson, 2016, с изменениями).

насьева, Невеская, 1994; Guo et al., 2023). Несмотря на то, что во время пермско-триасового вымирания также в значительной степени пострадали и двустворчатые моллюски, они довольно быстро восстановили свое таксономическое разнообразие, поскольку являлись более эволюционно и экологически пластичной группой, чем брахиоподы. Поэтому бивальвии смогли приспособиться к изменившимся условиям в начале мезозоя (Афанасьева, Невеская, 1994) и занять большое число экологических ниш, в т.ч. и освободившихся в результате массового вымирания брахиопод (Gould, Calloway, 1980). Таким образом, расцвет двустворчатых моллюсков в мезозое не является прямой причиной сокращения разнообразия и численности Rhynchonelliformea.

Другая гипотеза предполагает, что в мезозое уменьшение количества органики в водах океана послужило причиной сокращения численности и разнообразия брахиопод. При этом наибольшим образом пострадали именно ринхонеллиформные брахиоподы, которые питались преимущественно органической суспензией (Bramlette, 1965; McCammon, 1969).

О.Н. Зезина (Zezina, 2008) предположила, что главной причиной, препятствующей восстановлению разнообразия ринхонеллиформных брахиопод после палеозоя, являлся расцвет панцирного (“shelly”) планктона во время т.н. “мезозойской морской революции”. На границе палеозоя и мезозоя в результате географических изменений менялись границы эпиконтинентальных морей, и многие организмы, в т.ч. и брахиоподы, исчезли вместе со своими биотопами. Одновременно с этим появились новые экологические ниши, что простимулировало развитие новых планктонных организмов. Так, новыми компонентами мезозойско-кайнозойского планктона стали толсто-стенные водоросли — диатомовые и динофитовые, кокколитофорида, которые отсутствовали в палеозое. В эти же периоды произошло увеличение численности планктонных фораминифер и полицистиновых радиолярий (рис. 3; Tappan, 1968, 1973; Raven et al., 2004). В палеозое ринхонеллиформные брахиоподы со слепо замкнутым кишечником питались легкоусваиваемой суспензией из растворенной органики, прокариот и тонкостенных одноклеточных эукариот — основных представителей палеозойского фитопланктона. В мезозое они столкнулись с новым типом планктона — главным образом, диатомовыми и динофитовыми водорослями, что затруднило восстановление групп до уровня, сопоставимо-

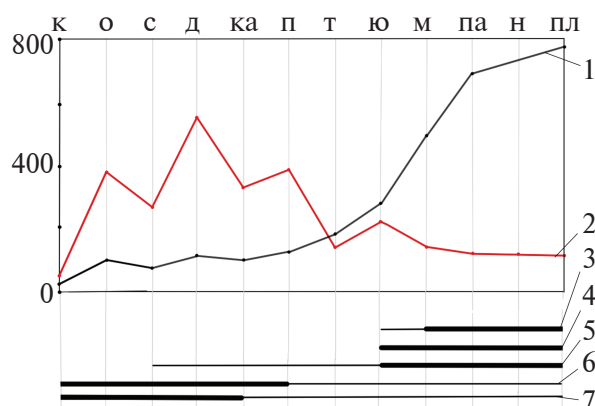


Рис. 3. Связь родового разнообразия двустворчатых моллюсков и брахиопод с качественным составом фитопланктона в фанерозое (по: Zezina, 2008, с изменениями). По вертикали для графиков 1, 2 указано количество родов, по горизонтали для 1–7 — палеонтологические периоды. Обозначения: 1 — двустворчатые моллюски, 2 — брахиоподы, 3 — диатомовые водоросли, 4 — кокколитофорида, 5 — динофитовые водоросли, 6 — зеленые водоросли, 7 — цианобактерии; к — кембрий, о — ордовик, с — силур, д — девон, ка — карбон, п — пермь, т — триас, ю — юра, м — мел, па — палеоген, н — неоген, пл — плейстоцен.

го палеозойскому (Zezina, 2008). Поэтому большинство ринхонеллиформных брахиопод стало жить в нижних горизонтах фотической зоны или за ее пределами (т.е. за пределами зоны океана, где происходит активный процесс фотосинтеза и в изобилии представлен фитопланктон). При этом наиболее богатая фауна брахиопод наблюдается на границе края шельфа и континентального склона (около 150 м глубины), так как этот компонент рельефа характеризуется активным стоком продуктов разложения планктона фотической зоны (Zezina, 2008).

В настоящей работе мы рассматриваем гипотезу Зезиной (Zezina, 2008) наиболее вероятной, поскольку появление и увеличение биомассы панцирного фитопланктона соответствует периоду сокращения разнообразия ринхонеллиформных брахиопод (рис. 3). Можно предположить, что именно изменение состава питания наибольшим образом повлияло на эволюцию этой группы в постпалеозойском временном промежутке, поскольку обилие неперевариваемых крупных панцирей водорослей в слепо замкнутом кишечнике Rhynchonelliformea должно приводить к нарушению процесса пищеварения из-за избыточного процесса обратной перистальтики для выделения ненужных частиц.

Таким образом, можно предположить, что именно редукция заднего отдела кишечника

ка оказала наибольшее влияние на эволюцию *Rhynchonelliformea*. Однако в современной биоте присутствуют виды ринхонеллиформных брахиопод, обитающих в фотической зоне. Остается неясным, каким образом они приспособились к большой концентрации панцирного фитопланктона.

В настоящей работе проанализированы имеющиеся литературные данные по эволюции кишечной трубки, особенностям состава питания, организации фильтрующего аппарата, а также по строению и физиологии пищеварительной системы ринхонеллиформных брахиопод для оценки влияния редукции заднего отдела кишечника на эволюцию данной группы.

1. ЭВОЛЮЦИЯ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОГО ТРАКТА БРАХИОПОД

Морфология кишечной трубки ископаемых брахиопод может быть реконструирована по отпечаткам мягких тканей, которые сохраняются в лагерштеттах. Было обнаружено, что в раннем кембрии лингулиформные брахиоподы имели U-образный кишечник, который открывался анусом в мантийную полость с правой стороны (Zhang et al., 2004, 2007a). Такую морфологию кишечной трубки сохранили и современные лингулиформные брахиоподы (см. главу 4). Также имеются отпечатки мягких тканей представителей двух раннекембрийских классов ринхонеллиформных брахиопод — *Chileata* и *Kutorginata*. При этом у хилеат кишечная трубка имеет такую же морфологию, как у лингулиформных брахиопод (рис. 4; Zhang et al., 2007b), а у куторгинат кишечник прямой и открывается анальным отверстием сзади между створками раковины (рис. 4; Rowell, Caruso, 1985; Zhang et al., 2007c). Таким образом, можно предположить, что сквозной кишечник, вероятно, является плезиоморфным признаком для брахиопод. По-видимому, замыкание кишечника *Rhynchonelliformea* произошло в конце раннего палеозоя или в средне—позднем палеозойском временном промежутке (рис. 2, 4).

Было предположено, что редукция заднего отдела пищеварительного тракта *Rhynchonelliformea* являлась следствием того, что в палеозое основным источником питательных веществ брахиопод были растворенные в морской воде органические вещества (McCammon, 1969). Такое предположение было высказано на основе лабораторных наблюдений, в которых было показано, что современные

ринхонеллиформные брахиоподы способны жить в аквариумах с поступлением только органических веществ. Кроме того, было показано, что постоянным фактором, ограничивающим распространение *Rhynchonelliformea* в Мировом океане, является содержание в воде органических веществ, например, азотистых соединений, тогда как связь между распространением ринхонеллиформных брахиопод и высокими показателями биомассы планктона не была обнаружена (McCammon, 1969). При этом в раннем палеозое у брахиопод появились сложно организованные типы лофофора (Carlson, 2016), которые способны отфильтровывать крупные несъедобные частицы. Было предположено, что при таком типе питания не происходило образование крупных фекальных масс, которые преимущественно формируются в заднем кишечнике большинства беспозвоночных животных. Таким образом, потеря функционального значения заднего отдела кишечника, вероятно, являлась одной из причин замыкания кишечника ринхонеллиформных брахиопод в палеозое.

В данной работе мы предполагаем, что развитие замка, скрепляющего створки, и рост лофофора в палеозое также являлись причинами редукции заднего отдела кишечника у *Rhynchonelliformea*. Раннекембрийский класс брахиопод, *Chileata*, лишен специальных замковых структур: место сочленения створок раковины представлено строфическими поверхностями (рис. 5, а; Williams, Carlson, 2007), при этом они имели U-образный сквозной кишечник (рис. 4). *Kutorginata* со сквозным кишечником имели рудиментарный замок, представленный астрофическими поверхностями, т.е. положительным и отрицательным рельефом в виде продольных борозд (рис. 5, в; Popov, Williams, 2000). В то же время представители классов *Strophomenata* и *Rhynchonellata*, которые были широко представлены в палеозое, имели сложно устроенные типы замков — дельтидодонтный и циртоматодонтный, состоящие из зубов и зубных ямок (рис. 5, з, д; Rudwick, 1970). При этом циртоматодонтный тип замка, характерный для большинства ринхонеллат, дает возможность развитию специализированных опорных структур, поддерживающих лофофор (Carlson, 2007). Известно, что современные брахиоподы с циртоматодонтным замком имеют слепо замкнутый кишечник. Таким образом, существует взаимосвязь между типом устройства замка и строением кишечника. Развитие замочных структур и скелета лофофора, вероятно, привело к умень-

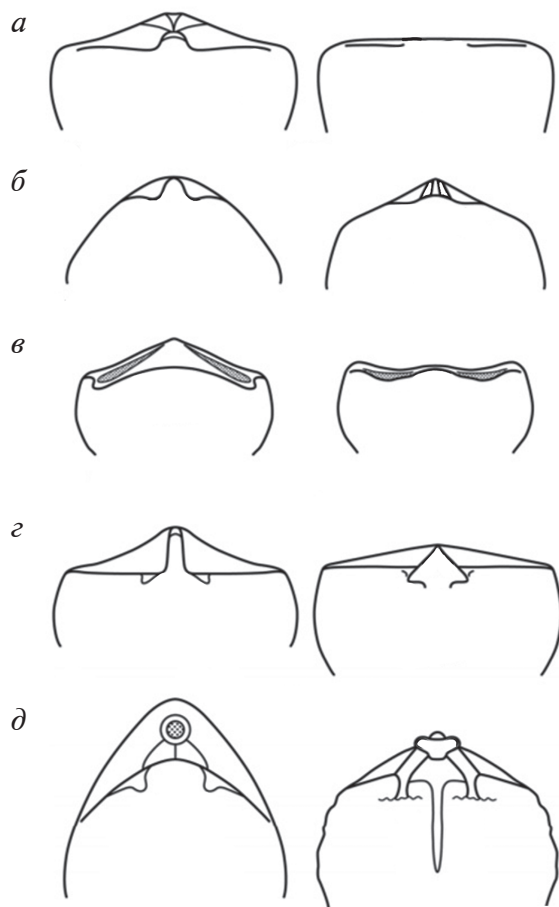


Рис. 5. Схемы строения замковых структур раковины ринхонеллиформных брахиопод на вентральной створке (левый столбец) и дорсальной створке (правый столбец): *а* — строфические поверхности *Chile* sp. (Chileata; по: Popov, Holmer, 2000a, с изменениями); *б* — примитивный замок *Obolella* sp. (Obolellata; по: Popov, Holmer, 2000b, с изменениями); *в* — астрофические поверхности *Kutorgina* sp. (Kutorginata; Popov, Williams, 2000, с изменениями); *г* — дельтиодонтный замок *Hesperorthis* sp., *Hebertella* sp. (Rhynchonellata; по: Rudwick, 1970, с изменениями); *д* — циртоматодонтный замок *Magellania* sp. (Rhynchonellata; по: Clarkson, 1979, с изменениями).

шению пространства в задней части между створками раковины, где располагается туловищный целом с основными органами животного (рис. 1). Также замок при открывании раковины сильно ограничивает пространство между задними краями створок, оставляя место только для выхода ножки, не позволяя выходить фекальным массам. Кроме того, в палеозое у ринхонеллиформных брахиопод формируются разнообразные типы лофофора, который занимает большой объем в мантийной полости (Carlson, 2016; Kuzmina et al., 2021). Мы предполагаем, что усложнение организации замка вместе с од-

новременным увеличением объема мантийной полости за счет усложнения конфигурации лофофора привели к уменьшению объема туловищного целома (рис. 6). При таких условиях туловищный целом не мог вместить внутри себя длинный кишечник.

Таким образом, в палеозое у брахиопод произошло уменьшение объема туловищного целома, а основным источником питания являлась взвесь органических веществ (McCammon, 1969), после переваривания которых не образовывалось большого количества фекальных масс. Сочетание этих двух факторов могло привести к редукции заднего отдела кишечника ринхонеллиформных брахиопод.

В современной биоте ринхонеллиформные брахиоподы представлены тремя отрядами: Rhynchonellida, Terebratulida и Thecideida. При этом некоторые виды ринхонеллид и значительная часть теребратулид обитают в фотической зоне, где широко представлен панцирный фитопланктон, как по разнообразию, так и по биомассе (Vargas et al., 2015). Мы предполагаем, что эти виды брахиопод имеют ряд приспособлений, которые позволяют им питаться панцирным фитопланктоном или избегать его. Вероятно, эти

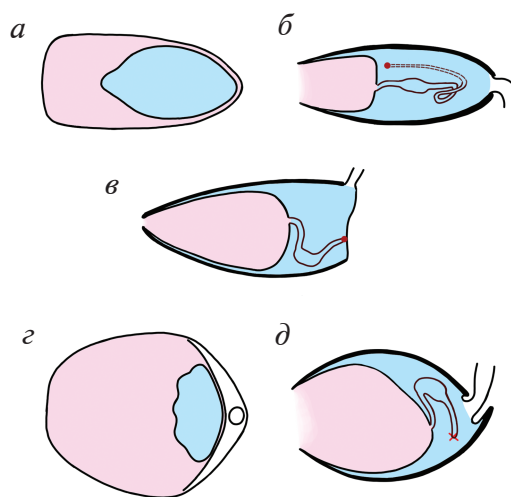


Рис. 6. Расположение мантийной полости (выделена розовым цветом) и туловищного целома (выделен голубым цветом) внутри раковины брахиопод (по: Rowell, Caruso, 1985; James et al., 1992; с изменениями): *а, б* — *Lingula anatina* (Linguliformea): *а* — вид со спинной стороны, *б* — вид сбоку; *в* — *Nisusia sulcata* (Rhynchonelliformea: Kutorginata), вид сбоку; *г, д* — *Magellania* sp. (Rhynchonelliformea: Rhynchonellida): *г* — вид со спинной стороны, *д* — вид сбоку. Красными точками обозначено анальное отверстие кишечника, крестом — слепое замыкание кишечника.

приспособления связаны с организацией фильтрующего аппарата и пищеварительного тракта.

Несмотря на то, что некоторые тецидеиды также обитают в фотической зоне, в литературе недостаточно данных о микроскопической анатомии пищеварительной системы и лофофора, а также о составе питания представителей данного отряда. Тецидеиды обладают прикрепленным к мантии птихолофным типом лофофора, морфология которого, а также распределение водных потоков в мантийной полости существенно отличаются от большинства ринхонеллид и теребратулид (см. более подробно в: Kuzmina, Malakhov, 2007). Эта группа не рассматривается в настоящей работе.

2. ОСОБЕННОСТИ СОСТАВА ПИТАНИЯ СОВРЕМЕННЫХ РИНХОНЕЛЛИФОРМНЫХ БРАХИОПОД

Брахиоподы — фильтраторы, которые для сортировки пищевых частиц используют щупальцевый орган — лофофор. Состав питания ринхонеллиформных брахиопод, а также размерный диапазон отфильтрованных частиц изучены для ограниченного числа видов, обитающих в фотической зоне (рис. 7; McCammon, 1969, 1981; Кузьмина, Георгиев, 2023).

Анализ содержимого пищеварительного тракта ринхонеллид *Hemithiris psittacea* (Gmelin, 1791) показал, что они питаются одноклеточным панцирным фитопланктоном диаметром до 200 мкм

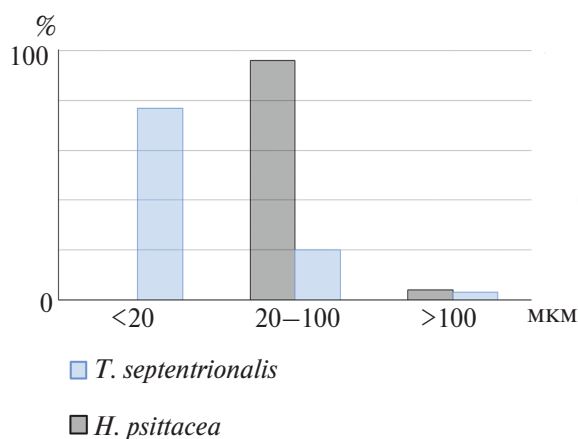


Рис. 7. Размерный диапазон частиц, обнаруженных в пищеварительном тракте ринхонеллиформных брахиопод *Hemithiris psittacea* и *Terebratalia septentrionalis*, собранных на глубине до 40 м в фотической зоне (по: McCammon, 1981). По оси y указана доля обнаруженных частиц от общего количества органических частиц в процентах, по оси x — диаметр частиц в мкм.

(Кузьмина, Георгиев, 2023) с преимущественным потреблением частиц диаметром 20–100 мкм (McCammon, 1981). В то же время теребратулида *Terebratulina septentrionalis* (Couthouy, 1838) питается планктоном диаметром до 100 мкм с преимущественным потреблением частиц размером 10–30 мкм. По нашим неопубликованным данным, максимальный размер планктона, обнаруженного в желудке теребратулиды *Coptothyris grayi* (Davidson, 1852), составил 24 мкм. Таким образом, ринхонеллиды потребляют частицы планктона большего размера, чем теребратулиды.

3. ФИЛЬТРАЦИОННЫЙ АППАРАТ СОВРЕМЕННЫХ РИНХОНЕЛЛИФОРМНЫХ БРАХИОПОД

Фильтрационный аппарат брахиопод представлен лофофором, который состоит из брахиальной оси, несущей ряд щупалец. Вдоль ряда щупалец проходит брахиальная складка, между щупальцами и брахиальной складкой расположен пищевой желобок (рис. 8, б). Рот располагается в пищевом желобке посередине брахиальной оси (более подробно см. в: Kuzmina et al., 2021).

У взрослых брахиопод на большем протяжении брахиальной оси ряд щупалец двойной и состоит из чередующихся внутренних и наружных щупалец. Внутренние щупальца несут фронтальный гребень, а наружные формируют слабо или хорошо выраженный фронтальный желобок. Вдоль каждого щупальца проходят четыре ресничные зоны: фронтальная (направленная в сторону брахиальной складки), абфронтальная (расположена с противоположной стороны от фронтальной ресничной зоны) и две латеральные (проходят по бокам щупальца; рис. 8). Реснички латерофронтальных чувствительных клеток расположены среди клеток фронтальной ресничной зоны (Gilmour, 1978, 1981; Kuzmina, Temereva, 2024).

Механизм фильтрации брахиопод подробно изучен в ряде публикаций (Chuang, 1956; Atkins, Rudwick, 1962; Rudwick, 1962; Strathmann, 1973; Gilmour, 1978, 1981; Labarbera, 1981; Thayer, 1986; Dhar, 1997). Щупальца лофофора разделяют мантийную полость на вводную и выводную камеры (рис. 9). Ток воды создается за счет биения латеральных ресничек, которые бьют от фронтальной стороны к абфронтальной. Вода поступает во вводную камеру, проходит между щупальцами и попадает в выводную камеру (рис. 8, а). На границе вводной и выводной

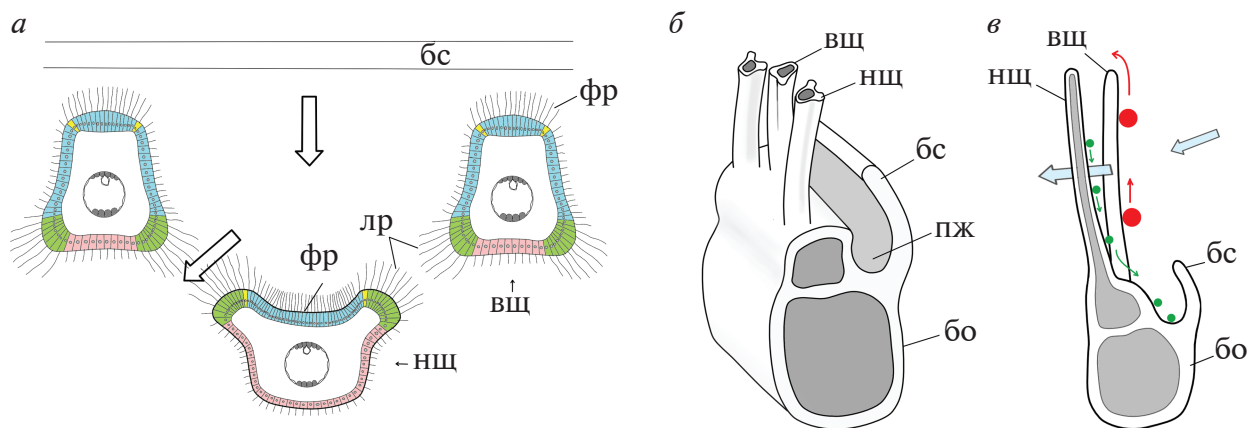


Рис. 8. Организация лофофора брахиопод: *а* — поперечный срез через щупальца лофофора (по: Kuzmina, Malakhov, 2007); *б* — поперечный срез через брахиальную ось спиролафного лофофора (по: Kuzmina et al., 2018, с изменениями); *в* — преимущественная роль внутренних и наружных щупалец в процессе принятия и отторжения частиц. Обозначения: бо — брахиальная ось, бс — брахиальная складка, вщ — внутренние щупальца, лр — латеральные реснички, нщ — наружные щупальца, пж — пищевой желобок, фр — фронтальные реснички. Стрелками обозначено направление тока воды. Голубым цветом обозначена фронтальная ресничная зона, зеленым — латеральная, розовым — абфронтальная, желтым обозначены чувствительные латеро-фронтальные ресничные клетки.

камер происходит захват пищевых частиц. Пойманные частицы переносятся с помощью фронтальных ресничек, бьющих в сторону основания щупалец, и попадают в пищевой желобок. В принятии частиц, главным образом, участвуют наружные щупальца (Gilmour, 1978, 1981; Dhar, 1997). В пищевом желобке частицы окружаются слизью и транспортируются ко рту.

Известно, что брахиоподы способны сортировать частицы, попадающие в лофофор (James et al., 1992). Существует ряд гипотез о том, каким образом происходит отбор пищевых частиц (см. James et al., 1992), однако ни одна из них не является общепринятой. В данной работе мы принимаем, что именно размер частиц является определяющим фактором селективности при фильтрации, как это отмечается в ряде работ (Atkins, 1958; Westbroek et al., 1980; Thayer, 1986; Kuzmina, Malakhov, 2007). Однако у брахиопод отсутствует сито из жестких латеро-фронтальных ресничек, которые не пропускают в выходящий поток частицы определенного размера, как это описано у форонид и мшанок (Strathmann, 1973). Вероятно, у брахиопод механизм захвата пищевых частиц связан с локальной реверсией (изменения направления биения ресничек на противоположное) латеральных ресничек по краям фронтального желобка наружных щупалец в ответ на раздражение ресничек латерофронтальных чувствительных клеток (Strathmann, 1973). Локальное реверсирование

биения латеральных ресничек позволяет частице переместиться на фронтальный желобок наружных щупалец для дальнейшего транспорта к пищевому желобку (рис. 8, *в*).

Избыток крупных частиц в мантийной полости стимулирует механизмы очищения лофофора. Крупные частицы не проходят в выводную камеру и остаются на фронтальной стороне щупалец. В процессе очистки лофофора происходит реверсия биения фронтальных ресничек щупалец, которые транспортируют ненужные частицы к своим кончикам и переносят их в выводную камеру (рис. 8, *в*). По некоторым данным, при фильтрации происходит разделение функций внутренних и наружных щупалец: наружные участвуют в захвате пищевых частиц, а внутренние — в удалении ненужных частиц (Gilmour, 1978; Dhar, 1997). Однако при высокой концентрации крупных частиц в процесс очистки включаются и наружные щупальца, фронтальные реснички которых также способны изменять направления биения на противоположное (Atkins, Rudwick, 1962; Rudwick, 1962; Kuzmina, Temereva, 2018). Описаны дополнительные механизмы удаления потенциально несъедобных частиц за счет сгибания щупалец (более подробно см. в: Thayer, 1986). В результате ненужные частицы выбрасываются в выходящий поток. Крупные частицы могут падать на мантию, после чего обволакиваться слизью и формировать псевдо-

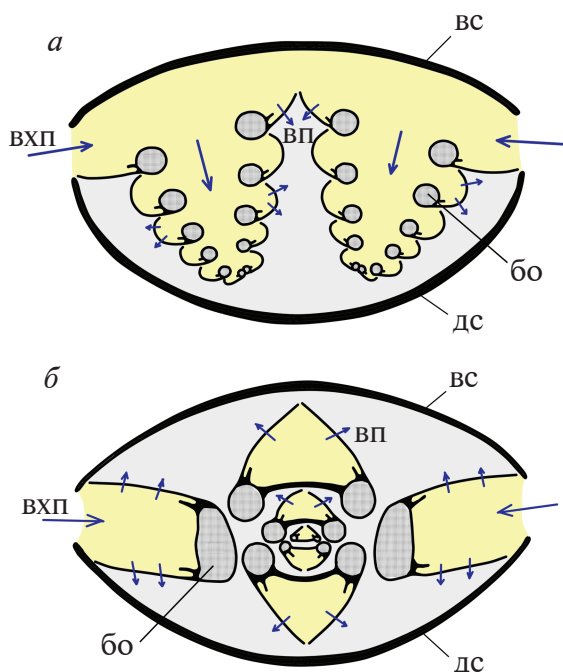


Рис. 9. Организация спиролюфного (а) и плектолюфного (б) лофофоров (поперечный срез через раковину; по: Rudwick, 1970, с изменениями). Обозначения: бо — брахиальная ось лофофора, вп — выходящий поток, вс — вентральная створка, вхп — входящий поток, дс — дорсальная створка; стрелками обозначены направления потоков воды, выводная камера залита серым цветом, вводная — желтым.

фекалии, которые выходят во внешнюю среду за счет резкого схлопывания створок или с помощью мантийных ресничных токов (Chuang, 1956; Atkins, Rudwick, 1962; Rudwick, 1962; Thayer, 1986; Dhar, 1997). При очищении лофофора процесс фильтрации частично или полностью останавливается в зависимости от степени засорения щупальцевого аппарата.

В палеозое эволюция брахиопод сопровождалась удлинением брахиальной оси, за счет чего происходило увеличение площади фильтрующей поверхности (Carlson, 2007). Размещение брахиальной оси в мантийной полости брахиопод в разных группах происходило по разному, поэтому в палеозое сформировались несколько типов лофофора (Carlson, 2016; Kuzmina et al., 2021). Среди современных ринхонеллиформных брахиопод наиболее часто встречаются два типа лофофора — плектолюфный, характерный для большинства теребратулид, и спиролюфный, описанный у ринхонеллид. Оба типа лофофора различаются между собой как морфологией, так и особенностями процесса фильтрации.

Плектолюфный лофофор состоит из двух латеральных и одной медиальной руки, закрученной в спираль (рис. 10). Брахиальная ось (ряд щупалец) тянется с двух сторон ото рта, заходит в левую и правую латеральные руки, в каждой из которых она делает петлю и возвращается ко рту. В околоротовой области две брахиальные оси закручиваются в спираль в сагиттальной плоскости и формируют медиальную руку (Kuzmina, Malakhov, 2007). Таким образом, каждая рука плектолюфного лофофора состоит из двух брахиальных осей. Во время фильтрации щупальца латеральных рук касаются вентральной и дорсальной створок раковины, а в медиальной руке щупальца каждой брахиальной оси прикасаются друг к другу (рис. 10). Входящий поток воды попадает в латеральные руки: часть потока проходит через щупальца и выводится из мантийной полости, другая часть огибает основание латеральных рук и попадает в медиальную. На основе наблюдений механизма фильтрации с использованием эндоскопа (Dhar, 1997) было показано, что латеральные руки плектолюфного лофофора играют основную роль в сортировке и удалении ненужных крупных частиц, тогда как медиальная рука преимущественно участвует в принятии пищевых частиц. Активное участие латеральных рук в очищении лофофора было также показано в экспериментах со вскрытой мантийной полостью (Kuzmina, Temereva, 2018). Это связано с тем, что крупные частицы, попадающие в плектолюф, имеют большую вероятность столкнуться с поверхностью латеральной руки и быть удаленными в выходящий поток,

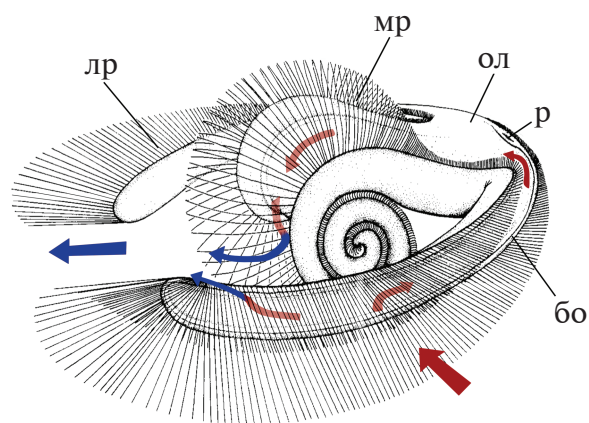


Рис. 10. Направление потоков воды во время фильтрации в плектолюфном лофофоре (по: Williams et al., 1997, с изменениями). Обозначения: бо — брахиальная ось, лр — латеральная рука, мр — медиальная рука, ол — основание лофофора, р — рот; входящий поток показан красными стрелками, выходящий — синими.

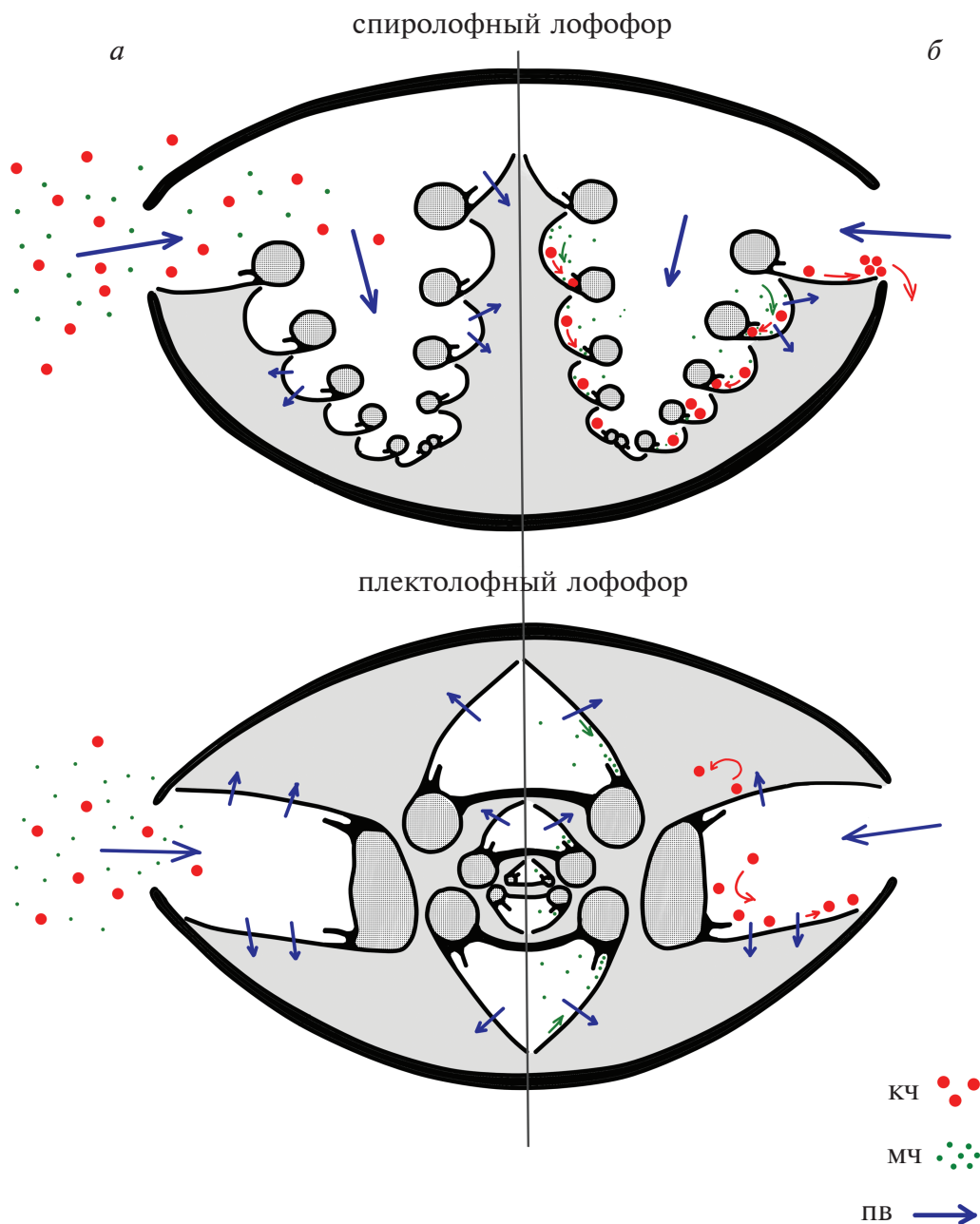


Рис. 11. Схема предполагаемого механизма сортировки частиц в спиролофном и плектолофном типах лофофора (по: Rudwick, 1970, с изменениями): *а* — поступление суспензии частиц разных размеров в мантийную полость, *б* — сортировка частиц. Крупные и мелкие частицы в спиролофном лофофоре попадают во внутренние спирали равновероятно. В плектолофном лофофоре большинство крупных частиц задерживается в латеральных руках. Обозначения: кч — крупные частицы, мч — мелкие частицы, пв — поток воды.

чем миновать их и попасть в медиальную руку (Gilmour, 1978). Кроме того, обнаружено, что около 60% входящей в мантийную полость воды проходит через медиальную спиральную руку, при этом скорость водного потока в медиальной руке ниже, чем в латеральных руках (LaBarbera, 1981). Следовательно, в ней образуются благо-

приятные условия для принятия небольших съедобных частиц (рис. 11). Таким образом, в плектолофном лофофоре латеральные руки удаляют из входящих потоков воды крупные нежелательные частицы, в то время как в медиальную руку поступает очищенная от крупных частиц вода, где происходит захват пищевых частиц. Такое

разделение функций делает механизм фильтрации более эффективным, поскольку при постоянном поступлении воды с высокой концентрацией крупных частиц одновременно может происходить как очищение лофофора, так и принятие пищевых частиц.

Спиролофный лофофор ринхонеллид состоит из двух закрученных в дорсальном направлении спиральных рук, каждая из которых состоит из одной брахиальной оси. Разделение вводной и выводной камер достигается за счет примыкания кончиков щупалец одного оборота спирали к оси предыдущего оборота спирали. При этом щупальца первого оборота выпрямлены и ограничивают вводную камеру за счет прикосновения кончиков щупалец к краю створки раковины и к щупальцам первого оборота спирали соседней руки лофофора (рис. 9, а).

Мы предполагаем, что спиролофный лофофор менее эффективно удаляет ненужные крупные частицы, чем плектолофный лофофор. Это связано с тем, что в спиролофном лофофоре во время фильтрации большая часть щупалец должна находиться в изогнутом состоянии для функционального разделения мантийной полости на вводную и выводную камеры (рис. 11). Для того, чтобы ненужные частицы попадали в выходящий поток, ринхонеллиды должны выпрямить щупальца. При постоянном поступлении высокой концентрации крупных частиц это приведет к смешиванию входящего и выходящего потоков. Поэтому, в отличие от теребратулид с плектолофным лофофором, ринхонеллиды для очищения лофофора вынуждены частично или полностью останавливать процесс фильтрации, что является невыгодным с точки зрения питания. Для того, чтобы не нарушать процесс фильтрации, верхний предел размера принимаемых спиролофным лофофором частиц выше, чем у плектолофного лофофора, что подтверждается данными, полученными при анализе содержимого пищеварительного тракта (см. главу 2).

Кроме того, особенности морфологии щупалец лофофора также играют роль в процессе фильтрации. Используя фотографии гистологических срезов и изображения, полученные с помощью сканирующей электронной микроскопии щупалец ринхонеллиды *Nemithiris psittacea* (см. Temereva, Kuzmina, 2017) и теребратулиды *Coptothyris grayi* (см. Kuzmina, Temereva, 2018), авторы проанализировали ширину и глубину фронтального желобка наружных щупалец (рис. 12). Наружные щупальца спиролофного

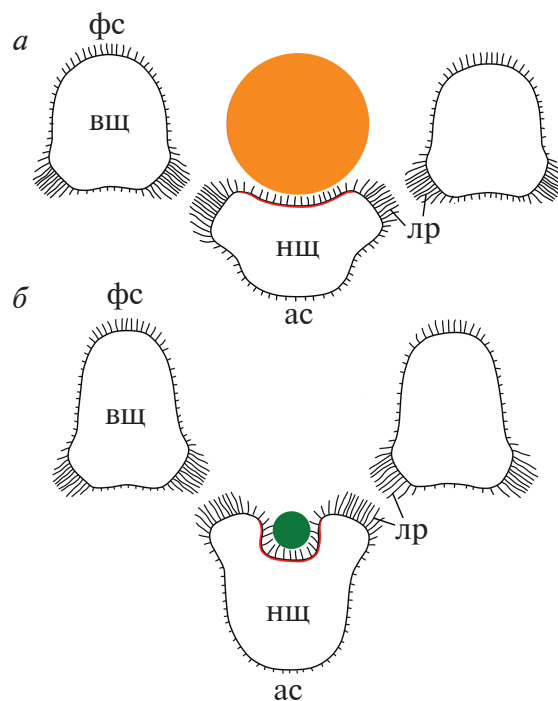


Рис. 12. Поперечный срез через брахиальную ось спиролофного (а) и плектолофного (б) лофофоров (по: Temereva, Kuzmina, 2017; Kuzmina, Temereva, 2018). Внутреннее строение щупалец не отражено. Обозначения: ас — абфронтальная сторона, вщ — внутренние щупальца, лр — латеральные реснички, нщ — наружные щупальца, фс — фронтальная сторона.

лофофора ринхонеллид имеют слабо выраженный фронтальный желобок, тогда как фронтальный желобок щупалец плектолофного лофофора теребратулид четко выражен и имеет ширину и глубину около 20–25 мкм. Желобок сходного строения имеют наружные щупальца теребратулиды *Terebratalia* sp. (см. Reed, Cloney, 1977). Можно предположить, что щупальца спиролофного лофофора с плохо выраженным фронтальным желобком способны принимать частицы, сопоставимые с диаметром наружных щупалец, тогда как в плектолофном лофофоре размер принятых частиц будет соответствовать размеру хорошо выраженного фронтального желобка наружных щупалец. Полученные данные соотносятся с размером органических частиц, обнаруженных в желудке у брахиопод с разными типами лофофора (см. главу 2).

Важно отметить, что начиная с мезозойской эры именно представители отряда *Terebratulida*, многие из которых обитают в фотической зоне, являются самой таксономически разнообразной и широко распространенной группой современных брахиопод, что неоднократно связывали

с морфологией их лофофора (Rudwick, 1970; Lee, 2008). Мы предполагаем, что эволюционный успех теребратулид с плектолофным типом лофофора связан с его возможностью эффективно отфильтровывать потенциально несъедобный крупный панцирный планктон. Примечательно, что именно плектолофный лофофор стал самым распространенным типом лофофора начиная с мезозоя и до настоящего времени (Rudwick, 1970; Carlson, 2016). Одновременно с этим происходит сокращение численности и вымирание таксонов брахиопод со спиролофным типом лофофора.

Поскольку спиролофный лофофор современных ринхонеллид не способен отсортировать крупный планктон, необходимы дополнительные приспособления для его эффективного переваривания и дальнейшего выведения путем антиперистальтики (сокращения стенок пищеварительного тракта для перемещения его содержимого в направлении ко рту).

4. АНАТОМИЯ И ГИСТОЛОГИЯ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ СОВРЕМЕННЫХ БРАХИОПОД

У всех современных брахиопод в состав пищеварительного тракта входят следующие отделы: короткая глотка, пищевод, желудок, куда впадают протоки пищеварительной железы, и пилорический отдел, который также называют средней кишкой (рис. 13). У *Rhynchonelliformea* пилорический отдел слепо замыкается, а у *Linguliformea* и *Craniiformea* за пилорическим отделом расположен задний отдел кишечника. Пищеварительная железа представляет собой систему ветвящихся дивертикулов, замыкающихся ацинусами и способных к периодическому сокращению (Morton, 1960).

Среди современных брахиопод можно выделить четыре типа строения пищеварительного тракта.

1. U-образный кишечник, который расположен в фронтальной плоскости животного и открывается анальным отверстием в мантийную полость справа; описан у лингулиформных брахиопод (рис. 13, з).

2. Прямая кишечная трубка, в которой задний отдел делает короткую петлю и открывается анальным отверстием на задней стороне тела; встречается у кранииформных брахиопод (рис. 13, в).

3. Слепо замкнутая кишечная трубка, в которой задний отдел кишечника полностью редуцирован; описан у представителей отрядов *Terebratulida* и *Thecideida* (рис. 13, б).

4. Слепо замкнутая кишечная трубка со слепым расширением на конце известна у представителей отряда *Rhynchonellida*, обитающих в фотической зоне, таких как *Hemithiris psittacea* (см. Hancock, 1858) и *Notosaria nigricans* (неопубл. данные; рис. 13, а).

Пищеварительная система у представителей трех подтипов брахиопод имеет сходную гистологическую организацию (Chuang, 1959, 1960; Пунин, Филатов, 1980; Пунин, 1981; d'Hondt, 1986). Все отделы пищеварительного тракта имеют мышечную обкладку, которую формируют эпителиально-мышечные клетки целомического эпителия (Пунин, 1991). Эпителий просвета кишечной трубки представлен ресничными и железистыми клетками. Ресничные клетки составляют большую часть эпителия пищеварительного тракта брахиопод, основная роль этих клеток заключается в перемешивании и транспортировке частиц пищи. В эпителии пищеварительной железы есть особые ресничные клетки, характеризующиеся наличием зоны пузырьков и канальцев, заполненных веществом различной электронной плотности, вакуолей и лизосом (рис. 14, б). Эти клетки называются пищеварительными, поскольку они участвуют во внутриклеточном пищеварении. Железистые клетки включают секреторные клетки, участвующие во внеклеточном пищеварении (рис. 14, в), и слизистые клетки, рассеянные по всему эпителию пищеварительного тракта и отсутствующие в эпителии пищеварительной железы.

Особый интерес представляет собой микроскопическая анатомия слепого окончания пилорического отдела ринхонеллид, которое имеет больший диаметр по сравнению с начальной и средней частями пилорического отдела (рис. 14; Hancock, 1858; Пунин, 1991). Эпителий слепого расширения образует складки, в которые заходит базальная мембрана (рис. 14, з). Ультраструктура ресничных клеток этого отдела пищеварительной системы сходна с таковой фагоцитирующих клеток пищеварительной железы: апикальная мембрана клеток образует впячивания, выражена апикальная зона пузырьков и канальцев (Пунин, 1991). В клетках также имеются вакуоли с содержимым разной электронной плотности. Слизистые клетки, так же как и в ацинусах пищеварительной железы, от-

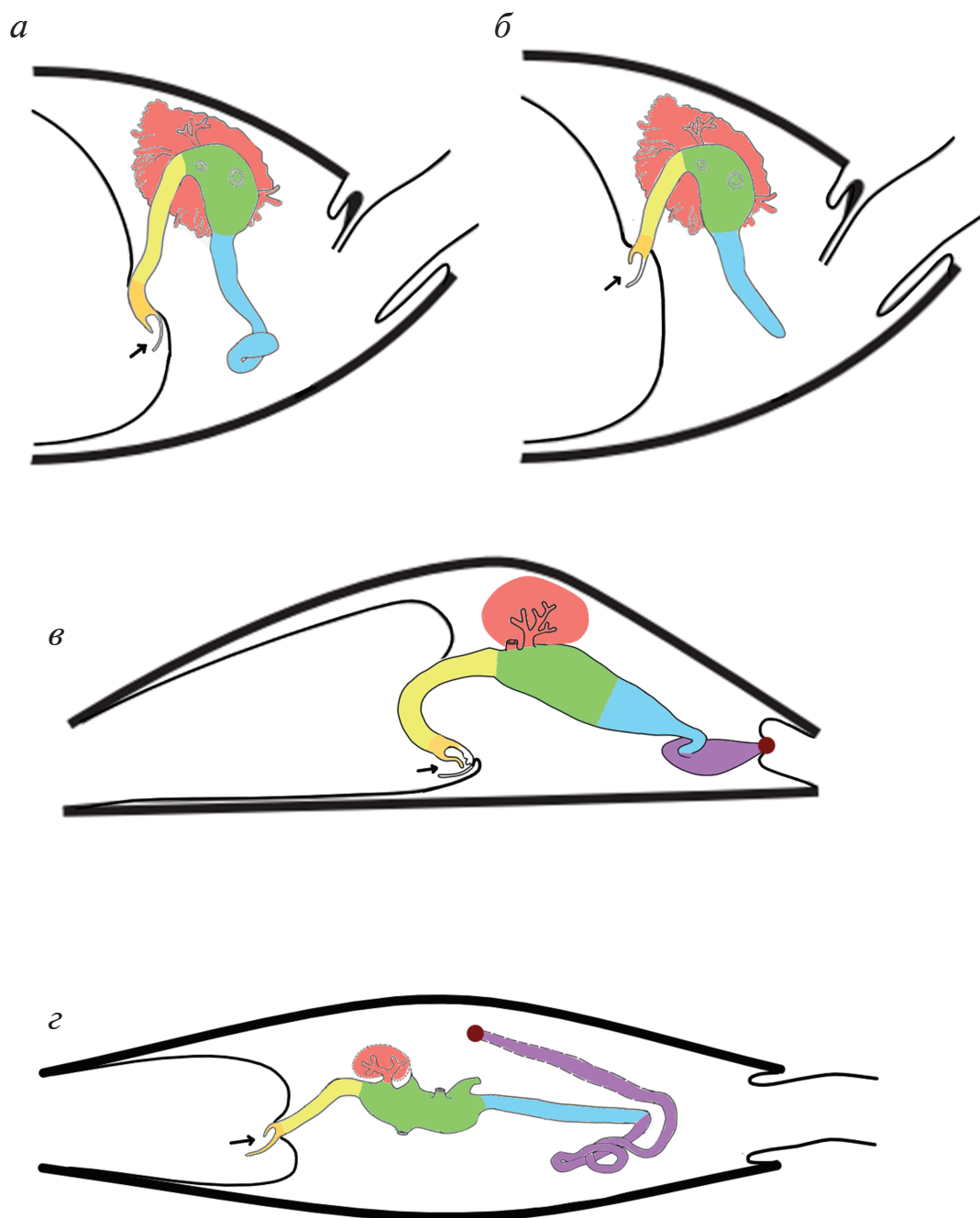


Рис. 13. Морфология пищеварительной системы брахиопод (по: Nielsen, 1991, с изменениями): *а* – *Hemithiris psittacea* (Rhynchonelliformea: Rhynchonellida), слепо замкнутый кишечник с расширением на конце (оригинальная схема); *б* – Rhynchonelliformea: Terebratulida, слепо замкнутый кишечник без расширения (оригинальная схема); *в* – *Novocrania anomala* (Craniiformea), кишечник сквозной и открывается анальным отверстием на задней стороне тела (по: Chuang, 1960); *г* – *Lingula anatina* (Linguliformea), U – образный сквозной кишечник открывается анальным отверстием в мантийную полость справа ото рта (по: Chuang, 1959). Оранжевым цветом обозначены рот и глотка, желтым обозначен пищевод, зеленым – желудок, красным – пищеварительная железа, голубым – пилорический отдел, фиолетовым – задний отдел кишечника. Стрелки указывают на ротовое отверстие, точками обозначено анальное отверстие кишечника.

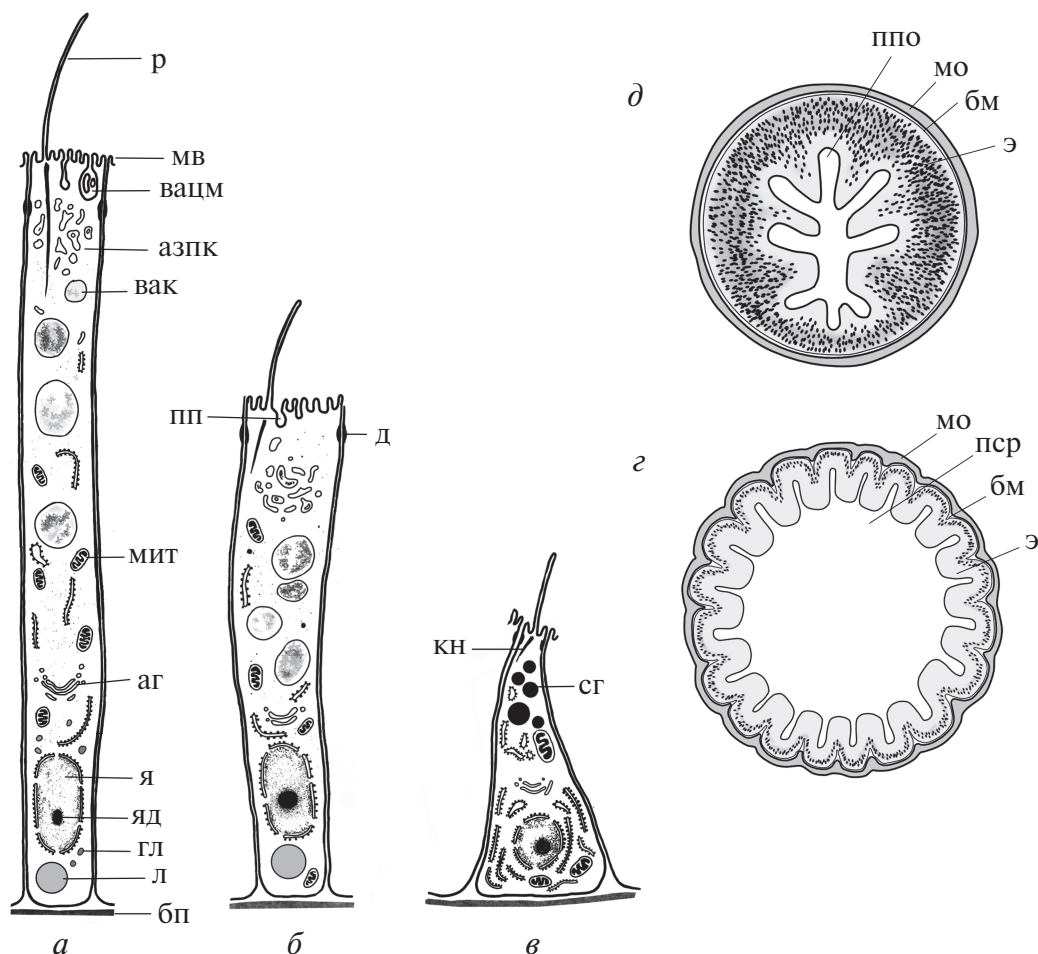


Рис. 14. Особенности микроскопической анатомии кишечной трубки ринхонеллиды *Nemithiris psittacea* (по Пунину, 1981, с изменениями): *а* — ультраструктура клеток слепого расширения пилорического отдела, *б* — ультраструктура пищеварительных клеток пищеварительной железы, *в* — ультраструктура секреторных клеток пищеварительной железы, *г* — поперечный срез через среднюю часть пилорического отдела кишечника, *д* — поперечный срез слепого расширения пилорического отдела. Границы клеток на фиг. *г*, *д* не обозначены. Обозначения: аг — аппарат Гольджи, азпк — апикальная зона пузырьков и канальцев, бм — базальная мембрана, бп — базальная пластинка, вак — вакуоль, вацм — впячивания апикальной цитоплазматической мембраны, гл — гранула липофусцина, д — десмосома, кн — корешковая нить, л — липидное включение, мв — микроворсинки, мит — митохондрия, мо — мышечная обкладка, пп — пиноцитозный пузырек, ппо — просвет пилорического отдела, пср — просвет слепого расширения пилорического отдела, р — ресничка, сг — секреторная гранула, э — эпителий, я — ядро, яд — ядрышко.

сутствуют. Важно отметить, что пилорический отдел теребратулид не образует подобного расширения, истончаясь дистально (рис. 13, *б*).

5. ОСОБЕННОСТИ ФИЗИОЛОГИИ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ

Данные по микроскопической анатомии показывают, что для брахиопод характерно как внутриклеточное пищеварение, которое преимущественно происходит в клетках пищеварительной железы, так и внеклеточное (полостное) пищеварение, которое имеет место во всех отделах пищеварительной системы. Полостное пищева-

рение подтверждается данными биохимических исследований, которые показали содержание амилазы, расщепляющей крахмал, в полостях всех отделов кишечника *Lingula anatina* Lamarck, 1801 (см. Chuang, 1959), а также содержание протеазы, расщепляющей белки, в эпителии желудка и пилорического отдела *Terebratulina retusa* (L., 1758) (см. d'Hondt, Boucaud-Camou, 1982). В эпителии пищеварительного тракта также обнаруживаются целлюлаза и хитиназа (Elyakova, 1972), что важно для первых этапов переваривания пищи.

В клетках эпителия пищеварительной железы обнаруживаются все основные группы пи-

щеварительных ферментов (липазы, протеазы, углеводолитические ферменты) и наблюдаются фагоцитозная и пиноцитозная активность ресничных клеток, что говорит о внутриклеточном пищеварении, характерном только для этого отдела (Storch, Welsch, 1975).

Процесс пищеварения брахиопод начинается с попадания пищевых частиц в пищевой желобок в лофофоре, в котором они обволакиваются слизью и формируют пищевые комки. Частицы, попавшие в глотку, окруженные слизью, транспортируются ресничными токами в пищевод и желудок, где проходят начальные этапы полостного переваривания. Пищеварительная железа, дивертикулы которой способны периодически сокращаться (Morton, 1960), затягивает пищу внутрь для дальнейшего внутриклеточного переваривания. Этот процесс может происходить неоднократно. Задний отдел кишечника лингулиформных и кранииформных брахиопод формирует фекальные массы, которые выводятся через анус. У ринхонеллиформных брахиопод непереваренные остатки перемещаются ресничными токами к передней части желудка, где превращаются в фекальные гранулы и выводятся за счет антиперистальтических сокращений стенок пищевода и глотки (Morton, 1960; Storch, Welsch, 1975). Содержание большой концентрации крупных неорганических панцирей в пищеварительной системе может привести к засорению кишечника и нарушению процесса пищеварения.

Особенности тонкого строения слепо замкнутого расширения пилорического отдела *N. psittacea* говорит о его дополнительной функциональной нагрузке. Ультраструктура клеток, аналогичная ультраструктуре клеток пищеварительной железы, наличие лизосом и вакуолей с различным по плотности содержимым (рис. 14, а), а также множественные картины пиноцитоза позволили предположить, что в слепом расширении пилорического отдела, так же как и в пищеварительной железе, происходит внутриклеточное пищеварение (Пунин, 1991). Данное предположение подтверждается наличием липофусциновых гранул, которые являются неутрализованными продуктами пищеварения и метаболизма (рис. 14, а; Пунин, 1991).

Кроме того, большое количество складок эпителия, в которые заходит базальная мембрана, а также его мышечная обкладка (рис. 14, г; Пунин, 1991) говорят о вероятной способности этого отдела к сокращению. Мы предполагаем,

что сокращение стенок слепого расширения пилорического отдела современных ринхонеллид приводит к измельчению крупных панцирей. Это, в свою очередь, облегчает их перемещение в обратном направлении, формирование фекалий и дальнейшее выделение. При этом питательное содержимое разломанных клеток подвергается внутриклеточному пищеварению. Таким образом, ринхонеллиды, обитающие в фотической зоне, по-видимому, используют слепое расширение для измельчения и переваривания панцирного планктона. Важно отметить, что в литературе отсутствуют данные о наличии или отсутствии слепого расширения у глубоководных ринхонеллид.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Брахиоподы мезозойской эры, которая характеризуется изменением экологических условий в океане, столкнулись с ранее неизвестным толстостенным панцирным фитопланктоном. Это изменение не повлияло на брахиопод со сквозным пищеварительным трактом, т.к. избыток непереваживаемых панцирей свободно выводился через задний отдел кишечника. Большинство ринхонеллиформных брахиопод, чувствительных к большому количеству непереваживаемых остатков из-за слепо замкнутого кишечника, не смогли приспособиться к новому составу пищи и не восстановили свое разнообразие в постпалеозойское время (Zezina, 2008).

Мы предлагаем следующую гипотезу эволюции ринхонеллиформных брахиопод после пермо-триасового вымирания (рис. 15). Часть отрядов ринхонеллиформных брахиопод со слепо замкнутым кишечником, столкнувшиеся с новым панцирным фитопланктоном в мезозое, вымерли, некоторые представители стали либо жить на глубине ниже фотической зоны, как большинство современных ринхонеллид, либо приспособились к новому типу пищи. Так, некоторые виды ринхонеллид, такие как *N. psittacea* и *N. nigricans*, обитающие в фотической зоне, вероятно, используют слепое расширение пилорического отдела кишечника для уменьшения объема непереваженных остатков. В то же время теребратулиды с плектолофным лофофором получили преимущество перед другими брахиоподами за счет высокой эффективности фильтрационного аппарата, который способен отсортировать крупный панцирный планктон.

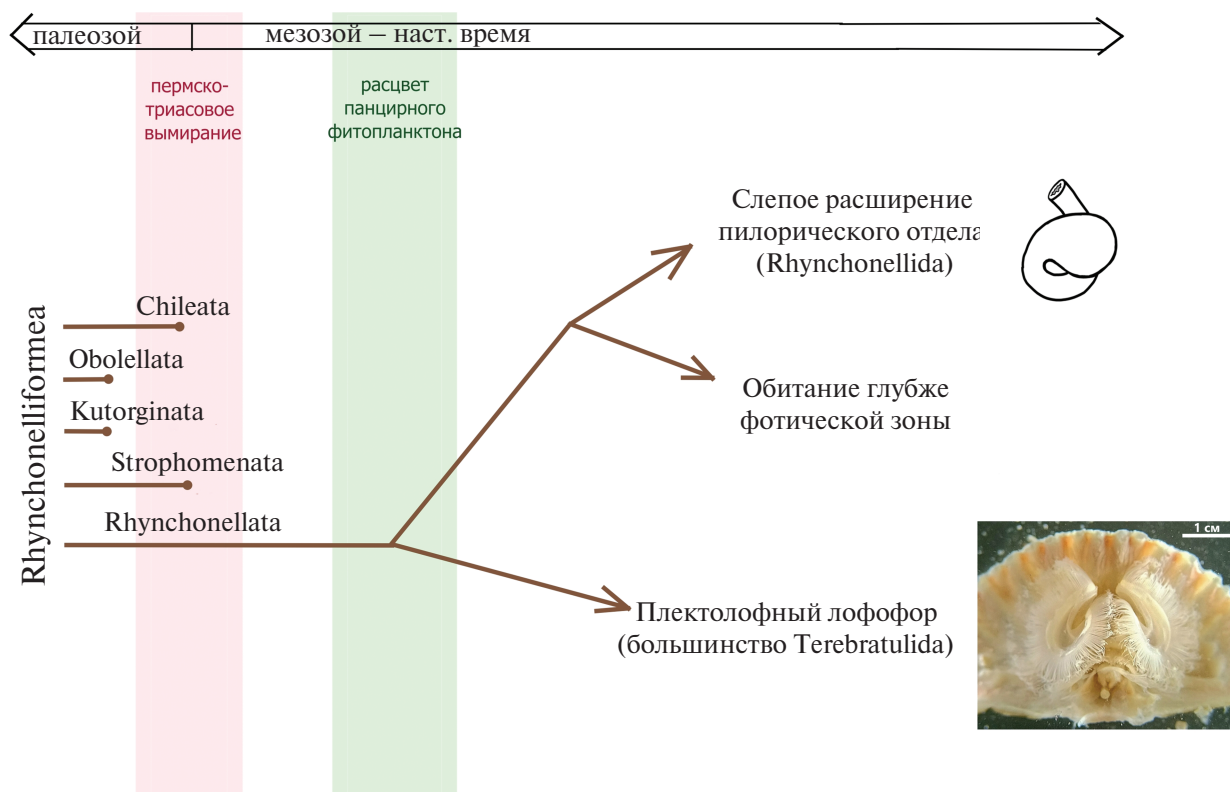


Рис. 15. Гипотеза эволюции ринхонеллиформных брахиопод.

В настоящее время большинство брахиопод со спиролофным лофофором обитают либо на нижней границе фотической зоны, либо вне ее, тогда как теребратулиды широко представлены на различных глубинах, являясь самой многочисленной группой среди современных брахиопод (Carlson, 2016).

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование выполнено при финансовой поддержке гранта Российского научного фонда № 23-14-00020.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликтов интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Афанасьева Г.А., Невеская Л.А. Анализ причин различных последствий кризисных ситуаций на примере замковых брахиопод и бивальвий // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 1. М.: Недра, 1994. С. 101–108.
- Кузьмина Т.В., Георгиев А.А. Особенности питания брахиоподы *Hemithiris psittacea* (Rhynchonelliformea: Rhynchonellida) // Сб. материалов Всеросс. науч.

конф. с междунар. участием, посвященной 85-летию Беломорской биостанции им. Н.А. Перцова Биол. фак-та МГУ им. М.В. Ломоносова. М.: Тов-во науч. изданий КМК, 2023. С. 106–107.

Невеская Л.А. Этапы развития бентоса фанерозойских морей. Палеозой. М.: Наука, 1998. 503 с.

Пунин М.Ю. Исследование организации эпителия пищеварительного тракта замковой брахиоподы *Hemithyris psittacea*. II. Электронно-микроскопический анализ // Цитология. 1981. Т. 23. № 10. С. 1109–1115.

Пунин М.Ю. Гистологическая организация кишечных эпителиев приапулид, брахиопод, двустворчатых моллюсков и полихет. СПб.: Наука, 1991. 248 с.

Пунин М.Ю., Филатов М.В. Организация железы замковой брахиоподы *Hemithyris psittacea* // Цитология. 1980. Т. 22. № 3. С. 277–286.

Atkins D. A new species and genus of Kraussinidae (Brachiopoda) with a note on feeding // Proc. Zool. Soc. London. 1958. V. 131. № 4. P. 559–581.

Atkins D., Rudwick M.J.S. The lophophore and ciliary feeding mechanisms of the brachiopod *Crania anomala* (Müller) // J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 1962. V. 42. № 3. P. 469–480.

Bramlette M.N. Mass extinctions of Mesozoic biota // Science. 1965. V. 150. № 3701. P. 1240–1240.

Carlson S.J. The evolution of Brachiopoda // Ann. Rev. Earth and Planetary Sci. 2016. V. 44. P. 409–438.

- Chuang S.H.* The ciliary feeding mechanisms of *Lingula unguis* (L.) (Brachiopoda) // *Proc. Zool. Soc. London*. 1956. V. 127. № 2. P. 167–189.
- Chuang S.H.* The structure and function of the alimentary canal in *Lingula unguis* (L.) (Brachiopoda) // *Proc. Zool. Soc. London*. 1959. V. 132. № 2. P. 283–311.
- Chuang S.H.* An anatomical, histological, and histochemical study of the gut of the brachiopod, *Crania anomala* // *J. of Cell Science*. 1960. V. 3. № 53. P. 9–18.
- Clarkson E.N.K.* *Invertebrate Paleontology and Evolution*. L.: George Allen & Unwin, 1979. 323 p.
- Curry G.B., Brunton C.H.C.* Stratigraphic distribution of brachiopods // *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Part H. Brachiopoda (revised). Vol. 6: Suppl. / Ed. Kaesler R.L. Boulder, Lawrence: Geol. Soc. America; Univ. Kansas Press, 2007. P. 2901–2965.
- Dhar S.R., Logan A., Macdonald B.A., Ward J.A.* Endoscopic investigations of feeding structures and mechanisms in two plectolophous brachiopods // *Invertebr. Biol.* 1997. V. 116. № 2. P. 142–150.
- D'Hondt J.L.* Etude de l'intestin et de la glande digestive de *Terebratulina retusa* (L.) (Brachiopode). IV. Comparaison avec les activités enzymatiques d'autres brachiopodes du même biotope // *Les Brachiopodes Fossiles et Actuels* / Eds. Racheboeuf P.R., Emig C. Brest, 1986. P. 301–306. (Actes du 1er Congrès intern. sur les Brachiopodes, Biostratigr. Paléozoïque. V. 4).
- D'Hondt J.L., Boucaud-Camou E.* Étude l'intestin et de la glande digestive de la *Terebratulina retusa* (L.) (Brachiopode). Ultrastructure et recherche d'activités amylasiques et protéasiques // *Bull. Soc. Zool. France*. 1982. V. 107. № 2. P. 207–216.
- Elyakova L.A.* Distribution of cellulases and chitinases in marine invertebrates // *Compar. Biochemistry and Physiology. Pt B: Compar. Biochemistry*. 1972. V. 43. № 1. P. 67–70.
- Raven J., Falkowski P.G., Katz M.E. et al.* The evolution of modern eukaryotic phytoplankton // *Science*. 2004. V. 305. № 5682. P. 354–360.
- Gilmour T.H.J.* Ciliation and function of the food-collecting and waste-rejecting organs of lophophorates // *Canad. J. Zool.* 1978. V. 56. № 10. P. 2142–2155.
- Gilmour T.H.J.* Food-collecting and waste-rejecting mechanisms in Glottidia pyramidata and the persistence of lingulacean inarticulate brachiopods in the fossil record // *Canad. J. Zool.* 1981. V. 59. № 8. P. 1539–1547.
- Gould S.J., Calloway C.B.* Clams and brachiopods — ships that pass in the night // *Paleobiology*. 1980. V. 6. № 4. P. 383–396.
- Guo Z., Flannery-Sutherland J.T., Benton M.J. et al.* Bayesian analyses indicate bivalves did not drive the downfall of brachiopods following the Permian–Triassic mass extinction // *Nature Commun.* 2023. V. 14. № 1. P. 5566.
- Hammen C.S.* Brachiopod metabolism and enzymes // *Amer. Zool.* 1977. V. 17. № 1. P. 141–147.
- Hancock A.* XXXIV. On the organization of the Brachiopoda // *Phil. Trans. Roy. Soc. London*. 1858. V. 148. P. 791–869.
- Harper D.A.T., Popov L.E., Holmer L.E.* Brachiopods: origin and early history // *Palaeontology*. 2017. V. 60. № 5. P. 609–631.
- James M.A., Ansell A.D., Collins M.J. et al.* Biology of living brachiopods // *Adv. in Mar. Biol.* 1992. V. 28. P. 175–387.
- Kuzmina T.V., Malakhov V.V.* Structure of the brachiopod lophophore // *Paleontol. J.* 2007. V. 41. № 5. P. 520–536.
- Kuzmina T.V., Ratnovskaya A.A., Madison A.A.* Lophophore evolution from the Cambrian to the present // *Paleontol. J.* 2021. V. 55. № 10. P. 1109–1140.
- Kuzmina T.V., Temereva E.N.* Rejection mechanism of plectolophous lophophore of brachiopod *Coptothyris grayi* (Terebratulida, Rhynchonelliformea) // *Moscow Univ. Biol. Sci. Bull.* 2018. V. 73. P. 136–141.
- Kuzmina T.V., Temereva E.N.* Structure of the oral tentacles of early ontogeny stage in brachiopod *Hemithiris psittacea* (Rhynchonelliformea, Rhynchonellida) // *J. Morphol.* 2024. V. 285. № 4. P. e21686.
- LaBarbera M.* Water flow patterns in and around three species of articulate brachiopods // *J. Experim. Mar. Biol. Ecol.* 1981. V. 55. № 2–3. P. 185–206.
- Lee D.E.* The terebratulides: the supreme brachiopod survivors // *Brachiopoda: Fossil and Recent* / Eds. Harper D.A.T., Long S.L., Nielsen C. Wiley, 2008. P. 241–249 (Fossils and Strata. V. 54).
- Liow L.H., Reitan T., Harnik P.G.* Ecological interactions on macroevolutionary time scales: clams and brachiopods are more than ships that pass in the night // *Ecology Letters*. 2015. V. 18. № 10. P. 1030–1039.
- McCammon H.M.* The food of articulate brachiopods // *J. Paleontol.* 1969. V. 43. P. 976–985.
- McCammon H.M.* Physiology of the brachiopod digestive system // *Ser. in Geol., Notes for Short Course*. 1981. V. 5. P. 170–189.
- Morton J.E.* The functions of the gut in ciliary feeders // *Biol. Rev.* 1960. V. 35. № 1. P. 92–139.
- Nielsen C.* The development of the brachiopod *Crania* (Neocrania) *anomala* (OF Müller) and its phylogenetic significance // *Acta Zool.* 1991. V. 72. № 1. P. 7–28.
- Popov L.Ye., Holmer L.E.* Trimerellida and Chileata // *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Part H, Brachiopoda (Revised). Vol. 2: Linguliformea, Craniiformea, and Rhynchonelliformea (part) / Ed. Kaesler R.L. Boulder, Lawrence: Geol. Soc. America; Univ. Kansas Press, 2000a. P. 184–200.
- Popov L.Ye., Holmer L.E.* Class Obolellata // *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Part H, Brachiopoda (Revised). Vol. 2: Linguliformea, Craniiformea, and Rhynchonelliformea (part) / Ed. Kaesler R.L. Boulder, Lawrence: Geol. Soc. America; Univ. Kansas Press, 2000b. P. 200–207.
- Popov L.Ye., Williams A.* Kutorginata // *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Part H, Brachiopoda

- (Revised). Vol. 2: Linguliformea, Craniiformea, and Rhynchonelliformea (part) / Ed. Kaesler R.L. Boulder, Lawrence: Geol. Soc. America; Univ. Kansas Press, 2000. P. 208–215.
- Reed C.G., Cloney R.A. Brachiopod tentacles: ultrastructure and functional significance of the connective tissue and myoepithelial cells in Terebratalia // Cell and Tissue Res. 1977. V. 185. P. 17–42.
- Rowell A.J., Caruso N.E. The evolutionary significance of Nisusia sulcata, an early articulate brachiopod // J. Paleontol. 1985. V. 59. P. 1227–1242.
- Rudwick M.J.S. Filter-feeding mechanisms in some brachiopods from New Zealand // Zool. J. Linn. Soc. 1962. V. 44. № 300. P. 592–615.
- Rudwick M.J.S. Living and Fossil Brachiopods. L.: Hutchinson & Co., 1970. 199 p.
- Shi G.R., Shen S. Asian-western Pacific Permian Brachiopoda in space and time: biogeography and extinction patterns // Devel. in Palaeontol. and Stratigr. 2000. V. 18. P. 327–352.
- Shu-Zhong S., Shi G.R. Paleobiogeographical extinction patterns of Permian brachiopods in the Asian-western Pacific region // Paleobiology. 2002. V. 28. № 4. P. 449–463.
- Steele-Petrović H.M. The physiological differences between articulate brachiopods and filter-feeding bivalves as a factor in the evolution of marine level-bottom communities // Palaeontology. 1979. V. 22. Pt 1. P. 101–134.
- Storch V., Welsch U. Elektronenmikroskopische und enzymhistochemische Untersuchungen über die Mitteldarmdrüse von Lingula unguis L. (Brachiopoda) // Zool. Jb., Abt. für Anat. und Ontogenie der Tiere. 1975. V. 94. S. 441–452.
- Strathmann R. Function of lateral cilia in suspension feeding of lophophorates (Brachiopoda, Phoronida, Ectoprocta) // Mar. Biol. 1973. V. 23. № 2. P. 129–136.
- Tappan H. Primary production, isotopes, extinctions and the atmosphere // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 1968. V. 4. № 3. P. 187–210.
- Tappan H., Loeblich Jr A.R. Evolution of the oceanic plankton // Earth-Sci. Rev. 1973. V. 9. № 3. P. 207–240.
- Temereva E.N., Kuzmina T.V. The first data on the innervation of the lophophore in the rhynchonelliform brachiopod Hemithiris psittacea: what is the ground pattern of the lophophore in lophophorates? // BMC Evol. Biol. 2017. V. 17. P. 1–19.
- Thayer C.W. Are brachiopods better than bivalves? Mechanisms of turbidity tolerance and their interaction with feeding in articulates // Paleobiology. 1986. V. 12. № 2. P. 161–174.
- Vargas C. de, Audic S., Henry N. et al. Ocean plankton. Eukaryotic plankton diversity in the sunlit ocean // Science. 2015. V. 348. № 6237. P. 1261605.
- Westbroek P., Yanagida J., Isa Y. Functional morphology of brachiopod and coral skeletal structures supporting ciliated epithelia // Paleobiology. 1980. V. 6. № 3. P. 313–330.
- Williams A., Carlson S.J. Affinities of brachiopods and trends in their evolution // Treatise on Invertebrate Paleontology. Part H, Brachiopoda (Revised). Vol. 6: Supplement. Lawrence: Univ. Kansas Press, 2007. P. 2822–2900.
- Williams A., Carlson S.J., Brunton C.H.C. et al. A supra-ordinal classification of the Brachiopoda // Phil. Trans. Roy. Soc. London. Ser. B: Biol. Sci. 1996. V. 351. № 1344. P. 1171–1193.
- Williams A., James M.A., Emig C.C. et al. Anatomy // Treatise on Invertebrate Paleontology. Part H, Brachiopoda (Revised). Vol. 1: Introduction. Lawrence: Univ. Kansas Press, 1997. P. 7–151.
- Zezina O.N. Biogeography of the recent brachiopods // Paleontol. J. 2008. V. 42. № 8. P. 830–858.
- Zhang Z., Han J., Zhang X. et al. Soft-tissue preservation in the Lower Cambrian linguloid brachiopod from South China // Acta Palaeontol. Pol. 2004. V. 49. № 2. P. 259–266.
- Zhang Z., Han J., Zhang X. et al. Note on the gut preserved in the Lower Cambrian Lingulellotreta (Lingulata, Brachiopoda) from southern China // Acta Zool. 2007a. V. 88. № 1. P. 65–70.
- Zhang Z., Holmer L.E., Skovsted C.B. et al. A sclerite-bearing stem group entoproct from the early Cambrian and its implications // Sci. Rep. 2013. V. 3. № 1. P. 1066.
- Zhang Z.F., Li G.X., Holmer L.E. et al. An early Cambrian agglutinated tubular lophophorate with brachiopod characters // Sci. Rep. 2014. V. 4. № 1. P. 4682.
- Zhang Z., Shu D., Han J. et al. A gregarious lingulid brachiopod Longtancunella chengjiangensis from the Lower Cambrian, South China // Lethaia. 2007b. V. 40. № 1. P. 11–18.
- Zhang Z., Shu D., Emig C. et al. Rhynchonelliformean brachiopods with soft-tissue preservation from the early Cambrian Chengjiang Lagerstätte of South China // Palaeontology. 2007c. V. 50. Pt 6. P. 1391–1402.

Effect of Posterior Gut Reduction on the Evolution of Rhynchonelliform Brachiopods**A. A. Selischeva¹, T. V. Kuzmina¹***¹Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119991 Russia*

Brachiopods are a group of animals known since the Early Cambrian and thrived in the Paleozoic. After the Permian–Triassic extinction, there was a significant reduction in the taxonomic diversity of brachiopods. According to one hypothesis, in the Mesozoic, brachiopods with blind gut could not reinstate their numbers due to the predominance of shelly plankton. We assume that the terebratulids, the most widespread group of modern brachiopods, were able to adapt to the changed composition of food due to a more efficient filtration mechanism of the plectolophous lophophore. Extant rhynchonellids have a blind–closed bulbus end of digestive tract, which is probably used for crushing and digesting shelly plankton.

Keywords: brachiopods, lophophore, digestive tract, evolution, phytoplankton, extinction