

БИОТА
РОССИЙСКИХ ВОД
ЯПОНСКОГО МОРЯ

3

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
FAR EASTERN BRANCH

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ДАЛЬНЕВОСТОЧНОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

Institute of Marine Biology

Институт биологии моря

БИОТА РОССИЙСКИХ ВОД ЯПОНСКОГО МОРЯ

Главный редактор серии академик В.Л. Касьянов

BIOTA OF THE RUSSIAN WATERS OF THE SEA OF JAPAN

Volume 3

O.N. Zezina, S.N. Temereva

BRACHIOPODA AND PHORONIDA

Edited by
A.V. Adrianov



VLADIVOSTOK
DALNAUKA

2005

БИОТА РОССИЙСКИХ ВОД ЯПОНСКОГО МОРЯ

Том 3

О.Н. Зезина, Е.Н. Темерева

БРАХИОПОДЫ И ФОРОНИДЫ

Под редакцией
члена-корреспондента РАН А. В. Адрианова



ВЛАДИВОСТОК
ДАЛЬНАУКА

2005

Биота российских вод Японского моря. Т. 3

Брахиоподы и форониды / *О.Н. Зезина, Е.Н. Темерева; под ред. А.В. Адрианова.* Владивосток: Дальнаука, 2005. 138 с. (На рус. яз. с. 6–25, 50–76, на англ. яз. с. 26–42, 77–102). ISBN 5-8044-0552-7

Третий том определителя посвящен двум типам беспозвоночных – брахиоподам и форонидам. В книге описано 7 видов брахиопод и 8 видов форонид, обнаруженных в российских водах Японского моря и сопредельных акваториях. Для каждой группы даны краткая морфологическая характеристика, сведения по биологии и определительные таблицы семейств, родов и видов. Для видов приведены синонимия, описания, сведения о распространении и биологии. Для форонид даны описания 6 видов личинок (актинотрох).

Книга предназначена для морских биологов, зоологов, преподавателей и студентов.
Ил. 2, библиограф. 95, фототабл. 18.

Biota of the Russian Waters of the Sea of Japan. Vol. 3

Ed.-in-Chief V.L. Kasyanov

Brachiopoda and Phoronida / *O.N. Zezina, E.N. Temereva; ed. by A.V. Adrianov.* Vladivostok: Dalnauka, 2005. 138 p. (In Russ. p. 6–25, 50–76; in Engl. p. 26–42, 77–102). ISBN 5-8044-0552-7.

The third volume of the Key is dedicated to invertebrate phylums – Brachiopoda and Phoronida. 7 species of brachiopods and 8 species of phoronids from the Russian waters of the Sea of Japan and adjacent waters are treated in the book. Morphological and biological data, keys to families, genera and species for each group are given. Description of the species is supplemented with synonyms, distribution and biological data. Data on 6 species of the phoronid larvae (actinotrochs) are given.

The book is intended for marine biologists, zoologists, lecturers and students.
Pl. 2, bibl. 95, pl. 18.

Редакционная коллегия серии:

В.Л. Касьянов (главный редактор), *А.В. Адрианов* (зам. главного редактора),
Г.В. Коновалова, В.В. Михайлов, С.Е. Поздняков, Б.И. Сиренко,
В.Г. Чавтур, А.В. Чернышев (отв. секретарь)
E-mail: inmarbio@mail.primorye.ru

Редакционная коллегия тома:

А.В. Адрианов (отв. редактор), *В.Л. Касьянов, А.В. Чернышев*

Рецензент *В.В. Малахов*

ОГЛАВЛЕНИЕ

CONTENTS

Предисловие	6
Тип Brachiopoda – Плеченогие (О.Н. Зезина)	8
Общая характеристика	8
Методика определения	12
Систематическая часть	12
Литература	23
Phylum Brachiopoda (O.N. Zezina)	26
General characteristics	26
Methods of identification	29
Systematic part	30
References	39
Таблицы	43
Plates	43
Тип Phoronida – Форониды (Е.Н. Темерева)	50
Общая характеристика	50
Систематическая часть	57
Литература	74
Phylum Phoronida (E.N. Temereva)	77
General characteristics	77
Systematic part	83
References	99
Таблицы	103
Plates	103
Указатель латинских названий	136
Index of latin names	136

ПРЕДИСЛОВИЕ

Третий том сводки «Биота российских вод Японского моря» посвящен двум типам беспозвоночных, Brachiopoda и Phoronida. В определитель включено 15 видов этих групп, обнаруженных в российских водах Японского моря (рис. 1, 2). Брахиоподы (плеченогие) известны, в первую очередь, благодаря разнообразным и многочисленным ископаемым формам, насчитывающим не менее 10 тыс. видов, которые объединяют в 8 классов. Современные брахиоподы хотя и представлены чуть более 300 видами из двух классов, тем не менее играют важную роль в донных сообществах Мирового океана. Так, в Японском море на глубинах материкового склона брахиопода *Laqueus vancouveriensis* образует скопления до 3 тыс. экз./м². Раздел по брахиоподам для настоящего тома написан д.б.н. Ольгой Николаевной Зезиной (Институт океанологии им. П.П. Ширшова, Москва), крупнейшим в мире специалистом по современным плеченогим. Благодаря её работам фауна брахиопод морей России изучена довольно хорошо. К сожалению, единственный определитель по брахиоподам морей России (Зезина, 1997) вышел очень маленьким тиражом и остался неизвестным широкому кругу дальневосточных гидробиологов, поэтому публикация регионального определителя является важным событием.

Форониды – один из самых небольших по числу представителей тип Metazoa, насчитывающий всего 12 видов. Детальные исследования форонид в нашей стране ведутся к.б.н. Еленой Николаевной Темеревой (Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова), описавшей два новых для науки вида. Настоящий определитель – первая отечественная сводка по форонидам. В ней не только обобщены сведения по морфологии взрослых форм, но и даны описания личинок форонид, которые в летнее время довольно обычны в планктоне зал. Петра Великого.

Учитывая важность настоящего определителя для исследователей Японии, Кореи, Китая и других стран, оба раздела публикуются на двух языках, русском и английском. Издание всех последующих томов «Биоты...» также планируется как двуязычное (перевод на английский язык первого тома предполагается).

Редактирование настоящего тома было выполнено А.В. Адриановым, В.Л. Касьяновым и А.В. Чернышевым. Перевод на английский язык раздела по брахиоподам выполнен автором, а по форонидам – Е.А. Коган (ИБМ ДВО РАН). В редактировании англоязычной части принимали участие Н.В. Мирошникова, И.И. Пущин (ИБМ) и Е.А. Пономаренко (ДВГУ). Над созданием оригинал-макета работал Е.С. Мороз. Техническая подготовка рукописи и её издание поддержаны Дальневосточным отделением Российской академии наук (грант № 04-1-П12-042, программа фундаментальных исследований Президиума РАН «Биоразнообразие»).

Редколлегия

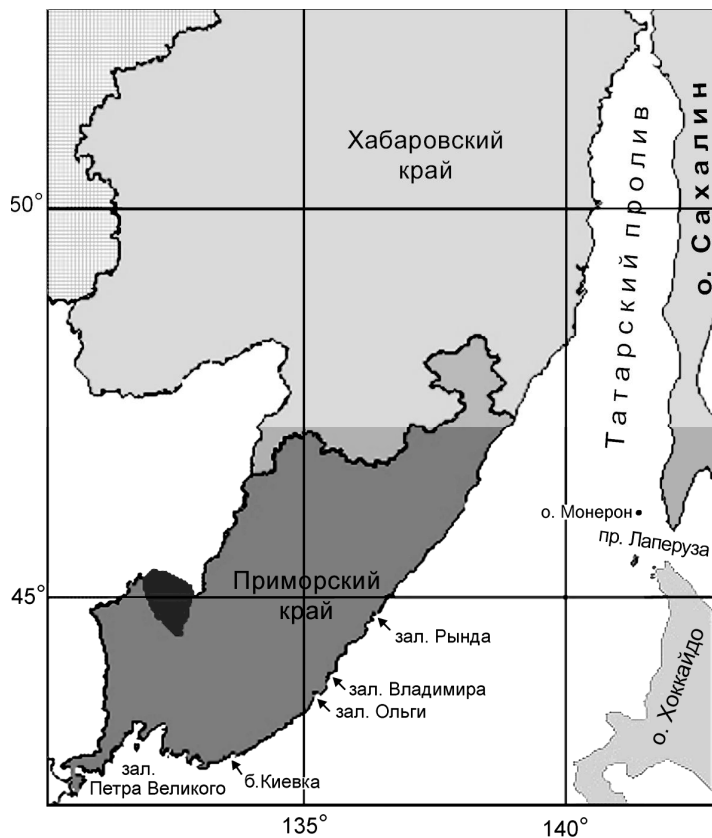


Рис. 1. Карта-схема северной части Японского моря

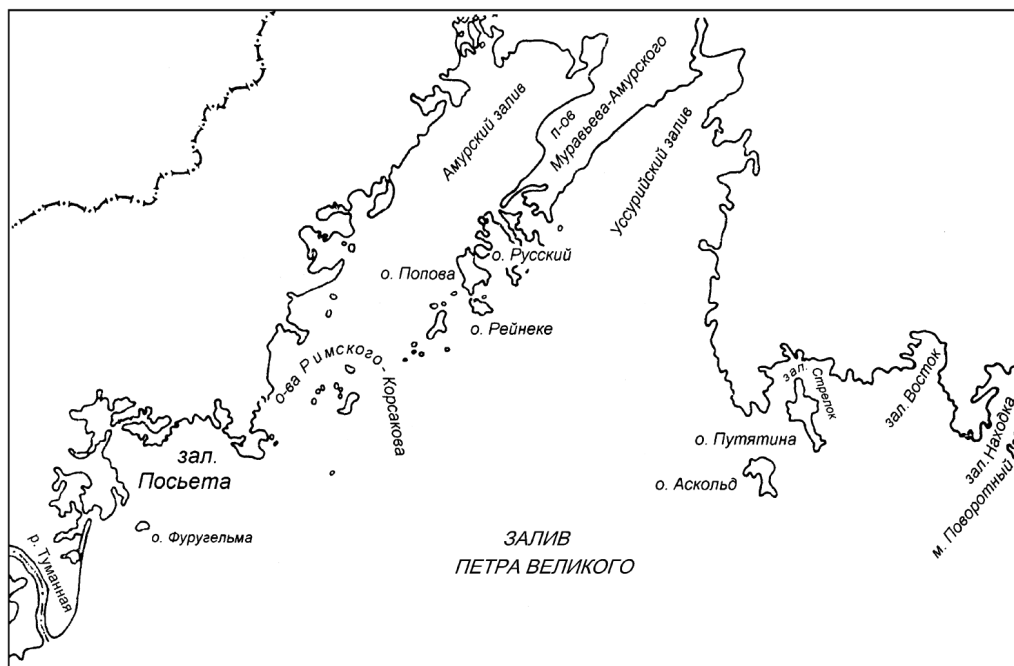


Рис. 2. Карта-схема зал. Петра Великого

ТИП BRACHIOPODA – ПЛЕЧЕНОГИЕ

О.Н. Зезина

Общая характеристика

Брахиоподы – одиночные морские двустворчатые целомические беспозвоночные животные, симметричные относительно медиальной плоскости, перпендикулярной к плоскости смыкания створок; раковина хитиново-фосфатная или известковая, прикрепляется мускулистым стебельком (ножкой) или вторично цементируется к субстрату; pedalная и брахиальная створки раковины выстланы внутри мантийными выростами стенки тела; эпистом, представленный брахиальной складкой впереди рта (лофофором), снабжен нитевидными щупальцами и расположен между лопастями мантии; одна или две пары метанефридиев выполняют также роль целомодуктов; животные раздельнополые.

Эту краткую характеристику типа, принятую и зоологами, и палеонтологами, можно дополнить следующими подробностями.

В связи с тем что систематика брахиопод разработана преимущественно на палеонтологическом материале, основными признаками для определения семейств, родов и видов служат различия в строении раковины и брахиального скелета (так называемой петли), поддерживающего дыхательный и одновременно ловчий (осаждающий взвесь) аппарат – лофофор. Среди этих особенностей следует выделить отсутствие или наличие тонких каналов, перпендикулярных к поверхности раковины, или их выходов (так называемых пор). Этот признак хорошо просматривается на прозрачных раковинах молодых особей. У взрослых же поры видны или на сломе раковины, или на ее внутренней поверхности вблизи краев, не выстланных гомогенным слоем раковинного вещества, характерного для полей прикрепления мускулов и гонад.

В отличие от двустворчатых моллюсков, имеющих правую и левую створки, у брахиопод створки раковины называют pedalной (брюшной) и брахиальной (спинной). На основании вновь полученных данных об эмбриональном развитии было выдвинуто предположение, что обе створки раковины у брахиопод по своему происхождению принадлежат спинной стороне (Nielsen, 1991; Малахов, 1995). Поэтому «брахиальная» и «pedальная» – наиболее верные названия для створок брахиопод. Pedальная створка имеет отверстие (форамен), через которое наружу выходит стебелек (ножка). Внутри раковины стебелек прикреплен мускулом к поверхности pedalной створки. В брахиальной створке располагается лофофор и поддерживающие его скелетные структуры.

Замок, обеспечивающий прочное соединение брахиальной и pedalной створок (даже у погибших и фоссилизированных особей), характери-

зается наличием или отсутствием кардинального (замочного) отростка, который расположен по средней линии раковины на заднем его крае, а также набором замочных пластин, соединяющих основания круп со срединной септой и краями зубных ямок. Два симметричных зуба педальной створки так прочно охвачены стенками зубных ямок брахиальной створки, что отделить одну створку от другой можно, только сломав замок.

Основания брахиального скелета (круры) могут быть единственной опорой лофофора (как у представителей отряда *Rhynchonellida*) либо, разрастаясь в сторону переднего края раковины, могут образовывать петлю, соединенную спереди поперечной перекладиной (как у представителей отряда *Terebratulida*). У некоторых теребратулидных форм внутренние отростки круп, направленные навстречу друг другу, соединяются, срастаются между собой и вместе с крурами и поперечной перекладиной образуют замкнутое кольцо (как, например, у представителей рода *Terebratulina*). Длиннопетельные брахиальные скелеты (в семействах *Laqueidae*, *Tythothyrididae*, *Terebrataliidae*) формируются на вершине срединной септы, и соединение их с крурами с помощью нисходящих ветвей происходит лишь на поздних стадиях онтогенеза. У продвинутых форм столь сложно образованный скелет по мере роста и развития особи постепенно теряет связь со срединной септой (соединительные перекладины редуцируются, рассасываются) и образует свободную очень длинную петлю (как у *Coptothyris adamsi*). Набор родов в семействах длинопетельных теребратулид обычно составляет более или менее полный ряд как будто заторможенных стадий онтогенеза, который четко прослеживается по уровню развития брахиального скелета. В Японском море фрагмент такого ряда в семействе *Terebrataliidae* составляют два рода: *Terebratalia* и *Coptothyris*. В Беринговом и Охотском морях семейство *Tythothyrididae* представлено регрессивным рядом (Зезина, 1979) из трех родов: *Diestothyris*–*Tythothyris*–*Simplicithyris*. Лофофор имеет однотипное строение при различающемся брахиальном скелете. В частности, у короткопетельных *Terebratulina* и длинопетельных родов *Laqueus*, *Diestothyris*, *Terebratalia*, *Coptothyris* трехлопастный сложно устроенный лофофор (с двумя боковыми симметричными петлеобразными лопастями и срединной спиральной) различим только по морфологии брахиального скелета и наличию или отсутствию звездчатых карбонатных спикул в мягких тканях.

У питающейся особи нитчатые щупальца лофофора, опушенные ресничками по бокам и со стороны входящего потока воды, образуют подвижную стенку, которая, прогоняя воду из входной части мантийной полости в выходную ее часть, осаждают пищевые частицы (преимущественно хлопьевидные продукты распада планктона, бактерии и коагулированные коллоидные частицы) и направляют их в пищевую канавку, ведущую к ротовому отверстию. Жесткие или слишком крупные частицы вы-

зывают реакцию отторжения: одно или несколько щупалец, сгибаясь, пропускают нежелательные частицы через фильтрующую стенку в выходную часть мантийной полости. При чрезмерной концентрации таких нежелательных частиц (в том числе при обилии неорганической взвеси или грубого планктона) створки захлопываются, и особь перестает питаться. Особенностью замковых брахиопод является редуцированный задний отдел кишки и отсутствие анального отверстия. Неусвоенная часть пищи уплотняется в передней части пищеварительного тракта и выбрасывается через рот в моменты схлопывания раковины. Так же удаляются из мантийной полости и половые продукты. Нерест брахиопод подробно изучен только для *Hemithyris psittacea* в Белом море, а вынашивание эмбрионов и личинок в мантийной полости самок известно для некоторых средиземноморских и антарктических видов, а также для высокобореальных канцеллотиридных *Cnismatocentrum parvum* из северной части Охотского моря (Малахов, 1976). Предполагается, что созревание гонад и нерест происходят весной и осенью. Личинки замковых брахиопод не питаются и быстро оседают вблизи родительских особей, иногда непосредственно на поверхность раковин старших особей, образуя друзы, которые могут состоять из представителей разных видов. Нахождение личинок замковых брахиопод в планктоне – большая редкость.

Плеченогие (брахиоподы) иногда рассматриваются в качестве таксона более высокого ранга, чем тип (Беклемишев В.Н., 1964; Beklemishev, 1969; Беклемишев К.В., 1979), в частности в ранге подраздела (Subdivisio Brachiopoda) двусторонне симметричных животных (Bilateria) наряду с подразделом вторичноротых (Deuterostomia).

В последнее время единство брахиопод как типа ставится под сомнение (Старобогатов, 2000а, б), и беззамковые лингулоформные брахиоподы с хитиново-фосфатной раковинной рассматриваются в ранге группы Pleurogugia в составе типа Tentaculata или Podaxonia вместе с форонидами и мшанками. Здесь, однако, беззамковые брахиоподы не рассматриваются, так как они не найдены в российских водах Японского моря.

Большинство современных зоологов, палеонтологов, эмбриологов и биохимиков-генетиков (Кусакин, Дроздов, 1994; Малахов, 1995; Williams et al., 1996, 1997; Cohen, Gowthrop, 1997; Peck et al., 1997; Cohen et al., 1998a, b; Lueter, 2000; Ruppert et al., 2004) придерживаются мнения о единстве типа Brachiopoda. В соответствии с системой таксонов высокого ранга (Williams et al., 1996), предложенной для предпринятого на рубеже веков нового 7-томного издания «Treatise on Invertebrate Paleontology. Part H. Brachiopoda (revised)», в типе брахиопод выделено три подтипа: Linguliformea, Craniaformea и Rhynchonelliformea.

Из 8 классов ныне живущих (рецентных) и вымерших (фоссильных, или ископаемых) брахиопод (Lingulata, Paterinata, Craniata, Chileata, Obolellata, Kutorginata, Strophomenata, Rhynchonellata) в современной

фауне представлено только три класса – Lingulata, Craniata и Rhynchonellata, а из них в российских водах Японского моря – только один, последний из перечисленных.

Представления о том, что брахиоподы – вообще редкие животные в современной морской фауне, не верны. Двадцать семь семейств, 93 рода и более 300 видов свидетельствуют о том, что разнообразие современных форм велико. Ископаемых таксонов значительно больше, но они распределены по многим временным отрезкам и изучены очень локально. О разнообразии палеотаксонов можно судить по числу специалистов, изучающих эти таксоны. В основном палеонтологи-брахиоподчики – специалисты по палеозойским таксонам. Карбон и пермь – время наибольшего процветания брахиопод. Рецентные формы представляют собой концы разных филогенетических ветвей, берущих начало преимущественно в конце мела и в палеогене. Современные брахиоподы известны от побережий Северного Ледовитого океана до Антарктиды. Наибольшее количество видов современных брахиопод обнаружено в районах тропического (31% всей совокупности современных видов) и северного субтропического (32%) поясов (Зезина, 1976). Ареалы видов современных брахиопод разнообразны по простиранию, но преимущественно столь же велики, как и у других донных беспозвоночных, что опровергает представление об особенно большой эндемичности брахиоподовых фаун, как считалось до 70-х годов XX в. В Северном полушарии известны циркумполярные бо-реально-арктические виды и северотихоокеанские широкобореальные. Ареалы глубоководных видов (самые глубоководные находки известны с глубины 6,8 км для живых особей и 7,6 км для пустых раковин) имеют особенно большую протяженность вдоль меридиана и широко распространены в Южном океане вокруг антарктического континента. Это, как правило, очень эврибатные виды. Большинство современных видов брахиопод по глубине приурочено к наружной кромке шельфа и верхней части склона, где повсеместно отмечается зона биоценозов с преобладанием сестонофагов. У берегов Приморья эта зона маркируется обилием трех видов замковых брахиопод – *Laqueus vancouveriensis*, *Diestothyris frontalis* и *Terebratalia tisimana*, а на материковом склоне против зал. Петра Великого в пределах глубин 700–1600 м известны пятна олигомикстного биоценоза *Laqueus vancouveriensis* с плотностью поселений до 3000 экз./м² дна. Брахиоподовые биоценозы четко маркируют расположение глубоководного естественного донного биофильтра за пределами фотической зоны, который вместе с мелководными биоценозами сестонофагов образует мощную систему самоочистения морей. При этом брахиоподы могут служить хорошими индикаторами для оценки состояния этой системы, если следить за изменениями плотности их поселений и размерной структурой видовых популяций.

Методика определения

Для таксономических целей брахиопод следует фиксировать 70-градусным этиловым спиртом. В полевых условиях можно использовать 4%-ный раствор формальдегида на морской воде, однако позднее, в стационарных условиях, материал должен быть переведен в спирт во избежание растворения тонких структур брахиального скелета и спикул в мягких тканях лофофора и мантии. У фиксированных особей щупальца лофофора скручиваются в спираль и фильтрующая стенка распадается.

Спикулы в лофофоре, передней стенке тела и в мантии, выстилающей обе створки, хорошо видны под биноклем, но для более подробного исследования и фотографирования их вырезают ножницами вместе с фрагментом мягкой ткани и приготавливают глицериновый препарат. Увидеть и исследовать брахиальный скелет легче всего в раковинах погибших особей. Все детали скелета хорошо сохраняются в нераскрытой раковине, заполненной мелкозернистым осадком, стоит только промыть ил тонкой струей воды в чашке Петри. Если погибших особей в пробе нет, то приходится выбрать средний по размеру прижизненно собранный экземпляр и варить его 15 мин в слабом растворе щелочи (КОН или NaOH). Мягкие ткани при этом мацерируются, и можно увидеть все детали скелета, но даже после тщательной промывки водой и просушивания такой препарат, к сожалению, недолговечен и вскоре рассыпается, так как все скелетные элементы сложены из отдельных фибр, скрепленных органической прослойкой (матрицей), которая разрушается в процессе мацерации лофофора.

Основная литература: Natai, 1940; Конжукова, 1957; Зезина, 1979, 1985, 1997.

Систематическая часть

Класс *Rhynchonellata* – замковые брахиоподы

Створки соединены не только мускульными пучками, но и неразъемным замком (створки распадаются только при разрушении замочной части раковины), состоящим из двух симметричных сложнопрофильных бугорков (зубов) по бокам заднего края педальной створки и соответствующих им углублений (зубных ямок) на замочном (кардинальном) крае брахиальной створки. Пищеварительный тракт замкнут сзади и лишен ануса.

Из 10 отрядов ринхонеллятных брахиопод (*Protorthida*, *Orthida*, *Pentamerida*, *Rhynchonellida*, *Atrypida*, *Athyridida*, *Spiriferida*, *Spiriferinida*, *Thecideida*, *Terebratulida*) в современных морях представлено только три (*Rhynchonellida*, *Thecideida* и *Terebratulida*), из которых в Японском море – только два (*Rhynchonellida* и *Terebratulida*).

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ОТРЯДОВ КЛАССА *RHYNCHONELLATA*

- 1(2). Ручные поддержки (круры) в виде коротких пластин, отходящих от замочного (кардинального) края, не имеющих спереди соединения ни между собой, ни со срединной септой. Раковина непористая. Лофофор образован двумя конусовидными спиральными лопастями (спиролофный) **Rhynchonellida** (с. 13)
- 2(1). Ручные поддержки (круры) спереди соединены между собой (образуя свободную петлю) или со сложным брахиальным скелетом, формирующимся от срединной септы на дне створки. Раковина пористая. Лофофор от самого простого кругового (трохолофного) до трехлопастного (плектолофного) и многолопастного (птихолофного)
..... **Terebratulida** (с. 14)

Отряд **Rhynchonellida** Kuhn, 1949

Двояковыпуклые или плосковыпуклые раковины с изогнутым замочным краем и клювовидной макушкой педальной створки. Ручной аппарат состоит из пары изогнутых отростков.

Отряд представлен в современной фауне дальневосточных морей единственным семейством, родом и видом.

Семейство **Hemithyrididae** Rzhonsnitskaya, 1965

Ребристые или радиально исчерченные раковины с уплощенными короткими ручными поддержками (крурами). Наружные замочные пластины очень малы или отсутствуют. Две пары целомодультов.

Род **Hemithyris** Orbigny, 1847

Типовой вид: *Anomia psittacea* Gmelin, 1790.

Диагноз. Задний участок педальной створки (клюв) слегка загнут. Дельтидиальные пластины, ограничивающие форамен спереди, не соединены друг с другом. Зубные пластины, соединяющие зубы с дном створки, прямые вертикальные. В макушечной части педальной створки короткий срединный септальный валик поддерживает спереди нависающий ножной воротничок. В брахиальной створке кардинальный отросток и внутренние замочные пластины отсутствуют, а короткий срединный септальный валик не доходит до вершины створки. Гонады сетчатые.

Hemithyris psittacea (Gmelin, 1790)

(Табл. I, 1–3; II, 1)

Anomia psittacea Gmelin, 1790: 3348.

Rhynchonella psittacea Davidson, 1887: 163–168, pl. 24, fig. 1–8.

Hemithyris psittacea Dall, 1920: 284–286; Hatai, 1940: 197–203, pl. 6, fig. 64–67, 72–73, 77–78; Конжукова, 1957: 71–73, табл. 9, рис. 13–16; Зезина, 1997: 44–45, рис. 27.

Описание. Раковины длиной до 30 мм темные от серо-коричневых до бурых и черных, в плане треугольные с равномерно округлым передним краем, радиально исчерченные узкими бороздками, непористые, у молодых экземпляров полупрозрачные. Передняя линия смыкания створок выгнута в сторону брахиальной створки (унипликатная). Круры, простирающиеся на одну четверть длины брахиальной створки, сплющены в плоскости смыкания раковины и усилены каждая косым ребром, направленным вперед с боков к середине. Спирали лофофора (до 5 оборотов каждая) образуют конусы, направленные вершинами к брахиальной створке с наклоном к срединной оси раковины. Спикул в мягких тканях нет.

Распространение. Вид *Hemithyris psittacea* распространен циркумполярно в Северном полушарии от берегов Северного Ледовитого океана до зал. Мэн, северо-восточных берегов Англии, побережий о-ва Кюсю (Япония) и штата Орегон (США). В северной части Японского моря вид обнаружен единично у западных берегов о-ва Хоккайдо и у входа в Сангарский пролив без указания на глубину обитания (Конжукова, 1957).

Сведения по экологии. Диапазон распространения по вертикали: от линии отлива до глубины 2078 м (в северных и дальневосточных морях России встречен на глубинах 5–916 м). У о-ва Итуруп с охотоморской стороны на глубине 10 м *H. psittacea* образует скопления плотностью до 50 экз./м² (Зезина, 1997).

Замечание. Черные почти гладкие экземпляры, собранные у восточных берегов Японии, иногда рассматривают как отдельный вид *Hemithyris woodwardi* (= *Rhynchonella woodwardi* Adams, 1863), который, по мнению К. Хатаи (Hatai, 1940), можно считать подвидом – *Rhynchonella psittacea woodwardi*.

Отряд **Terebratulida** Waagen, 1883

Двояковыпуклые, реже плосковыпуклые пористые раковины с коротким, обычно изогнутым, реже прямым замочным краем. Ручной аппарат в виде петли, в разной степени усложненной.

Представители этого отряда составляют основную (подавляющую) часть таксонов современной фауны брахиопод и включают 18 семейств. В северной части Японского моря отряд представлен 4 семействами.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ СЕМЕЙСТВ ОТРЯДА *TEREBRATULIDA*

- 1(2). Ручные поддержки, отходящие от кардинального края, короткие (занимают менее одной трети длины брахиальной створки), спереди соединенные между собой поперечной перекладиной и срастающимися в онтогенезе круральными отростками. В мягких тканях мантии и лофофора известковые звездчатые спикулы **Cancellothyrididae** (с. 15)
- 2(1). Ручные поддержки соединены со сложным брахиальным скелетом, формирующимся от срединной септы и занимающим почти все пространство раковины. Связь брахиального скелета с замковым (кардинальным) краем брахиальной створки или со срединной септой в онтогенезе может быть вторично утрачена. Спикулы в мягких тканях отсутствуют.
- 3(4). Ленты брахиальной петли скелета сохраняют соединение с замковым краем брахиальной створки и со срединной септой, а также восходящих ветвей скелета с нисходящими на протяжении всей жизни особи. Дельтидиальные пластины соединены между собой, замыкая отверстие для выхода стебелька спереди (закрытый форамен) **Laqueidae** (с. 17)
- 4(3). Ленты брахиального скелета не имеют или утрачивают в онтогенезе соединение восходящих ветвей с нисходящими. Дельтидиальные пластины отсутствуют или малы и никогда не срастаются друг с другом (открытый форамен).
- 5(6). Раковины не более 20 мм в длину, в плане округлые. Спинная срединная септа на протяжении всей жизни особи прочно соединена с ветвями брахиального скелета **Tythyrididae** (с. 18)
- 6(5). Раковины до 46 мм в длину, часто поперечно вытянутые. Связь брахиального скелета со спинной септой ослабляется или утрачивается в онтогенезе **Terebrataliidae** (с. 19)

Семейство **Cancellothyrididae** Thomson, 1926

Двояковыпуклые или плосковыпуклые ребристые либо вторично сглаженные раковины. Замочные пластины отсутствуют. Круры прямые цилиндрического сечения. У продвинутых в развитии форм круральные отростки соединены друг с другом и вместе с поперечной перекладиной короткой свободной петли образуют кольцо. Лофофор плектолофный или упрощенный. Мантия, передняя стенка тела и лофофор пронизаны спикулами.

Семейство объединяет не менее 17 вымерших мезозойско-кайнозойских родов и 8 современных (*Cancellothyris*, *Terebratulina*, *Murravia*, *Chlidonophora*, *Agulhasia*, *Eucalathis*, *Bathynanus*, *Nanacalathis*). Из них наиболее обычен и богат видами род *Terebratulina*.

Род *Terebratulina* Orbigny, 1847

Типовой вид: *Anomia retusa* Linnaeus, 1758 (современный североатлантический вид).

Диагноз. Двояковыпуклые раковины с тонкой радиальной скульптурой. Замочный (кардинальный) край короткий почти прямой. Дельтидиальные пластины разъединенные (открытый форамен). Ножной воротничок короткий, но хорошо выраженный. Ножка прикрепляется к субстрату щетковидной поверхностью с многочисленными, но короткими нитями (ризоидами). Брахиальный скелет в виде замкнутого кольца, образованного поперечной переключиной и сросшимися круральными отростками.

В составе рода не менее 27 видов современной мировой фауны. В северной части Японского моря представлен единственный вид рода.

Terebratulina crossei Davidson, 1882

(Табл. I, 7–9; II, 2, 3)

Davidson, 1882: 106, pl. 7, fig. 1; Конжукова, 1957: 17–19, рис. 10–11, табл. 1, фиг. 6–11.

Описание. Раковины до 46 мм в длину, желтоватые или кремовые, в плане каплевидные, длина которых превосходит их наибольшую ширину. Передняя линия смыкания створок от плоской (ректимаргинатной) до унипликатной (выгнутой в сторону брахиальной створки). Дельтидиальные пластины узкие, форамен открыт спереди. Кардинальный отросток крупный веерообразный, нависающий вперед. Петля брахиального скелета образует поперечно вытянутое кольцо, поперечная переключина выгнута в сторону педальной створки. Многочисленные ребра плоские, по своей ширине превосходят ширину бороздок, их разделяющих.

Распространение. Тихоокеанский широкобореальный вид. Известен от Анадырского залива до прол. Кии (Япония) и до зал. Ньюпорт (США, штат Калифорния). В Японском море найден единственный экземпляр у берегов Сахалина на 49° с.ш. (Конжукова, 1957).

Сведения по экологии. Обитает на глубинах 110–375 м.

Замечание. От двух других дальневосточных видов рода (*T. unguicola* и *T. kiiensis*) данный вид отличается желтоватым или кремовым цветом раковины и плоскими ребрами.

Семейство *Laqueidae* Thomson, 1927

Зубы поддерживаются зубными пластинами или имеют утолщенные основания. Внутренние замочные пластины образуют со срединной септой замочный желобок. Нисходящие и восходящие ветви брахиального скелета соединены между собой лентами на протяжении всей жизни особи.

Семейство включает 8 родов, известных в современной мировой фауне: *Laqueus*, *Frenulina*, *Aldingia*, *Jolonica*, *Pictothyris*, *Compsoria*, *Ecnomiosia*, *Shimodaia*. В северной части Японского моря обнаружен только один род и вид *Laqueus vancouveriensis*.

Род *Laqueus* Dall, 1870

Типовой вид: *Laqueus erythraeus* Dall, 1920.

Диагноз. Раковины гладкие крупнопористые. Задний участок педальной створки сильно загнут и имеет острые боковые ребра. Дельтидальные пластины вогнутые соединенные. Ножной воротничок нависающий. Кардинального отростка нет. Лентовидные перемычки между ветвями брахиального скелета и септой хорошо выражены и сохраняются даже у очень старых экземпляров.

Замечание. Систематика рода изучена недостаточно. Всего в Северной Пацифике отличают 12 видов, многие из которых могут быть рассмотрены в качестве синонимов. Типовой вид рода, *L. erythraeus*, обитающий у берегов Калифорнии, отличается от япономорского *L. vancouveriensis* только красной окраской. В северной части Японского моря встречается единственный вид *L. vancouveriensis*.

Laqueus vancouveriensis Davidson, 1887

(Табл. I, 11, 17; II, 7; III, 10–13)

Laqueus californianus var. *vancouveriensis* Davidson, 1887: pl. 18, fig. 8–10.

Laqueus jeffreysi ? Dall, 1895: 726.

Laqueus erythraeus ? Dall, 1920: 350.

Laqueus vancouveriensis Hertlein, Grant, 1944: 147–151, pl. 17, fig. 15–17, pl. 18, fig. 15–21, text-fig. 32.

Laqueus californianus MacKinnon, Long, 2000: 87.

Описание. Раковины до 55 мм в длину, грязно-желтые, желто-коричневые, иногда с розовым оттенком или зеленовато-серые, вздутые, в плане ромбовидно-овальные, тонкие, гладкие, синусов и гребней нет. Клюв сильно загнут и прорезан маленьким фораменом, скошенным в сторону педальной створки (эпителидный форамен). Ножка тонкая, гладкая, длинная. В брахиальной створке срединная септа простирается от макушки до одной трети длины створки.

Распространение. Тихоокеанский бореальный вид, известен от мыса Наварин вдоль азиатских побережий до зал. Петра Великого, Сангарского пролива и зал. Сагами, а вдоль американского – до г. Сан-Диего на глубинах 2–1600 м.

Сведения по экологии. В северной части Японского моря обычен и многочисленен (до 68 экз./м²) на материковом склоне от зал. Петра Великого до Татарского пролива на глубинах 52–142 м. Против зал. Петра Великого на глубинах 700–1000 м образует олигомиксный биоценоз с пятнами высокой плотности до 3000 экз./м² (Попов, 1975).

Семейство *Tythothyrididae* Zezina, 1979

Мелкие (до 20 мм в длину) вздутые, почти шаровидные раковины с крупным открытым фораменом, гладкие серые или белые с розовым краем. Брахиальный скелет развивается на заднем конце свободного края высокой септы в виде раздвоенных восходящих ветвей.

Семейство представлено в Северной Пацифике тремя родами, образующими гипоморфный ряд от *Diestothyris* с полным брахиальным скелетом к *Tythothyris* с недоразвитыми крурами и без нисходящих ветвей брахиальной петли и к *Simplicithyris* без круп, нисходящих и восходящих ветвей брахиального скелета.

Род *Diestothyris* Thomson, 1916

Типовой вид: *Terebratula frontalis* Middendorff, 1849.

Диагноз. Толстостенные гладкие серые раковины с большим фораменом и крепкими прямыми зубными пластинами. Кардинальный отросток большой. Срединная септа у взрослых особей имеет форму столбика и поддерживает брахиальный скелет спереди. Нисходящие и восходящие ветви скелета хорошо развиты.

Род монотипический.

Diestothyris frontalis (Middendorff, 1849)

(Табл. I, 4–6; II, 4; III, 8, 9)

Terebratula frontalis Middendorff, 1849: 518–519; 1851: 241, pl. 18, fig. 9–14.

Terebratella frontalis Davidson, 1887: 86, pl. 15, fig. 1–8.

Diestothyris frontalis Thomson, 1916: 504.

Описание. Прочные пепельно-серые или желтовато-серые раковины длиной до 20 мм, в плане округлые или овально-субпентагональные. Передняя линия смыкания раковины выгнута в сторону педальной створки (сулькатная). Задний отдел педальной створки вздутый, форамен боль-

шой открытый, дельтидиальные пластины узкие рудиментарные. Брахиальная срединная септа, низкая в макушечной части, круто поднимается на расстоянии одной трети длины брахиальной створки, и от нее отходят нисходящие ветви, соединенные с крурами и кардинальным краем, а также восходящие ветви, которые спереди замыкаются в кольцо. Гонады толстые двулопастные.

Распространение. Тихоокеанский бореальный вид, известный от Алеутских островов вдоль побережий Азии до зал. Петра Великого и Сангарского пролива, а вдоль побережий Америки до штата Британская Колумбия (Канада).

Сведения по экологии. Диапазон распространения по вертикали: от литорали до глубины 435 м. У берегов Приморья обычен, на глубинах до 50 м образует скопления порядка 100 экз./м². Наиболее обилен в Охотском море, где у входа в зал. Шелихова на глубине 121 м достигает плотности 900 экз./м². У берегов Западной Камчатки близ Усть-Тагила (мыс Бабушкина) О.Г. Кусакин обнаружил этот вид на литорали в трещинах и кавернах каменных глыб.

Семейство **Terebrataliidae** Cooper, 1973

Крупные (до 46 мм в длину) ректимаргинатные или сулькатные раковины с гладкой или ребристой поверхностью. Зубные пластины с возрастом могут заменяться утолщенными основаниями. Кардинальный отросток крупный, внутренние и наружные замочные пластины отсутствуют. Брахиальная петля в терминальной стадии развития сохраняет слабое соединение нисходящих ветвей с септой (например, у рода *Terebratalia*) или полностью утрачивает это соединение (как у *Coptothyris*).

У азиатских побережий Северной Пацифики семейство представлено двумя родами и тремя видами.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ СЕМЕЙСТВА **TEREBRATALIIDAE**

- 1(2). Раковина с крупными резко выраженными радиальными ребрами треугольного сечения. Лента брахиального скелета взрослых особей полностью утрачивает соединение со срединной септой
..... *Coptothyris* (с. 20)
- 2(1). Раковина гладкая или с концентрическими линиями нарастания. Нисходящие ветви брахиального скелета до конца жизни особи сохраняют ниточную (иногда пунктирную) связь со срединной септой
..... *Terebratalia* (с. 21)

Род *Coptothyris* Jackson, 1918

Типовой вид: *Magasella adamsi* Davidson, 1871.

Диагноз. Раковины в плане округлые или поперечно-овальные, многоскладчатые с грубыми нерегулярными радиальными ребрами. Педальная створка более выпуклая, чем брахиальная, которая бывает уплощенной или даже слабоогнутой. Передняя линия смыкания раковины выгнута в сторону педальной створки (сулькатная). Замочный край длинный слабоогнутый. Зубные пластины сильные. Брахиальная септа у взрослых особей редуцирована. Петля брахиального скелета свободная лентовидная.

В современной фауне род содержит единственный вид.

Coptothyris adamsi Davidson, 1871

(Табл. I, 10; II, 5; III, 1, 2)

Terebratula grayi Davidson, 1852: 76 (preocc. Davidson, 1848, fide Allan, 1947).

Magasella adamsi Davidson, 1871: 307.

Waldheimia grayi Davidson, 1886: 54, pl. 10, fig. 4.

Coptothyris grayi Thomson, 1927: 247; Марковская-Авдеева, 1976: 113, рис. 264, 265.

Coptothyris adamsi Allan, 1947: 497–498; Зезина, 1997: 68.

Описание. Крупные груборебристые раковины, изменчивые по форме: от округлой или почти пятиугольной до полукругло-треугольной, от продолговатой до поперечно вытянутой. Замочный край прямой или слабоогнутый, его длина больше или меньше ширины раковины. Клюв короткий почти прямой, форамен большой поперечно-овальный, дельтидальные пластины треугольные, не сросшиеся, почти всегда разрушенные. Боковые грани клюва хорошо выражены, образуя треугольную почти плоскую арею. Резкие радиальные ребра раздваиваются у края раковины, на ребрах хорошо видны следы нарастания, подчеркнутые интенсивно-розовой окраской на общем желтоватом фоне раковины. Кардинальный отросток узкий поперечный, замочная платформа слита со срединной септой, которая у молодых особей достигает середины створки, но с возрастом редуцируется. Свободная петля взрослых особей простирается на четыре пятых длины брахиальной створки.

Распространение. Вид известен вокруг Японских островов от южных берегов Хоккайдо до о-ва Кюсю, а вдоль материкового побережья Азии от Корейского пролива до 48° с. ш. в Приморье (Конжукова, 1957).

Сведения по экологии. Диапазон распространения по вертикали 2–353 м. Вид хорошо известен в Приморье от о-ва Фуругельма до мыса Поворотный на глубинах 3–20 м, но не бывает многочисленным. Макси-

мальная плотность 4 экз./м² обнаружена в зал. Восток на глубине 3–4 м. Красивые раковины этого вида часто становятся добычей туристов и любителей морских редкостей. Между тем это субтропический эндемичный вид с ограниченным ареалом, и его онтогенез имеет принципиальное значение в систематике брахиопод. Поэтому вид включен в Красную книгу РФ (Зезина, 2001).

Род *Terebratalia* Beecher, 1893

Типовой вид: *Terebratula transversa* Sowerby, 1846 (современный северотихоокеанский вид).

Диагноз. Раковина гладкая. Передняя линия смыкания створок прямая (ректимаргинатная) или выгнутая в сторону педальной створки (сулькатная). Дельтидиальные пластины обычно разъединенные, в редких случаях сходятся спереди, но не срастаются. Ножной воротничок короткий нависающий; зубные пластины слабые. Между ребрами зубных ямок утолщение, соединенное с замочным (кардинальным) отростком. Нисходящие ветви брахиальной петли на протяжении всей жизни особи соединены с септой тонкими перекладинами.

Систематика рода недостаточно изучена. В российских водах Японского моря известно два вида – *Terebratalia coreanica* и *T. tisimana*.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА *TEREBRATALIA*

- 1(2). Раковина серая, иногда с розоватым краем или равномерно розоватая без каких-либо следов радиального рисунка
..... *Terebratalia tisimana* (с. 22)
- 2(1). Раковина оранжево-красная с интенсивно-красными вееровидными радиальными лучами *Terebratalia coreanica* (с. 21)

Terebratalia coreanica (Adams et Reeve, 1850)

(Табл. I, 12, 13; III, 3, 4)

Terebratula coreanica Adams, Reeve, 1850: 71, pl. 21, fig. 3; Davidson, 1887: 81–83, pl. 13, figs. 3–4.

Terebratalia coreanica Dall, 1920: 345.

Terebratalia coreanica coreanica Конжукова, 1957: 27–28, табл. 2, рис. 8–15.

Описание. Раковины до 46 мм в диаметре, округлые или овально вытянутые в продольном направлении. Брахиальная створка по средней линии вогнута, а педальная имеет соответствующий килевидный выступ. Дельтидиальные пластины треугольные, сходятся спереди, но не сраста-

ются. Раковина целиком оранжево-красная или расцвечена белыми и ярко-красными радиальными лучами. Концентрические линии нарастания отмечены интенсивно-красной окраской.

Распространение. Ареал вида простирается вдоль азиатского материка от г. Циндао до зал. Рында, известен у юго-восточных берегов Сахалина и у Японских островов от Сангарского пролива до Корейского пролива. У берегов Приморья найден единственный экземпляр из зал. Рында без указания глубины (Конжукова, 1957).

Сведения по экологии. Обитает на глубинах 13–287 м.

Terebratalia tisimana (Nomura et Hatai, 1936)

(Табл. I, 14–16; II, 6; III, 5–7)

Diestothyris tisimana Nomura, Hatai, 1936: 131–134, text-fig. 1–10.

Tisimania tisimana Hatai, 1938: 203.

Diestothyris (Tisimania) tisimana Hatai, 1940: 274–275, pl. 4, fig. 1–4, 7, 9.

Terebratalia coreanica occidentis Конжукова, 1957: 29–31, табл. 3, фиг. 1–12, табл. 4, фиг. 1–4.

Terebratalia coreanica ochotica Конжукова, 1957: 31–35, табл. 4, фиг. 5–8, табл. 5, фиг. 1–4.

Terebratalia coreanica beringiana Конжукова, 1957: 35–36, табл. 5, фиг. 5–8.

Terebratalia tisimana Зезина, 1970: 446–449.

Terebratalia (Tisimania) tisimana Зезина, 1997: 66–67, рис. 41, 42.

Описание. Толстостенная раковина до 42 мм в длину серого цвета с плотно расположенными порами. Передняя линия смыкания створок прямая (ректимаргинатная). Дельтидиальные пластины широко расставлены, оставляя форамен открытым спереди. Поверхность раковины гладкая, покрытая спереди лишь концентрическими линиями нарастания. Ножной воротничок широкий, продольно исчерченный. Зубные пластины ослаблены у дна створки. Замочный отросток узкий поперечный, грубо исчерчен малым количеством борозд. Срединная септа сзади не достигает замочного края, а спереди доходит до половины длины брахиальной створки.

Распространение. Ареал этого вида простирается от мыса Поворотный на север вдоль побережий азиатского материка до зал. Шелихова, он хорошо известен у западных и восточных берегов Камчатки, у средних и северных островов Курильской гряды, у Командорских островов и у о-ва Унимак (Алеутские острова).

Сведения по экологии. Диапазон распространения по вертикали 31–467 м. В Приморье у мысов на скальном и галечном грунте в диапазоне глубин 47–117 м достигает плотности 40 экз./м².

ЛИТЕРАТУРА

- Беклемишев В.Н. 1964. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Т. 1. Проморфология. М.: Наука. 432 с.
- Беклемишев К.В. 1979. Зоология беспозвоночных (курс лекций). М.: Изд-во МГУ. 188 с.
- Зезина О.Н. 1970. Брахиоподы района Курильских островов и Курило-Камчатского желоба // Труды ИО АН СССР. Т. 86. С. 432–458.
- Зезина О.Н. 1976. Экология и распространение современных брахиопод. М.: Наука. 138 с.
- Зезина О.Н. 1979. Новые данные о брахиоподах дальневосточных морей СССР // Биология шельфа Курильских островов / отв. ред. О.Г. Кусакин. М.: Наука. С. 222–233.
- Зезина О.Н. 1985. Современные брахиоподы и проблемы батимальной зоны океана. М.: Наука. 247 с.
- Зезина О.Н. 1997. Современные брахиоподы в составе естественного донного биофильтра морей России. М.: ПИН РАН. 85 с.
- Зезина О.Н. 2001. Брахиоподы // Красная книга Российской Федерации. Животные. М.: Из-во АСТ, Астрель. Разд. 3. С. 47–50.
- Конжукова Е.Д. 1957. Плеченогие (Brachiopoda) дальневосточных морей СССР // Исслед. дальневост. морей СССР. Вып. 4. С. 5–84.
- Кусакин О.Г., Дроздов А.Л. 1994. Филема органического мира. Ч. 1. Пролегомены к построению филемы. СПб.: Наука. 282 с.
- Малахов В.В. 1976. Некоторые стадии эмбрионального развития замковой брахиоподы *Cnismatocentrum parvum* и проблема эволюции способа закладки целомической мезодермы // Зоол. журн. Т. 55, № 1. С. 66–75.
- Малахов В.В. 1995. Проблема основного плана строения брахиопод и их положение в системе животного царства // Современное состояние и основные направления изучения брахиопод: (докл. Международ. школы, Звенигород, 1991 г.) М.: ПИН РАН. С. 51–82.
- Марковская-Авдеева Е.Б. 1976. Тип Брахиоподы // Животные и растения залива Петра Великого / под ред. А.Н. Голикова, А.В. Жирмунского, Е.В. Краснова, О.Г. Кусакина, О.А. Скарлато, А.А. Стрелкова. Л.: Наука. С. 113, 254.
- Попов А.М. 1975. Некоторые данные по экологии брахиопод шельфа и материкового склона зал. Петра Великого (Японское море) // Биология шельфа: тез. докл. Всесоюз. конф. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 134–135.
- Старобогатов Я.И. 2000а. Принцип основных компонентов тела и филогенетические отношения типов целомических животных. Ч. 1. Основные компоненты тела, эволюция целомических образований и филогения вторичноротых // Зоол. журн. Т. 79, № 1. С. 5–18.
- Старобогатов Я.И. 2000б. Принцип основных компонентов тела и филогенетические отношения типов целомических животных. Ч. 2. Уровни организации и филогения первичноротых // Зоол. журн. Т. 79, № 2. С. 131–140.

- Adams A., Reeve L.A.* 1850. Mollusca // Zoology of the voyage of H.M.S. "Samarang" under the command of Captain Sir Edward Belcher during the years 1843–1846. London. 88 p.
- Allan R.S.* 1947. The genotypes of *Cancellothyris* Thomson, 1927 and *Coptothyris* Jackson, 1918 // J. Paleontol. V. 21, N 5. P. 497–498.
- Beklemishev W.N.* 1969. Principles of Comparative Anatomy of Invertebrates. V. 2. Organology. Edinburg: Oliver & Boyd. The University of Chicago Press. 529 p.
- Cohen B.L., Gowthrop A.B.* 1997. Brachiopod genome // Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt H, Brachiopoda (revised) / ed. Kaesler. University of Kansas, Geol. Soc. of America. V. 1. P. 189–212.
- Cohen B.L., Gowthrop A.B., Cavalier-Smith T.* 1998a. Molecular phylogeny of brachiopods and phoronids based on nuclear encoded small subunit ribosomal RNA gene sequences // Phyl. Trans. Roy. Soc. London. Ser. B. V. 353. P. 2039–2961.
- Cohen B.L., Stark S., Gowthrop A.B., Burke M.E., Thayer C.W.* 1998b. Comparison of articulate brachiopod nuclear and mitochondrial gene trees leads to a clade-based redefinition of protostomes (Protostomozoa) and deuterostomes (Deuterostomozoa) // Proc. Roy. Soc. London. Ser. B. V. 256. P. 475–482.
- Dall W.H.* 1895. Report on Mollusca and Brachiopoda dragged in deep water, chiefly near the Hawaiian Islands, with illustrations of hitherto unfigured species from north-west America. Scientific results of exploration by the U.S. Fish Commission Steamer "Albatross" // Proc. U.S. Nat. Museum. V. 17, N 1032. P. 675–733.
- Dall W.H.* 1920. Annotated list of the recent Brachiopoda in the collection of the U.S. National Museum with description of thirty-three new forms // Proc. U.S. Nat. Museum. V. 57, N 2314. P. 261–377.
- Davidson Th.* 1852. Description of a new recent species of Brachiopoda // Proc. Zool. Soc. London. V. 20. P. 75–84.
- Davidson Th.* 1871. On Japanese recent Brachiopoda // Proc. Sci. meet. Zool. Soc. London. P. 302–307.
- Davidson Th.* 1882. Description d'une espece nouvelle de *Terebratulina* du Japon // J. Conchyliol. V. 30. P.106–108.
- Davidson Th.* 1886. A monograph of recent Brachiopoda // Trans. Linn. Soc. London. Ser. 2. V. 4, pt 1. P. 1–73.
- Davidson Th.* 1887. A monograph of recent Brachiopoda // Trans. Linn. Soc. London. Ser. 2. V. 4, pt 2. P. 75–182.
- Davidson Th.* 1888. A monograph of recent Brachiopoda // Trans. Linn. Soc. London. Ser. 2. V. 4, pt 3. P. 183–248.
- Gmelin J.F.* 1790. Caroli a Linne, Systema Naturae editio decima tertia aucta, reformata. V. 1. Pars 6. Vermes. Lipsiae. P. 3021–4120.
- Hatai K.* 1938. The tertiary and recent Brachiopoda of the north-east Honsyu, Japan // Saito Ho-on Kai Mus. Res. Bull. N 16. P. 89–246.
- Hatai K.* 1940. The Cenozoic Brachiopoda of Japan // Sci. Reports Tohoku Univ. Ser. 2. V. 20. P. 1–413.

- Hertlein L., Grant U.S.* 1944. The Cenozoic Brachiopoda of western North America // Math. Phys. Sci. Los Angeles: Publ. Univ. California. V. 3. P. 1–216.
- Lueter C.* 2000. The origin of the coelom in Brachiopoda and its phylogenetic significance // Zoomorphology. V. 120, N 1. P. 15–28.
- MacKinnon D.I., Long S.L.* 2000. *Terebratula californiana* Kuster, 1844, and reappraiser of west coast north American brachiopod species referred to the genus *Laqueus* Dall, 1870 // Bull. Nat. Hist. Mus. London. (Geol.). V. 56, N 2. P. 85–90.
- Middendorff A.T.* 1849. Betrage zu einer Malacozoologia Rossica. Aufzählung und Beschreibung der zur Meeres Fauna Russlands gehorigen Zweischaler // Mem. Acad. Imp. Sci. St.-Petersbourg. Ser. 6. Bd 6, pt 3, N 38. P. 517–519.
- Middendorff A.T.* 1851. Reise in der Aussersten Norden und Osten Sibiriens. Bd 2. Zoologie. Th. 1. St.-Petersbourg: Buchdr. Kaiserlichen Acad. Wiss. 516 S.
- Nielsen C.* 1991. The development of the brachiopod *Crania (Neocrania) anomala* (O.F. Müller) and its phylogenetic significance // Acta Zool. V. 72. P. 7–28.
- Nomura S., Hatai K.* 1936. *Diestothyris tisimana*, a new species of Brachiopoda from the northern Pacific // Venus. V. 6, N 3. P. 131–134.
- Peck L.S., Rhodes M.C., Curry G.B., Ansell A.B.* 1997. Physiology // Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt H. Brachiopoda (revised) / ed. Kaesler. V. 1. P. 213–242.
- Ruppert E.E., Fox R.S., Barnes R.D.* 2004. Invertebrate zoology. A functional evolutionary approach. 7-th ed. Australia etc.: Thomson Brooks/Cole. 963 p.
- Thomson J.A.* 1916. On the classification of the Terebratellidae // Geol. Mag. V. 3. P. 496–505.
- Thomson J.A.* 1927. Brachiopod morphology and genera (recent and tertiary) // New Zealand Board of Science and Art, Manual. V. 7. P. 1–338.
- Williams A., Carlson S.J., Brunton C.H.C., Holmer L.E., Popov L.* 1996. A supra-ordinal classification of the Brachiopoda // Phylsoph. Trans. Roy. Soc. London. Ser. B. V. 352. P. 1171–1193.
- Williams A., James M.A., Emig C.C., Mackay S., Rhodes M.C.* 1997. Anatomy, embryology and development // Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt H. Brachiopoda (revised) / ed. Kaesler. V. 1. P. 7–188.

PHYLUM BRACHIOPODA

Olga N. Zezina

General characteristics

Brachiopods are solitary marine bivalve coelomate invertebrates, which are symmetrical as related to axial section, normal to the plane of valve closing. The shell is calcareous or chitino-phosphatic. It is attached to substrate with a muscular pedicle or by secondary cementation. Both pedal and brachial valves of shell are layered inside with mantle appendages (lobes) of body-wall. The epistome appears as a brachial fold in front of the mouth (lophophore), situated between the mantle lobes and armed with filamentous tentacles. One or two pairs of metanephridia also serve as coelomoducts. All brachiopods are dioecious.

This short description of the phylum, accepted both by zoologists and paleontologists, can be complemented with the following details.

Since the brachiopod systematics is based chiefly on fossil material, identification of their families, genera and species relies mainly on the differences in the structure of shell and brachial skeleton (loop), supporting the lophophore — a respiratory and feeding (suspension sedimenting) apparatus. The differences include: absence or presence of narrow canals, normal to the shell surface, or of their ends (pores). This feature is easily discerned in transparent young specimens. In adults, pores can be seen in a fracture or at the inner surface of the shell, mostly near the margin of valves out of the fields for muscle and gonad attachment, which is usually covered with compact homogenous layer.

Unlike bivalves, having right and left valves, brachiopod shell valves are named pedal (ventral) and brachial (dorsal) ones. On the basis of newly obtained data on embryonal development it was supposed that both brachiopod shell valves belong to the dorsal side by their origin (Nielsen, 1991; Malakhov, 1995). Therefore, “brachial” and “pedal” are the most proper names for brachiopod valves. Pedal valve has an aperture (foramen), through which a pedicle goes out. Inside shell a pedicle is attached to the surface of a pedal valve with a muscle. Lophophore and skeletal structures, supporting it, are located in a brachial valve.

The hinge, insuring tight junction of the two valves, even in dead and fossilized specimens, may have or lack the cardinal process, situated at the middle of the shell posterior. In addition, it bears hinge plates, connecting crural bases to the middle septum and to margins of hinge-sockets. Two symmetrical teeth (dents) of the pedal valve are in a junction with the walls of hinge-sockets of the brachial valve, so tight that the valves cannot be disjoined without breaking the hinge.

The bases of the brachial skeleton (crura) may provide the only support for the lophophore (as in representatives of the order Rhynchonellida) or grow towards the shell anterior to form a loop, with its anterior part bridged with a transverse beam (as in representatives of the order Terebratulida). In some terebratulid species (e.g. those of the genus *Terebratulina*), the inner crural appendages, directed towards each other, knit to form, together with the crura and transverse beam, a closed ring. Long-looped brachial skeletons (as in families Laqueidae, Tythothyrididae, Terebrataliidae) are developing at the top of the median septum and knit with crura (by means of descending branches) only at the later stages of ontogenesis. In advanced forms such complicated skeleton is gradually losing its original connection with median septum during the growth and development of a specimen (connecting bands resolve), and forming a very long loop free of connection (as in *Coptothyris adamsi*). A set of genera in families of long-loop terebratulids usually makes more or less full row of ontogenetic stages, which is seen well as different levels of brachidium development. In the Sea of Japan, two genera, *Terebratalia* and *Coptothyris*, make up a fragment of such a series in the family Terebrataliidae. In the Bering and Okhotsk Seas an analogous series in the family Tythothyrididae is presented by a regressive series of three genera, *Diestothyris*, *Tythothyris*, and *Simplicithyris* (Zezina, 1979). Lophophores can have the same morphology with different brachial skeletons: in short-looped *Terebratulina* and in long-looped forms *Laqueus*, *Diestothyris*, *Terebratalia*, *Coptothyris* complicated three-lobed lophophores (with two loop-shaped side lobes and one spiral-shaped middle lobe) can be differentiated only by morphological features of skeletons and by the presence or absence of star-shaped carbonate spicules in soft tissues.

In feeding animals, filamentous tentacles of the lophophore, bearing cilia on the lateral and frontal sides, form a mobile wall. The wall blows the water from the inhalant to exhalant chamber of the mantle cavity, precipitating food particles (mostly flake-like remnants of plankton, bacteria and coagulated colloidal particles) and carrying them to the feeding groove, which takes them further to the mouth. Hard and extremely large particles initiate rejection reaction: one or several tentacles bend to let undesirable particles through the wall to the exhalant chamber. When the concentration of undesirable particles is extremely high (in particular, at mineral suspension and coarse plankton of high density), the valves close, and the animal stops feeding. Reduced hind gut and lack of anus is a distinction of articulate brachiopods (Testicardines). Undigested food remnants concentrated in the anterior part of the digestive tract are expelled through the mouth by periodical valve closures. The same mechanism is used for sexual products to be expelled. Spawning is studied in detail only for *Hemithyris psittacea* in the White Sea. Females of some Mediterranean, Antarctic, and high boreal species (the latter presented by the

cancellothyroid *Cnismatocentrum parvum* from the Sea of Okhotsk) are known to nurse the embryos and larvae in the mantle camera (Malakhov, 1976). It is supposed that breeding of brachiopods takes place in spring and in autumn. Larvae of articulate brachiopods do not feed and soon settle near their parents, sometimes just on the surface of nearby adults to form crowds which can consist of different species. It is a very rare occasion to find larvae of articulate brachiopods in plankton.

Sometimes zoologists consider brachiopods as a taxon of higher rank than the Phylum (Beklemishev W.N., 1964, 1969; Beklemishev C.W., 1979), in particular, as subdivision Brachiopoda of division Bilateria (of the same rank as subdivision Deuterostomia). In recent times the unity of brachiopods as the phylum has been called in question (Starobogatov, 2000a, b), and inarticulate linguliform brachiopods with chitino-phosphate shells have been considered as Pleuropygia in the phylum Tentaculata (or Podaxonia) together with phoronids and bryozoans. But here inarticulate brachiopods are out of consideration because they are not found in the Russian waters of the Sea of Japan.

Nowadays most of zoologists, paleontologists, embryologists and biochemists-genetics (Kussakin, Drozdov, 1994; Malakhov, 1995; Williams et al., 1996, 1997; Cohen, Gowthrop, 1997; Peck et al., 1997; Cohen et al., 1998 a, 1998 b; Lueter, 2000; Ruppert et al., 2004) are of the opinion that the phylum Brachiopoda is a united one. In accordance with the system of high rank taxa (Williams et al., 1996), accepted for the new publication of "Treatise on Invertebrate Paleontology, Part H Brachiopoda (revised)", there are three subphyla in the phylum Brachiopoda: Linguliformea, Craniaformea and Rhynchonelliformea. Among 8 classes of recent and fossil brachiopods (Lingulata, Paterinata, Craniata, Chileata, Obolellata, Kutorginata, Strophomenata, Rhynchonellata) only three ones are represented in the recent fauna (Lingulata, Craniata and Rhynchonellata) and only the last one is represented in the Russian waters of the Sea of Japan.

The idea of brachiopods as rare animals in recent marine fauna is not correct. 26 families, 116 genera and more than 300 species show that the diversity of recent forms is great. Fossil taxa are more numerous, but they are divided into many time periods and studied too locally. Diversity of fossil taxa is reflected in a big number of specialists studying them. The most paleontologists-brachiopodologists study Paleozoic taxa. Carbon and Perm are the time when brachiopods were in the most flourishing state. Recent forms represent the tops of different phylogenetic branches, which appear mostly in Cretaceous and Paleogene. Recent brachiopods are known from the northern seas of Europe, Asia and America up to the Antarctic. The most number of species of recent brachiopods is known (Zezina, 1976) in the tropical zone (31% of all recent species) and in the northern subtropical zone (32%). Geographic ranges of the species are very different, but mostly as large as the

ranges of other groups of bottom invertebrates, and this fact disproves the idea of special big endemism in brachiopod fauna (it was the common opinion before the 70s of the 20th Century). In the Northern Hemisphere circumpolar arctic-boreal and North Pacific arctic-boreal species with very large geographic ranges are known. Deep-sea species (the deepest findings of living brachiopods are known at 6.8 km and of empty shells – at 7.6 km) have especially large ranges along meridian and in the Southern Ocean around the Antarctic Continent. These species are usually very eurybathic ones. The most recent species are confined to outer margin of shelf and upper part of slope where the belt of suspension-feeders is noted all around the World. In Primorye region we can see this belt well with three species of articulate brachiopods *Laqueus vancouveriensis*, *Diestothyris frontalis*, *Terebratalia tisimana*, and at the continental slope off Peter the Great Bay (at the depths 700–1600 m) *Laqueus vancouveriensis* forms spots of oligomixed communities where this species reaches density up to 3000 sp./m². Communities with brachiopods in leading position show location of natural deep-sea bottom biofilter, which together with shallow-water suspension-feeding communities forms a strong system of marine self-cleaning. Brachiopods can be good indicators to estimate the condition of this system, if we follow up changes in density and size structure of their populations.

Methods of identification

For taxonomic aims the 70% alcohol fixation is the best. During field works 4% solution of formalin with seawater is suitable, but later in a laboratory formalin must be replaced with alcohol to avoid dissolution of brachial skeleton and spicules in soft tissues. In fixed specimens lophophoral tentacles curl and filtering wall dissociates. Spicules in lophophore, in anterior body-wall and in mantle lobes are seen well under binocular microscope but for deeper investigation and for photo it is necessary to cut out the spicules together with a piece of soft tissue in order to make preparation in glycerin. The simplest way to study brachial skeletons is to examine them in empty shells of dead specimens. All details of skeleton are usually kept well in closed shell full of mud, and it is necessary only to wash it carefully under thin water jet in Petri dish. If there are no dead empty shells in the sample, an average living specimen has to be chosen in order to boil it during 15 minutes in thin solution of KOH or NaOH. Then soft tissues decompose and all details of skeleton become well seen, but when we wash and desiccate the preparation, it will unfortunately crumble very soon, because all skeleton elements composed of separate fibers are consolidated with organic matrix, which we crush in alkali together with lophophore.

The main literature: Hatai, 1940; Konzhukova, 1957; Zezina, 1979, 1985, 1997.

Systematic part

Class **Rhynchonellata** – articulate brachiopods

Valves are connected not only with muscles but also with hinge (valves can be separated when the hinge part of the shell is destroyed), which is composed of two symmetric bulbs (teeth) at the sides of posterior (cardinal) margin in pedal valve and of corresponding hinge-sockets in brachial valve. Gut is blind and has no anus.

Among 10 orders of rhynchonellate brachiopods (Protorthida, Orthida, Pentamerida, Rhynchonellida, Atrypida, Athyridida, Spiriferida, Spiriferinida, Thecideida, Terebratulida) only three ones are represented in the recent fauna (Rhynchonellida, Thecideida, Terebratulida), and only two ones (Rhynchonellida and Terebratulida) occur in the Sea of Japan.

KEY TO ORDERS OF THE CLASS RHYNCHONELLATA

- 1(2). Brachial-supports (crura) look like short plates, which are going off hinge (cardinal) margin and are not jointed to transverse band or to middle septum. Shell has no pores. Lophophore consists of two conical spiral lobes (spiroloph) **Rhynchonellida** (p. 30)
- 2(1). Brachial-supports (crura) join each other with transverse band (to form free loop) or join to complicated brachial skeleton which is formed at the top of the middle septum elevating up the valve bottom. Shell is porous. Lophophores are from the most simple round (trocholoph) to threelobate (plectoloph) or multilobate (ptycholoph) **Terebratulida** (p. 32)

Order **Rhynchonellida** Kuhn, 1949

Biconvex or plane-convex shells with curved hinge-margin and rostriform top of pedal valve (beak). Brachial skeleton is composed of two curved appendices.

The order is represented in the recent fauna of the Far Easter Seas with one family, one genus and one species.

Family **Hemithyrididae** Rzhonsnitskaya, 1965

Ribbed or radially striped shells with short flat brachial supports (crura). Outer hinge plates are very small or absent. There are two pairs of coelomoducts.

Genus *Hemithyris* Orbigny, 1847

Type species: *Anomia psittacea* Gmelin, 1790.

Posterior part of pedal valve (beak) is slightly curved. Deltidial plates which limit foramen anteriorly do not meet each other and are disjunct. Dental plates which connect the teeth to the bottom of pedal valve are strait and vertical. In the top part of pedal valve the pedicle collar (suspended anteriorly) is suspended with short median septum or with small septal roller. In brachial valve cardinal process and inner hinge-plates are absent, and a short median septum does not reach the top of valve. Gonads are reticulate.

Hemithyris psittacea (Gmelin, 1790)

(Pl. I, 1–3; II, 1)

Anomia psittacea Gmelin, 1790: 3348.

Rhynchonella psittacea Davidson, 1887: 163–168, pl. 24, figs. 1–8.

Hemithyris psittacea Dall, 1920: 284–286; Hatai, 1940: 197–203, pl. 6, figs. 64–67, 72–73, 77–78; Konzhukova, 1957: 71–73, pl. 9, figs. 13–16; Zezina, 1997: 44–45, fig. 27.

Description. Shells are up to 30 mm in length, from grayish-brown to black, they are triangular in plan with rounded anterior margin, the outer surface has thin radial stripes, pores are absent, shells of young specimens are hemitranslucent. Anterior commissure is uniplicate (convex to brachial valve). Crura reach $\frac{1}{4}$ length of brachial valve, they are flat and each of them is reinforced with oblique rib from sides to the centre of the shell. Two spirals of lophophore (up to 5 turns in each) are forming cones with tops directed to brachial valve and slightly inclined to the middle line of shell. There are no spicules in soft tissues.

Distribution. The species has circumpolar range from the Arctic Ocean up to the Bay of Maine and north-eastern coast of Great Britain in the Atlantic, and to Kyushu (Japan) and Oregon (USA) in the Pacific. In the northern part of the Sea of Japan *H. psittacea* is found in isolated instances near western coast of Hokkaido and off Tsugaru Strait without data on the depth of collecting (Konzhukova, 1957).

Ecological data. Vertical distribution: from low water line down to 2078 m (5–916 m in Arctic and Far-East Russian seas). Near Iturup Island from the side of the Sea of Okhotsk the species forms population with density up to 50 sp./m² at the depth of 10 m (Zezina, 1997).

Remarks. Black and almost smooth specimens collected off the eastern coasts of Japan are considered sometimes as separate species *Hemithyris woodwardi* (= *Rhynchonella woodwardi* Adams, 1863), which Hatai (1940) offered to consider as subspecies *Rhynchonella psittacea woodwardi*.

Order **Terebratulida** Waagen, 1883

Biconvex or rarer plane-convex shells, porous, with short usually curved and rarer with straight hinge-margin. Brachial skeleton looks like loop, which is more or less complicated.

The species of this order form the main part of recent brachiopod taxa and consist of 18 families. In the northern part of the Sea of Japan this order is represented by four families.

KEY TO FAMILIES OF THE ORDER TEREBRATULIDA

- 1(2). Brachial supports are short (less than 1/3 of brachial valve in length), join each other anteriorly by mean of transverse band and with crural processes which join each other in ontogenesis. There are star-shaped carbonate spicules in soft tissues of mantle and lophophore **Cancellothyrididae** (p. 32)
- 2(1). Brachial supports are jointed to complicated brachial skeleton which appears on middle septum and fills up almost whole inner space of shell. Connection of brachial skeleton with hinge-margin (cardinal margin) or with middle septum can be secondary lost during ontogenesis. There are no spicules in soft tissues.
- 3(4). Ribbons of brachial skeletons keep connection to hinge-margin of brachial valve and to middle septum, and also connection of ascending branches of skeleton to descending branches during all life of specimen. Deltidial plates join each other to close pedicle foramen anteriorly (closed foramen) **Laqueidae** (p. 34)
- 4(3). Ribbons of brachial skeleton never have or loose connection of ascending branches to descending ones during ontogenesis. There are no deltidial plates or they are small and never join each other (open foramen)
- 5(6). Shells are not more than 20 mm in length, rounded in plan. Brachial middle septum is connected strongly to branches of brachial skeleton during all life of specimen **Tythothyrididae** (p. 35)
- 6(5). Shells up to 46 mm in length, frequently they are stretched transversely. Connection of brachial skeleton to middle septum becomes weak or disappears during ontogenesis **Terebrataliidae** (p. 36)

Family **Cancellothyrididae** Thomson, 1926

Shells are biconvex or plane-convex, ribbed or secondary smoothed. There are no hinge-plates. Crura are straight with cylindrical profile. In advanced taxa crural appendices join each other to form a ring together with transversal band

of short free loop. Lophophore is plectolophous or simplified. Anterior body wall and lophophore are full of spicules.

The family includes no less than 17 fossil Mesozoic-Cenozoic genera and 8 recent ones (*Cancellothyris*, *Terebratulina*, *Murravia*, *Chlidonophora*, *Agulhasia*, *Eucalathis*, *Bathynanus*, *Nanacalathis*). Among them the genus *Terebratulina* is the most usual and rich with species.

Genus *Terebratulina* Orbigny, 1847

Type species: *Anomia retusa* Linnaeus, 1758 (recent North Atlantic species).

Biconvex shells with thin radial sculpture. Hinge-margin (or cardinal margin) is short and almost straight. Deltidial plates are disjunct (open foramen). Pedicle collar is short but expressed well. Pedicle connects to substrate by means of brush-like surface with numerous short filaments (rhizoids). Brachial skeleton is short and looks like ring, formed with transversal band and crural processes.

There are no less than 27 species in recent fauna of the World Ocean. In the northern part of the Sea of Japan only one species is known.

Terebratulina crossei Davidson, 1882

(Pl. I, 7–9; II, 2, 3)

Davidson, 1882: 106, pl. 7, fig. 1; Konzhukova, 1957: 17–19, text-figs. 10–11, pl. 1, figs. 6–11.

Description. Shells are up to 46 mm in length, yellowish or cream, drop-shaped in plan, length is more than the maximum width. Anterior commissure of the valves is from rectimarginate (straight) to uniplicate (convex to brachial valve). Deltidial plates are narrow and disjunct to form open foramen. Cardinal process is large fun-shaped and overhangs anteriorly. Loop of brachial skeleton forms a ring stretching transversely with transversal band convexed to pedal valve. Numerous ribs are flat and their width is larger than the width of furrows between them.

Distribution. Widely distributed boreal Pacific species. It is known from the Gulf of Anadyr to Kii Strait (Japan) and to the Newport Bay (USA). A single specimen was found in the Sea of Japan: near Sakhalin coast at 49° N (Konzhukova, 1957).

Ecological data. The species lives at the depths of 110–375 m.

Remarks. *Terebratulina crossei* differs from two other far-eastern species (*T. unguicola* and *T. kiiensis*) in yellow or cream colour of the shells and in flat ribs.

Family **Laqueidae** Thomson, 1927

The teeth are supported with teeth-plates or have thickened bases. Inner hinge-plates form hinge-furrow together with middle septum. Descending and ascending branches of brachial skeleton join each other with ribbons during all life of a specimen.

The family includes 8 genera known in the recent fauna of the World Ocean: *Laqueus*, *Frenulina*, *Aldingia*, *Jolonica*, *Pictothyris*, *Compsoria*, *Ecnomiosia*, *Shimodaia*. In the northern part of the Sea of Japan only one genus and species *Laqueus vancouveriensis* is found.

Genus *Laqueus* Dall, 1970

Type species: *Laqueus erythraeus* Dall, 1920.

Shells are smooth with large pores. Back part of pedal valve (beak) is strongly curved and has sharp side ribs. Deltidial plates are conjunct and concave. Pedicle collar is overhung. Cardinal process is absent. Ribbon-like connections between the branches of brachial skeleton and middle septum are well expressed and keep even in senile specimens.

Remarks. Systematic of the genus is not sufficiently studied at full length. There are 12 species at the Northern Pacific, and many of them can be considered as synonyms. Type species living near the coast of California differs from *L. vancouveriensis* only in its red colour. In the northern part of the Sea of Japan one species of the genus is known.

Laqueus vancouveriensis Davidson, 1887

(Pl. I, 11, 17; II, 7; III, 10–13)

Laqueus californianus var. *vancouveriensis* Davidson, 1887: pl. 18, figs. 8–10.

Laqueus jeffreysi ? Dall, 1895: 726.

Laqueus erythraeus ? Dall, 1920: 350.

Laqueus vancouveriensis Hertlein, Grant, 1944: 147–151, pl. 17, figs. 15–17, pl. 18, figs. 15–21, text-fig. 32.

Laqueus californianus MacKinnon, Long, 2000: 87.

Description. Shells are up to 55 mm in length, dirty -yellow, greenish-gray, yellowish-brown, sometimes with rose shade; inflated, romboid-oval in plan, thin, smooth, without plication anteriorly. Beak is strongly curved and cut with small foramen, which is sloped to pedal valve (epithyrid foramen). Pedicle is thin, smooth, long. In brachial valve middle septum extends forward from the top of shell to 1/3 of the shell length.

Distribution. *L. vancouveriensis* is widely distributed in boreal zone of Pacific from the Navarin Cape along the Asian coast to Peter the Great Bay,

Tsugaru Strait and Sagami Bay, and along American coast to San-Diego at the depths of 2–1600 m.

Ecological data. In the northern part of the Sea of Japan the species is usual and numerous at the depths of 52–142 m (up to 68 sp./m²) from Peter the Great Bay to the Tatar Strait. Off Peter the Great Bay at the depths of 700–1000 m the species forms oligomixed association with spots of highest density up to 3000 sp./m² (Popov, 1975).

Family **Tythothyrididae** Zezina, 1979

Small (up to 20 mm in length) inflated almost spherical shells with large open foramen, smooth, gray or white with rose margin. Brachial skeleton develops at the back part of free margin of middle septum as bifurcate ascending branches.

The family is represented in the Northern Pacific with 3 genera, which form hypomorphous row from *Diestothyris* with complete brachial skeleton to *Tythothyris* with underdeveloped crura and without descending branches of brachial loop, and to *Simplicithyris* without crura, descending and ascending branches of brachial skeleton.

Genus **Diestothyris** Thomson, 1916

Type species: *Terebratula frontalis* Middendorff, 1849.

Gray smooth shells with thick valves, large foramen and strong straight teeth-plates. Cardinal process large. Middle septum in adult specimens looks like stock supporting brachial skeleton anteriorly. Descending and ascending branches are well developed.

The genus is monotype.

Diestothyris frontalis (Middendorff, 1849)

(Pl. I, 4–6; II, 4; III, 8, 9)

Terebratula frontalis Middendorff, 1849: 518–519; 1851: 241, pl. 18, figs. 9–14.

Terebratella frontalis Davidson, 1887: 86, pl. 15, figs. 1–8.

Diestothyris frontalis Thomson, 1916: 504.

Description. Strong ashy-gray or yellowish-gray shells up to 20 mm in length, round or oval-round in plan. Anterior commissure is convex to pedal valve (sulcate). Posterior part of pedal valve is inflated, foramen is large and open. Deltoidal plates are narrow and rudimental. Brachial middle septum is low posteriorly and steeply lifts at 1/3 of the length of valve; descending branches link the septum to cardinal margin through crura; ascending branches form a ring at the top of septum. Gonads are thick and bilobate.

Distribution. Pacific boreal species known from the Aleutian Islands to Peter the Great Bay and the Tsugaru Strait along the coast of Asia, and to the British Columbia (Canada) along American coast.

Ecological data. The species is distributed along the vertical scale from littoral zone to the depth of 435 m. In Primorye *D. frontalis* is usual to the depths of 50 m where this species reaches density about 100 sp./m². It is the most numerous in the Sea of Okhotsk, where *D. frontalis* reaches density 900 sp./m² at the depth of 121 m off the mouth of Shelikhov Bay. At the intertidal zone O.G. Kussakin found this species in splits and caverns of the stones and rocks at the western shores of Kamchatka near Ust-Tagil (Babushkin Cape).

Family **Terebrataliidae** Cooper, 1973

Large shells (up to 46 mm in length) rectimarginate or sulcate, with smooth or ribbed surface. Dental plates can be changed with thickened bases in old specimens. Cardinal process is big, inner and outer hinge-plates are absent. Brachial loop in adults keeps weak connection between descending branches and middle septum (as in *Terebratalia*) or loses this connection (as in *Coptothyris*).

The family includes two genera and three species distributed near Asiatic coast of the Northern Pacific.

KEY TO GENERA OF THE FAMILY TEREBRATALIIDAE

- 1(2). Shells are with well expressed radial ribs, which are triangular in section. Ribbon of brachial skeleton loses its connection with middle septum in adults completely *Coptothyris* (p. 36)
- 2(1). Shells are smooth or with concentric lines of growth. Descending branches keep connection with middle septum during all life, sometimes this connection looks like a thread or like a dotted line in soft tissue of adults *Terebratalia* (p. 37)

Genus *Coptothyris* Jackson, 1918

Type species: *Magasella adamsi* Davidson, 1871.

Shells are round or transversely oval in plan, multiplicate, with rough irregular radial ribs. Pedal valve is more convex than brachial one, which can be plane and even concave. Anterior commissure is convex to pedal valve (sulcate). Hinge margin is long and slightly curved. Dental plates are strong. Middle septum in brachial valve is reduced in adults. Loop of brachial skeleton is ribbon-shaped and free.

There is a single recent species in the genus.

Coptothyris adamsi Davidson, 1871

(Pl. I, 10; II, 5; III, 1, 2)

Terebratula grayi Davidson, 1852: 76 (preocc. Davidson, 1848, fide Allan, 1947).

Magasella adamsi Davidson, 1871: 307.

Waldheimia grayi Davidson, 1886: 54, pl. 10, fig. 4.

Coptothyris grayi Thomson, 1927: 247; Markovskaya-Avdeeva, 1976: 113, figs. 264, 265.

Coptothyris adamsi Allan, 1947: 497–498; Zezina, 1997: 68.

Description. Large roughly ribbed shells, variable in shape from round or almost pentagonal to semicircular and triangular, from oval to transversely stretched. Hinge margin is straight or slightly curved, being longer or shorter than the width of shell. Beak is short, almost straight, foramen is large transversely oval, deltidial plates are triangular disjunct, usually destructed. Side ribs of beak are well expressed and form triangular almost plain area. Rough radial ribs bifurcate near the shell margins, concentric growth-lines are well seen marked out with intensive rose colour on the general yellowish background of shell. Cardinal process is narrow transversal, hinge platform fused with middle septum, which reaches half of shell-length in young specimens, but is reduced in adults. Free loop in adults stretches anteriorly to 4/5 of the length of brachial valve.

Distribution. The species is known around the Japanese Islands from southern shores of Hokkaido to Kyushu and along continental slopes of Asia from the Korea Strait to 48° N (Konzhukova, 1957).

Ecological data. Vertical range is 2–353 m. The species is known well in Peter the Great Bay from Furugelm Island to Povorotnyi Cap at the depths of 3–20 m, but it is not numerous. Maximal density 4 sp./m² is found in Vostok Bay at the of depth 3–4 m. Beautiful shells of the species often become a prey of tourists and fanciers of marine rarities. At the same time, the species is subtropical endemic with confined geographic range, and its ontogenesis has principal significance for systematics. So *Coptothyris adamsi* is included in the Red Book of Russian Federation (Zezina, 2001).

Genus *Terebratalia* Beecher, 1893

Type species: *Terebratula transversa* Sowerby, 1846 (recent north-Pacific species).

Shells are smooth. Anterior commissure is straight (rectimarginate) or convex to pedal valve (sulcate). Deltidial plates are usually disjunct, rarely meet each other but never conjunct. Pedicle collar is short overhung; dental plates are weak. There are thickenings between margins of hinge-sockets and cardinal process. Descending branches of brachial loop have thin connection with median septum during all life of specimen.

Systematic of the genus is not studied well. There are two species in Russian waters of the Sea of Japan: *Terebratalia coreanica* and *T. tisimana*.

KEY TO SPECIES OF THE GENUS *TEREBRATALIA*

- 1(2). Shells are gray (sometime rose-pink) without any traces of radial design *T. tisimana* (p. 38)
- 2(1). Shells are orange and red with intensive red fan-shaped radial rays *T. coreanica* (p. 38)

***Terebratalia coreanica* (Adams et Reeve, 1850)**
(Pl. I, 12, 13; III, 3, 4)

Terebratula coreanica Adams, Reeve, 1850: 71, pl. 21, fig. 3; Davidson, 1887: 81–83, pl. 13, figs. 3–4.

Terebratalia coreanica Dall, 1920: 345.

Terebratalia coreanica coreanica Konzhukova, 1957: 27–28, pl.2, figs. 8–15.

Description. Shells are up to 46 mm in diameter, round or oval in length direction. Brachial valve is concave along middle line, pedal valve has proper keel-shaped prominence. Deltidial plates are triangular, they meet each other anteriorly but never conjunct. Shell is entirely orange-red or is coloured with white and red radial rays. Concentric lines of growth are marked with intensive red tint.

Distribution. Geographic range of the species is stretched along Pacific coast of Asia from Quingdao (China) to Rynda Bay (Primorye), the species is known also near southern-east coast of Sakhalin and near the Japanese Islands from the Tsugaru Strait to the Korea Strait. A single specimen was found near the coast of Primorye (Rynda Bay) without data on the depth (Konzhukova, 1957).

Ecological data. The species lives at the depths of 13–287 m.

***Terebratalia tisimana* (Nomura et Hatai, 1936)**
(Pl. I, 14, 15, 16; II, 6; III, 5–7)

Diestothyris tisimana Nomura, Hatai, 1936: 131–134, text-figs. 1–10.

Tisimania tisimana Hatai, 1938: 203.

Diestothyris (Tisimania) tisimana Hatai, 1940: 274–275, pl. 4, figs. 1–4, 7, 9.

Terebratalia coreanica occidentis Konzhukova, 1957: 29–31, pl. 3, figs. 1–12, pl.4, figs. 1–4.

Terebratalia coreanica ochotica Konzhukova, 1957: 31–35, pl. 4, figs. 5–8, pl. 5, figs. 1–4.

Terebratalia coreanica beringiana Konzhukova, 1957: 35–36, pl. 5, figs. 5–8.

Terebratalia tisimana Zezina, 1970: 446–449.

Terebratalia (Tisimania) tisimana Zezina, 1997: 66–67, figs. 41, 42.

Description. Shell of gray colour with length up to 42 mm has thick valves, pores are very dense. Anterior commissure is straight (rectimarginate). Deltidial plates do not meet each other and foramen is open anteriorly. Outer surface of shell is smooth with concentric lines of growth at the anterior part. Pedicle collar is wide, striped with longitudinal lines. Dental plates are weakened near the bottom of pedal valve. Cardinal process is narrow, transversal and covered with small numerous furrows. Middle septum does not reach hinge margin and stretches anteriorly up to half of the brachial valve.

Distribution. The species is distributed from the Povorotny Cap (Peter the Great Bay) to the north along the coast of Asia to Shelikhov Bay. It is known well near western and eastern coast of Kamchatka, around Middle and Northern Kuril Islands, near the Commander Islands and off the Unimak (Aleutian Islands).

Ecological data. Vertical range of distribution is 31–467 m. In Primorye near capes on rocks and stones at the depths of 47–117 m the species reaches density of up to 40 sp./m².

REFERENCES

- Adams A., Reeve L.A. 1850. Mollusca // Zoology of the voyage of H.M.S. "Samarang" under the command of Captain Sir Edward Belcher during the years 1843–1846. London. 88 p.
- Allan R.S. 1947. The genotypes of *Cancellothyris* Thomson, 1927 and *Coptothyris* Jackson, 1918 // J. Paleontol. V. 21, N 5. P. 497–498.
- Beklemishev C.W. 1979. Zoology (lectures). Moscow: Moscow State University Press. 188 p. (In Russian).
- Beklemishev W.N. 1964. Principles of Comparative Anatomy of Invertebrates. V. 1. Promorphology. Moscow: Nauka. 432 p. (In Russian).
- Beklemishev W.N. 1969. Principles of Comparative Anatomy of Invertebrates. V. 2. Organology. Edinburg: Oliver and Boyd. The University of Chicago Press. 529 p.
- Cohen B.L., Gowthrop A.B. 1997. Brachiopod genome // Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt H. Brachiopoda (revised) / ed. Kaesler. University of Kansas, Geol. Soc. of America. V. 1. P. 189–212.
- Cohen B.L., Gowthrop A.B., Cavalier-Smith T. 1998a. Molecular phylogeny of brachiopods and phoronids based on nuclear encoded small subunit ribosomal RNA gene sequences // Phyl. Trans. Roy. Soc. London. Ser. B. V. 353. P. 2039–2961.
- Cohen B.L., Stark S., Gowthrop A.B., Burke M.E., Thayer C.W. 1998b. Comparison of articulate brachiopod nuclear and mitochondrial gene trees leads to a clade-based redefinition of protostomes (Protostomozoa) and deuterostomes (Deuterostomozoa) // Proc. Roy. Soc. London. Ser. B. V. 256. P. 475–482.

- Dall W.H.* 1895. Report on Mollusca and Brachiopoda draged in deep water, chiefly near the Hawaiian Islands, with illustrations of hitherto unfigured species from north-west America. Scientific results of exploration by the US Fish Commission Steamer "Albatross" // Proc. U.S. Nat. Museum. V. 17, N 1032. P. 675–733.
- Dall W.H.* 1920. Annotated list of the recent Brachiopoda in the collection of the U.S. National Museum with description of thirty-three new forms // Proc. U.S. National Museum. V. 57, N 2314. P. 261–377.
- Davidson Th.* 1852. Description of a new recent species of Brachiopoda // Proc. Zool. Soc. London. V. 20. P. 75–84.
- Davidson Th.* 1871. On Japanese recent Brachiopoda // Proc. Sci. meet. Zool. Soc. London. P. 302–307.
- Davidson Th.* 1882. Description d'une espece nouvelle de *Terebratulina* du Japon // J. Conchylol. V. 30. P.106–108.
- Davidson Th.* 1886. A monograph of recent Brachiopoda // Trans. Linn. Soc. London. Ser. 2. V. 4, pt 1. P. 1–73.
- Davidson Th.* 1887. A monograph of recent Brachiopoda // Trans. Linn. Soc. London. Ser. 2. V. 4, pt 2. P. 75–182.
- Davidson Th.* 1888. A monograph of recent Brachiopoda // Trans. Linn. Soc. London. Ser. 2. V. 4, pt 3. P. 183–248.
- Gmelin J.F.* 1790. Caroli a Linne, Systema Naturae editio decima tertia aucta, reformata. V. 1. Pars 6. Vermes. Lipsiae. P. 3021–4120.
- Hatai K.* 1938. The tertiary and recent Brachiopoda of the north-east Honsyu, Japan // Saito Ho-on Kai Mus. Res. Bull. N 16. P. 89–246.
- Hatai K.* 1940. The Cenozoic Brachiopoda of Japan // Sci. Reports Tohoku Univ. Ser. 2. V. 20. P. 1–413.
- Hertlein L., Grant U.S.* 1944. The Cenozoic Brachiopoda of western North America // Math. Phys. Sci. Los Angeles: Publ. Univ. California. V. 3. P. 1–216.
- Konzhukova E.D.* 1957. Brachiopods of the Far Eastern Seas of the USSR // Investigations of the Far Eastern Seas of the USSR. Issue 4. P. 5–84. (In Russian).
- Kussakin O.G., Drozdov A.L.* 1994. Filema of the Living Things. Pt 1. St. Petersburg: Nauka. 282 p. (In Russian with English summary).
- Lueter C.* 2000. The origin of the coelom in Brachiopoda and its phylogenetic significance // Zoomorphology. V. 120, N 1. P. 15–28.
- MacKinnon D.I., Long S.L.* 2000. *Terebratula californiana* Kuster, 1844, and reappraiser of west coast north American brachiopod species referred to the genus *Laqueus* Dall, 1870 // Bull. Nat. Hist. Mus. London. (Geol.). V. 56, N 2. P. 85–90.
- Malakhov V.V.* 1976. Some stages of embryonal development of articulate brachiopod *Cnismatocentrum parvum* and the problem of evolution in appearance of coelomic mesoderma // Zool. Zhurnal. V. 55, N 1. P. 66–75. (In Russian with English summary).

- Malakhov V.V.* 1995. The problem of the principal plan of brachiopods construction and their position in Animal System // Recent Condition and Principle Ways in Brachiopod Investigations (Reports to the International School on the Problem, Zvenigorod, 1991). Moscow: Palaeontological Institute, Russian Academy of Sciences. P. 51–82. (In Russian).
- Markovskaya-Avdeeva E.B.* 1976. Phylum Brachiopoda // Animals and Plants of Peter the Great Bay / eds Golikov A.N. et al. Leningrad: Nauka. P. 113–254. (In Russian).
- Middendorff A.T.* 1849. Betrage zu einer Malacozoologia Rossica. Aufzählung und Beschreibung der zur Meeres Fauna Russlands gehorigen Zweischaler // Mem. Acad. Imp. Sci. St.-Petersbourg. Ser. 6. Bd 6, pt 3, N 38. P. 517–519.
- Middendorff A.T.* 1851. Reise in der Aussersten Norden und Osten Sibiriens. Bd 2. Zoologie. Th. 1. St.-Petersbourg: Buchdr. Kaiserlichen Acad. Wiss. 516 S.
- Nielsen C.* 1991. The development of the brachiopod *Crania (Neocrania) anomala* (O.F. Müller) and its phylogenetic significance // Acta Zool. V. 72. P. 7–28.
- Nomura S., Hatai K.* 1936. *Diestothyris tisimana*, a new species of Brachiopoda from the northern Pacific // Venus. V. 6, N 3. P. 131–134.
- Peck L.S., Rhodes M.C., Curry G.B., Ansell A.B.* 1997. Physiology // Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt H. Brachiopoda (revised) / ed. Kaesler. V. 1. P. 213–242.
- Popov A.M.* 1975. Some data on brachiopod ecology at shelf and continental slope of Peter the Great Bay (Sea of Japan) // Shelf Biology: theses of reports to All-Union Conference. Vladivostok: Far East Scientific Centre, Academy of Sciences of the USSR. P. 134–135. (In Russian).
- Ruppert E.E., Fox R.S., Barnes R.D.* 2004. Invertebrate zoology. A functional evolutionary approach. 7-th ed. Australia etc.: Thomson Brooks/Cole. 963 p.
- Starobogatov Ya.I.* 2000a. Principle of the main body components and phylogenetic relations between phylums of coelomatic animals. Pt 1. The main body components, evolution of coelomatic formations and the phylogeny of Deuterostomia // Zool. Zhurnal. V. 79, N 1. P. 5–18. (In Russian with English summary).
- Starobogatov Ya.I.* 2000b. The same. Pt 2. Stages of organization and phylogeny of Protostomia // Zool. Zhurnal. V. 79, N 2. P. 131–140. (In Russian with English summary).
- Thomson J.A.* 1916. On the classification of the Terebratellidae // Geol. Mag. V. 3. P. 496–505.
- Thomson J.A.* 1927. Brachiopod morphology and genera (recent and tertiary) // New Zealand Board of Science and Art, Manual. V. 7. P. 1–338.
- Williams A., Carlson S.J., Brunton C.H.C., Holmer L.E., Popov L.* 1996. A supra-ordinal classification of the Brachiopoda // Phylosoph. Trans. Roy. Soc. London. Ser. B. V. 352. P. 1171–1193.
- Williams A., James M.A., Emig C.C., Mackay S., Rhodes M.C.* 1997. Anatomy, embryology and development // Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt H. Brachiopoda (revised) / ed. Kaesler. V. 1. P. 7–188.

- Zezipina O.N.* 1970. Brachiopods of the region of the Kurile-Kamchatka Trench // Proc. Inst. Oceanol. Acad. Sciences of the USSR. V. 86. P. 432–458. (In Russian with English abstracts).
- Zezipina O.N.* 1976. Ecology and Geographic Distribution of the Recent Brachiopods. Moscow: Nauka. 138 p. (In Russian).
- Zezipina O.N.* 1979. New data on brachiopods of the Far Eastern Seas of the USSR // Biology of the Kurile-Islands Shelves / ed. O.G. Kussakin. Moscow: Nauka. P. 222–233. (In Russian).
- Zezipina O.N.* 1985. Recent Brachiopods and Problems of the Bathyal Zone of the Ocean. Moscow: Nauka. 247 p. (In Russian).
- Zezipina O.N.* 1997. Recent Brachiopods in the Natural Bottom Biofilter of the Russian Seas. Moscow: Palaeontological Institute, Russian Academy of Sciences. 85 p. (In Russian).
- Zezipina O.N.* 2001. Brachiopods // Red Book of Russian Federation. Animals. Moscow: AST-Astrel. P. 47–50. (In Russian).

Таблицы

Plates

Таблица I. Общий вид раковин брахиопод со стороны брахиальной створки, сбоку и спереди (педальной створкой вниз), в натуральную величину.

1, 2, 3 – *Hemithyris psittacea*; 7, 8, 9 – *Terebratulina crossei*; 4, 5, 6 – *Diestothyris frontalis*; 10 – *Coptothyris adamsi*; 11, 17 – *Laqueus vancouveriensis*; 12, 13 – *Terebratalia coreanica*; 14, 15, 16 – *Terebratalia tisimana*. *a* – дельтидальные пластины, *b* – ректимаргинатная линия смыкания створок, *c* – сулькатная линия смыкания створок, *d* – унипликатная линия смыкания створок, *f* – форамен

Plate I. General view of brachiopod shells from the direction of brachial valve, side and front views (pedal valve down), full scale.

1, 2, 3 – *Hemithyris psittacea*; 7, 8, 9 – *Terebratulina crossei*; 4, 5, 6 – *Diestothyris frontalis*; 10 – *Coptothyris adamsi*; 11, 17 – *Laqueus vancouveriensis*; 12, 13 – *Terebratalia coreanica*; 14, 15, 16 – *Terebratalia tisimana*; *a* – deltidial plates; *b* – rectimarginate anterior commissure; *c* – sulcate anterior commissure; *d* – uniplicate anterior commissure; *f* – foramen

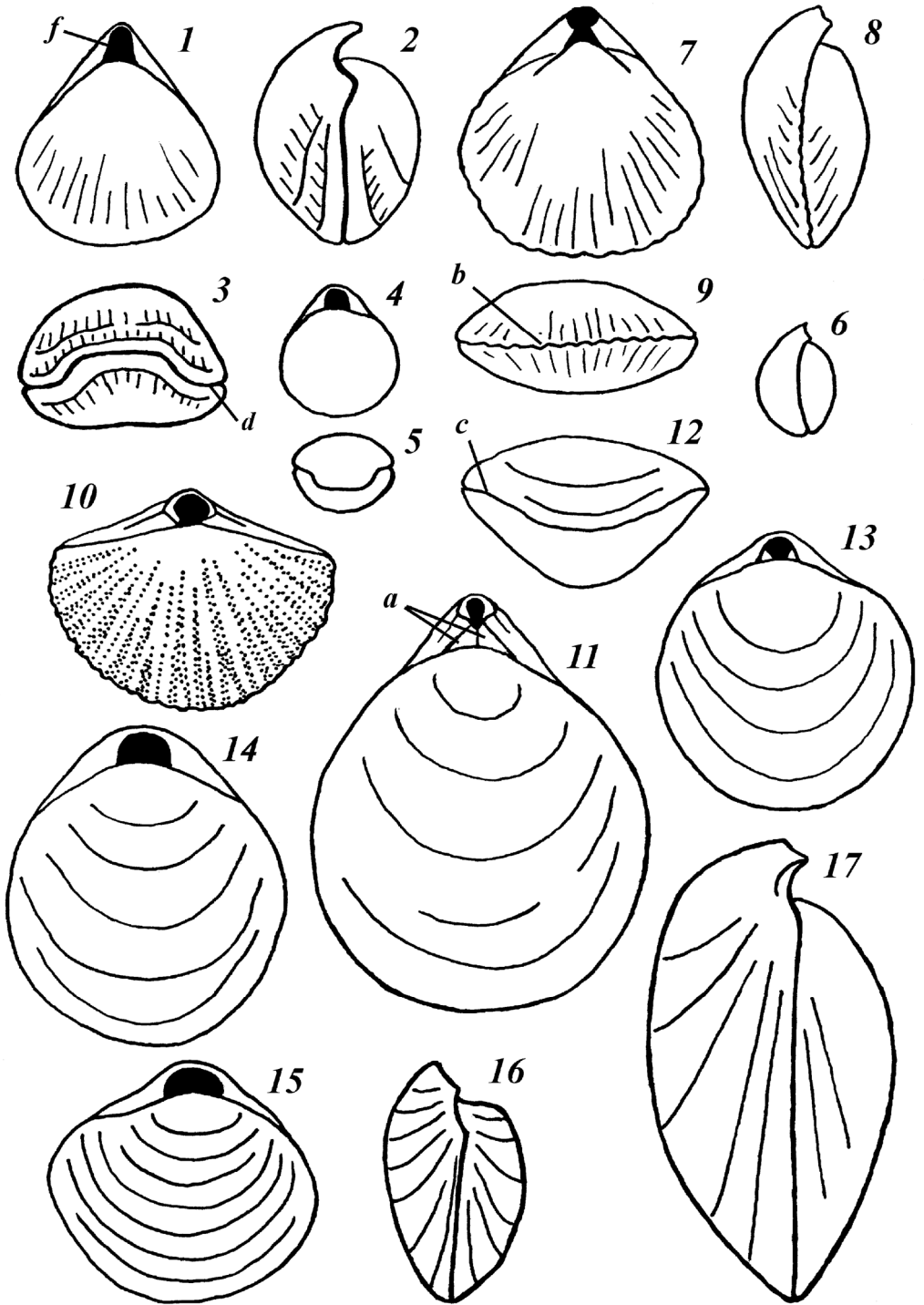


Таблица II. Схемы расположения лофофоров и брахиальные скелеты у взрослых особей брахиопод.

1 – *Hemithyris psittacea*; 2, 3 – *Terebratulina crossei*; 4 – *Diestothyris frontalis*; 5 – *Coptothyris adamsi*; 6 – *Terebratalia tisimana*; 7 – *Laqueus vancouveriensis*; *g* – замочный отросток, *h* – зубные ямки, *k* – круры, *m* – круральные отростки, *n* – поперечная переключина брахиальной петли, *o* – срединная септа брахиальной створки, *p* – нисходящие ветви брахиального скелета, *r* – восходящие ветви брахиального скелета, *s* – наружные замочные пластины, *t* – внутренние замочные пластины, *v* – замочный желобок

Plate II. The schemes of lophophores arrangement and brachial skeletons in adult brachiopods.

1 – *Hemithyris psittacea*; 2, 3 – *Terebratulina crossei*; 4 – *Diestothyris frontalis*; 5 – *Coptothyris adamsi*; 6 – *Terebratalia tisimana*; 7 – *Laqueus vancouveriensis*; *g* – cardinal process; *h* – hinge-sockets; *k* – crura; *m* – crural processes; *n* – transversal band of brachial loop; *o* – middle septum of brachial valve; *p* – descending branches of brachial skeleton; *r* – ascending branches of brachial skeleton; *s* – outer hinge-plates; *t* – inner hinge-plates; *v* – hinge furrow

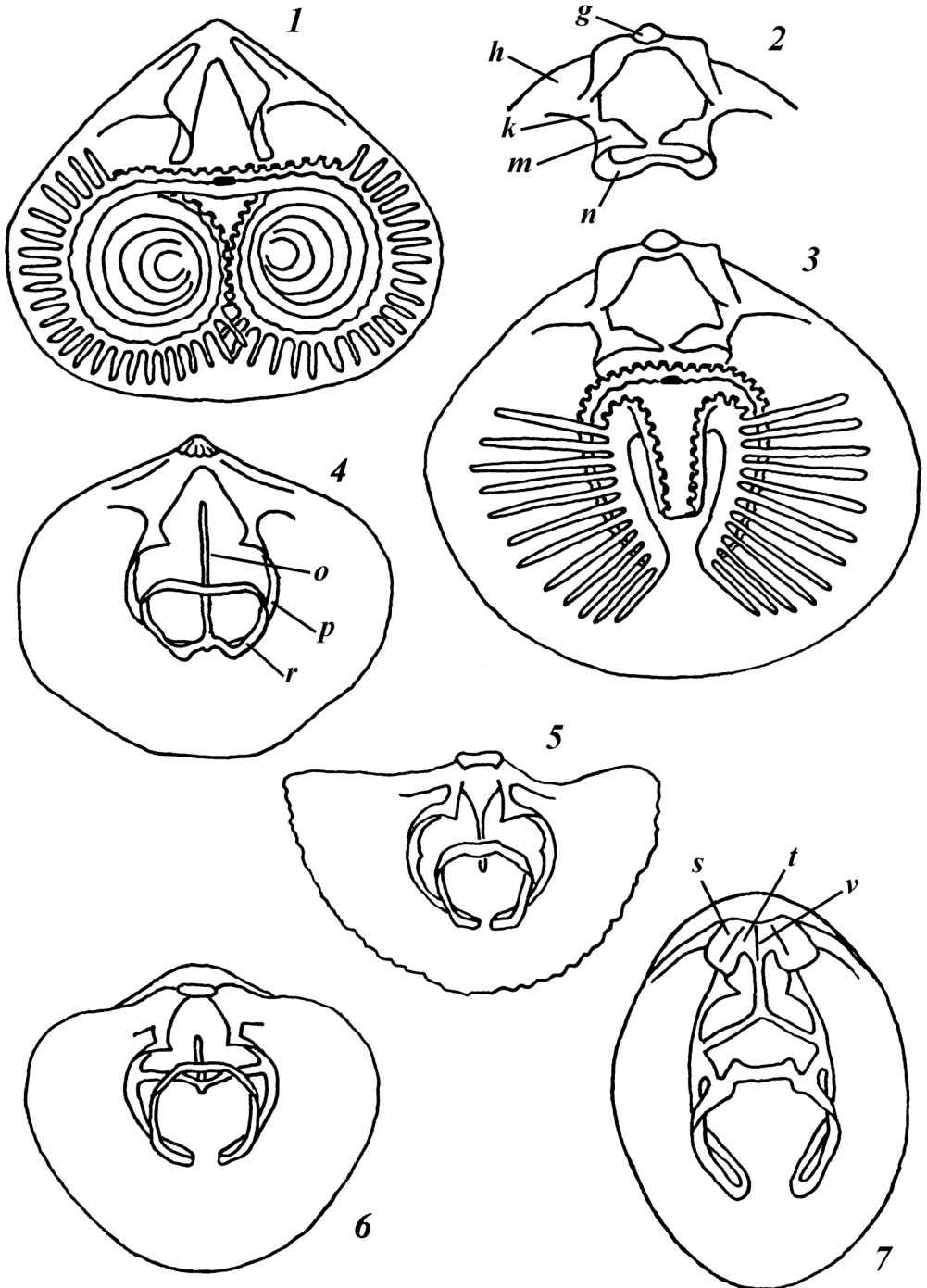
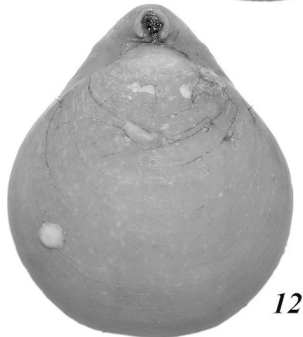
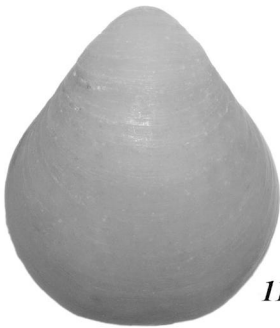
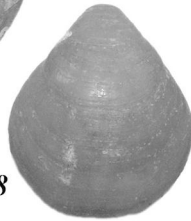
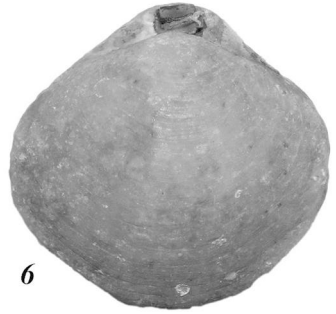
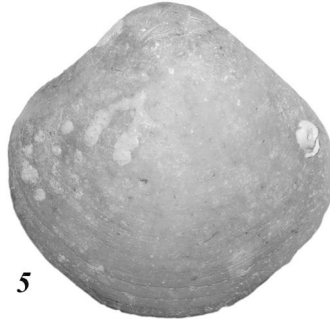
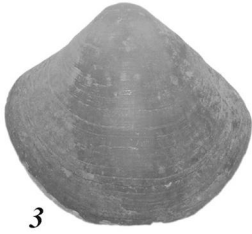
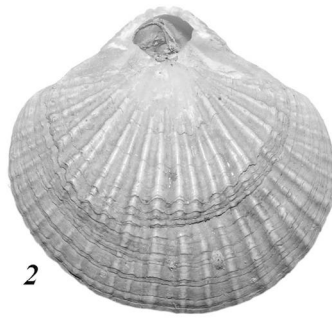
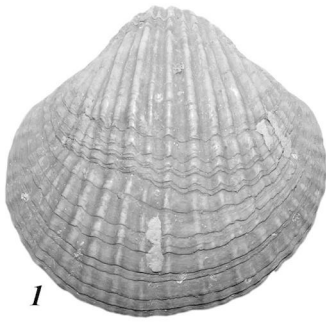


Таблица III. Общий вид раковин (1–6, 8, 9, 11–13) и брахиальный скелет (7, 10) брахиопод из Японского моря.

1, 2 – *Coptothyris adamsi* (зал. Петра Великого; длина 34 мм);
3, 4 – *Terebratalia coreanica* (Южная Корея, зал. Йонгиль; длина 20 мм);
5–7 – *Terebratalia tisimana* (побережье Приморья, мыс Белкина; длина 38 мм);
8, 9 – *Diestothyris frontalis* (побережье Приморья, мыс Низменный; длина 15 мм);
10–13 – *Laqueus vancouveriensis* (10–12 – побережье Приморья, мыс Белкина, длина 51 мм; 13 – зал. Петра Великого, длина 34 мм). Коллекции Института биологии моря ДВО РАН (Владивосток), фотографии А.В. Чернышева

Plate III. General view of the shells (1–6, 8, 9, 11–13) and brachial skeletons (7, 10) in brachiopods from the Sea of Japan.

1, 2 – *Coptothyris adamsi* (Peter the Great Bay, length 34 mm);
3, 4 – *Terebratalia coreanica* (South Korea, Yongil Bay, length 20 mm);
5–7 – *Terebratalia tisimana* (Primorski Krai, Belkin Cape, length 38 mm);
8, 9 – *Diestothyris frontalis* (Primorski Krai, Nizmennyi Cape, 15 mm);
10–13 – *Laqueus vancouveriensis* (10–12 – Primorski Krai, Belkin Cape, 51 mm; 13 – Peter the Great Bay, 34 mm). Collection of the Institute of Marine Biology (Vladivostok), photos by A.V. Chernyshev



ТИП PHORONIDA – ФОРОНИДЫ

Е.Н. Темерева

Общая характеристика

Форониды – это исключительно морские животные, имеющие всеветное распространение. В настоящее время в типе Phoronida насчитывается 12 описанных видов (Emig, 1979; Темерева, Малахов, 1999; Темерева, 2000). Взрослые форониды обладают червеобразным телом (табл. I, 1, 2) и живут в выделяемых ими трубках (табл. II, 1, 2). Стенки трубки образованы затвердевшим хитиновым секретом эпителия (Human, 1958, 1959) и сами по себе прозрачны и эластичны, однако у некоторых видов инкрустированы и укреплены частицами грунта (табл. II, 1, 2). Среди форонид выделяют две экологические группы: сверлящие и песчаные (Emig, 1982, 1985). Первые поселяются в толще раковин моллюсков (*Acmaea*, *Niveotectura*, *Chlamys*, *Crassostrea*, *Crenomytilus*, *Fusitriton*) и камней, вторые – в песке, и их трубки инкрустированы песчинками (табл. I, 2; II). Тело животного полностью погружено в трубку, и в воду выглядывает только головной конец, несущий щупальца лофофора (табл. I, 2; II, 4, 5). Длина тела всегда меньше длины трубки и сильно варьирует как в пределах одного вида, так и между видами и может колебаться от 1,5 см (*Phoronis ovalis*) до 45 см (*Phoronopsis californica*). Окраска тела живых животных может быть молочно-белой, розоватой, зеленоватой или коричневой.

Внешне тело всех форонид подразделено на пять участков: лофофор с щупальцами, головной участок, передний и задний туловищный участки и ампула (Темерева, Малахов, 2001) (табл. I, 1). Головной конец несет лофофор, который выполняет питающую и дыхательную функции. Щупальца лофофора окружают рот, который имеет вид серповидно изогнутой щели и прикрыт эпистомом (надротовой складкой). Головной участок тела короткий и снаружи с анальной стороны тела обозначен двумя буграми метанефридиев (табл. II, 3). Передний туловищный участок – самая длинная часть тела форонид, характеризуется складчатостью покровов и способностью сильно сокращаться, уменьшаясь в длину почти в 2 раза и втягивая в трубку головной конец (табл. II, 3). Задний туловищный участок характеризуется наибольшим (по сравнению с другими участками тела) диаметром и тонкими полупрозрачными покровами, через которые просвечивают кровеносные капилляры и петля кишечника. Терминальный участок тела – ампула – имеет форму небольшого пузырька и характеризуется складчатыми покровами и способностью сильно изменяться в диаметре (табл. I, 1).

У форонид различают оральную и анальную стороны тела. С анальной стороны хорошо заметны анальный бугор, бугры метанефридиев и две «ветви» лофофора (табл. II, 3). Морфологически спинная сторона тела

животного чрезвычайно укорочена и ей соответствует расстояние от рта до ануса. Пищеварительный тракт имеет U-образную форму, рот и анус сближены, последний открывается на анальном бугре и не окружен щупальцами. Таким образом, все червеобразное тело животного представляет собой вырост брюшной стороны.

Морфология форонид чрезвычайно бедна, и по внешнему облику можно определить лишь род. В типе *Phoronida* различают два рода *Phoronis* и *Phoronopsis*. Представители рода *Phoronopsis* характеризуются наличием эпидермальной складки (воротничка), развитой под лофофором вдоль внешнего ряда щупалец и окружающей кольцевое нервное сплетение. Воротничок особенно хорошо заметен под биноклем по бокам и с анальной стороны туловища (табл. II, 3). Виды рода *Phoronis* лишены воротничка.

Для определения видов форонид необходимо изучение гистологических срезов, сделанных через каждый участок тела. Причем для головного участка тела должны быть получены полные серии срезов. Поперечные срезы через основание лофофора позволяют определить тип лофофора и подсчитать число щупалец, которое важно при определении видов. Лофофор всех форонид билатерально симметричен, и его строение является важным определительным признаком. У форонид различают пять типов строения лофофора: овальный, подковообразный, переходный к спиральному (0,5 оборота), спиральный (с 1–4 оборотами) и хеликоидальный (Emig, 1979; Темерева, Малахов, 1999) (табл. III).

У большинства форонид непрерывный ряд щупалец разомкнут с анальной стороны. Здесь располагается зона закладки новых щупалец (аборальная зона роста), и поэтому находятся самые короткие щупальца. Только у одного вида форонид – *Phoronis muelleri* имеется не только аборальная, но и оральная зоны роста (Мамкаев, 1962; Emig, 1979) (табл. I, 3). Последняя расположена с оральной стороны тела. Здесь медиальные щупальца в 2–3 раза короче латеральных (табл. I, 3).

Все элементы нервной системы форонид залегают в толще покровного эпителия. В состав нервной системы входят дорсальное нервное сплетение (располагается между ртом и анусом), кольцевое нервное сплетение (проходит вдоль внешнего ряда щупалец в основании лофофора), гигантские нервные волокна, интраэпидермальный нервный плексус (Silen, 1954a). На поперечных срезах через передний туловищный участок тела у разных видов форонид можно обнаружить два (правое и левое) или одно (левое) нервное волокно (табл. IV). Число и диаметр гигантских нервных волокон имеет систематическое значение. Нервные волокна проходят в толще эпителия напротив латеральных мезентериев. У большинства форонид диаметр нервных волокон не превышает 10 мкм (4–9 мкм), и они могут быть обнаружены только при помощи иммерсионного объектива (табл. IV, 1). Однако у некоторых форонид диаметр нервных волокон весьма значителен – 30–40 мкм (табл. IV, 2).

Мускулатура кожно-мышечного мешка образована слоем кольцевой и продольной мускулатуры. Наиболее мощно продольная мускулатура развита в переднем туловищном участке, где она образует складки, вдающиеся в полость тела (табл. IV, 2). У форонид выделяют четыре типа продольной мускулатуры: перьевидная, кустистая и два типа синцитиальной мускулатуры, которая характерна только для одного вида форонид – *Phoronis pallida* (Silen, 1952) (табл. V).

Число мышечных складок в отдельных камерах целома является одним из главных систематических признаков форонид, который впервые был введен в таксономию этой группы Сели-Лоншампом (Selys-Longchamps, 1907). Подсчет числа лент продольной мускулатуры ведется по следующей схеме:

Оральный мезентерий

Левый латеральный мезентерий —|— Правый латеральный мезентерий

Анальный мезентерий

Определить число лент продольной мускулатуры можно по срезам через передний туловищный участок тела (табл. VI). В туловищном целоме форонид насчитывается пять мезентериев: оральный, анальный, интестинальный (проходит между двумя ветвями U-образного кишечника) и левый и правый латеральные (табл. VI). Первые три мезентерия делят туловищный целом на правую и левую камеры. Дополнительные латеральные мезентерии делят целом на анальную и оральную камеры. У двух видов форонид некоторые из перечисленных мезентериев могут отсутствовать, что является для них определительным признаком. Так, у *Phoronis ovalis* отсутствуют оба латеральных мезентерия, а у *Phoronis muelleri* – левый латеральный мезентерий (Мамкаев, 1962; Emig, 1974, 1979).

Определить левую и правую камеры целома у видов, имеющих только одно (всегда левое) гигантское нервное волокно, очень просто. Подходящий к нервному волокну мезентерий – левый латеральный, тогда ближайшая к этому мезентерию камера, содержащая кровеносный сосуд – левая оральная, а камера без сосуда – левая анальная (табл. VI). Соответственно, еще одна граница левой оральной камеры – оральный мезентерий, а левой анальной – анальный мезентерий. Оставшийся мезентерий – правый латеральный, который делит правую камеру целома на оральную (прилежащую к оральному мезентерию) и анальную (прилежащую к анальному мезентерию).

У видов с двумя нервными волокнами определить камеры целома труднее: начинающему исследователю сначала даже сложно понять, какой из мезентериев, подходящих к нервным волокнам, правый, а какой – левый.

Вообще кровеносная система фороидов замкнутая и состоит из нескольких основных кровеносных сосудов: двух лофофоральных (кольцевых), трех продольных (правый и левый латеральные и медиальный). У всех фороидов, за одним исключением (*Phoronis ovalis*), один из трех продольных сосудов (правый) редуцирован на большем протяжении тела, и на поперечных срезах через середину тела можно увидеть только два кровеносных сосуда: левый и медиальный. Однако в заднем туловищном участке, где расположены гонады, третий продольный сосуд имеется (Темерева, Малахов, 2003). У *Phoronis ovalis* на поперечных срезах через середину тела видны все три продольных сосуда.

Для того чтобы определить камеры целома, необходимо выяснить, какой из присутствующих на срезе двух кровеносных сосудов медиальный, а какой левый латеральный. Первый располагается ближе к интестинальному мезентерию, как правило, имеет узкий просвет и толстые стенки с внутренней выстилкой (табл. IV, 1; VI). Второй расположен дальше от интестинального мезентерия, имеет широкий просвет и тонкие стенки (табл. VI). Медиальный кровеносный сосуд располагается в правой анальной камере целома, которая ограничена анальным и правым латеральным мезентериями. Левый латеральный сосуд проходит в левой оральной камере целома, которая ограничена оральным и левым латеральным мезентериями. Две камеры целома, в которых нет кровеносных сосудов, называются правой оральной и левой анальной. Первая ограничена правым латеральным и оральным мезентериями, вторая – анальным и левым латеральным.

Важное систематическое значение имеет строение метанефридиев фороидов. Это парные органы, расположенные в головном участке тела и имеющие вид изогнутой трубки, один конец которой открывается ресничной воронкой в полость туловищного целома, другой – нефридиопором в окружающую среду (табл. VII). Выделяют четыре типа строения метанефридиев (Emig, 1979, 1985):

- с одной восходящей ветвью и одной воронкой (табл. VII, 1);
- с одной восходящей ветвью и двумя воронками: большой анальной и маленькой оральной (табл. VII, 2);
- с двумя ветвями – восходящей и нисходящей – и одной воронкой (табл. VII, 3);
- с высокими ветвями нефридиев, с нефридиопором, расположенным на внутренней стороне анального бугра, с двумя воронками, из которых оральная много больше анальной и имеет большие лопасти (табл. VII, 4).

Необходимо отметить, что часто у большинства видов фороидов во время нерестового периода целомические воронки метанефридиев разрастаются и образуют многочисленные складки, лопасти и, возможно, дополнительные воронки. Такие прецеденты достоверно известны у *Phoronis psammophila* (Emig, 1985), *Phoronopsis albomaculata* (Emig, 1979).

Для реконструкции метанефридиев необходимо получить полную серию гистологических срезов через головной участок тела.

Среди форонид есть раздельнополые и гермафродитные виды (Emig, 1977). Половые клетки развиваются в заднем туловищном участке в толще вазоперитонеальной ткани и ассоциированы с кровеносными сосудами и капиллярами (табл. VIII). У гермафродитов яйцеклетки развиваются с оральной стороны левого латерального сосуда, спермии – с анальной стороны того же сосуда (табл. VIII, 1). У раздельнополых видов половые клетки, как правило, развиваются и в левой (вокруг левого латерального сосуда), и в правой (вокруг правого латерального сосуда) камерах целома (табл. VIII, 2).

У форонид имеется два типа половых желез: нидементальные железы и лофофоральные органы. Это парные образования, расположенные в лофофоральной вогнутости, вдоль внутреннего ряда щупалец и представляющие собой сильно разросшийся эпителий. Лофофоральные органы развиты у видов-гермафродитов и самцов раздельнополых видов (табл. VIII, 3). Нидементальные железы имеются только у тех видов, для которых известна забота о потомстве – вынашивание яиц (до стадии молодой личинки) в лофофоральной вогнутости. Яйца и эмбрионы склеиваются секретом нидементальных желез в эмбриональные скопления (одно или два), которые хорошо заметны в кроне щупалец (табл. I, 2).

Для всех форонид свойственно наружновнутреннее оплодотворение. Самцы выделяют во внешнюю среду сперматозоиды, которые у большинства видов формируются в сперматофор, где и происходит окончательное созревание мужских половых клеток. Сперматофор попадает (за счет большой плотности поселений) в крону щупалец самки, и сперматозоиды проникают в полость туловищного целома через метанефридии, где и происходит оплодотворение. Нерестятся форониды оплодотворенными яйцами. Дробление у форонид радиальное, результатом дробления является бластула. Бластопор замыкается сзади наперед, оставшееся отверстие становится ртом. Затем происходит формирование личинки.

Большинство видов форонид имеют планктотрофных личинок – актинотрох. Донные лецитотрофные личинки характерны только для одного вида – карликовой сверлящей форониды *Phoronis ovalis* (см. Silen, 1954b). Планктонные личинки форонид первоначально были описаны как самостоятельные организмы под родовым названием «*Actinotrocha*» (см. Müller, 1846). Позднее А.О. Ковалевский (1867) доказал, что актинотрохи являются личинками донных червеобразных животных – форонид, которые ранее были описаны Райтом (Wright, 1856). С тех пор личинок форонид неоднократно обнаруживали в планктоне всех регионов Мирового океана, и число описанных личинок быстро превзошло число описанных взрослых форм. Так, на 12 описанных взрослых форонид известно 20 видов личинок (см., например, Emig, 1982). В планктоне Японского моря отмечены личинки только двух видов форонид: *Phoronis ijimai*

(*Actinotrocha vancouverensis*) и *Phoronopsis harmeri* (*A. harmeri*). Кроме личинок этих двух видов нами в планктоне зал. Восток были обнаружены и приведены в настоящей работе как *Actinotrocha* sp. ранее неизвестные личинки, возможно, относящиеся к виду *Phoronis hippocrepi*. Личинки *Phoronis muelleri* (*A. branchiata*), *Ph. psammophila* (*A. sabatieri*) и *Ph. hippocrepi* (*A. hippocrepi*) в Японском море не отмечены. У *Ph. svetlanae* личинка не описана.

Актинотрохи всех форонид устроены по общему плану. Их тело состоит из эписферы (преоральная лопасть), нависающей над ртом, гипосферы с валиком щупалец и конечным телотрохом (табл. IX, 1). Круг щупалец разомкнут на дорсальной стороне тела, где соединяются эпи- и гипосфера. Здесь располагаются самые короткие щупальца и находится зона закладки новых щупалец.

У всех актинотрох имеется несколько ресничных шнуров, образованных длинными густо расположенными ресничками: преоральный (прототрох), идущий по краю головной лопасти, посторальный (метатрох), идущий вдоль щупальцевого валика по брюшной и боковым сторонам тела позади рта, и конечный телотрох (табл. IX, 1). Последний практически не выражен у молодых личинок. Апикально на преоральной лопасти расположены хорошо заметные длинные реснички теменного султанчика, который маркирует аборальный орган (заметное утолщение эктодермы) (табл. IX, 1). Под аборальным органом располагается протоцель, границы которого хорошо видны у молодых актинотрох и личинок, лишенных пигментации (табл. IX). Форма протоцеля у личинок является определяющим признаком рода. Так, у личинок, принадлежащих роду *Phoronopsis*, протоцель имеет вид цилиндра (табл. IX). Целомический цилиндр в оптическом срезе представляет собой две септы, которые образованы мезодермальными клетками и ограничивают полость первого целома узкой областью под апикальной пластинкой (табл. IX). У личинок рода *Phoronis* протоцель имеет только заднюю стенку, а спереди остается открытым (табл. X; XI). Все пространство от задней стенки протоцеля до края преоральной лопасти заполнено тяжами мезенхимных клеток (табл. X, 2; XI).

Достоверно определить видовую принадлежность возможно только для взрослых личинок, готовых к метаморфозу. Размеры личинок форонид могут быть очень значительны – до 2,5 мм, но есть виды форонид с маленькими личинками, длина которых не превышает 0,5–0,8 мм. Большое значение для определения личинок форонид имеют пигментация, число щупалец, число скоплений клеток крови (эритроцитов).

На ранних этапах развития личинки имеют прозрачные покровы, что позволяет рассмотреть отделы пищеварительного тракта (вестибулум, пищевод, желудок, задняя кишка), протонефридии, целомическую выстилку (табл. X, 1). У более поздних личинок вентральная сторона верхней части желудка (сразу под пищеводом) образует дивертикул – пече-

ночный вырост, стенки которого образованы утолщенным железистым, часто пигментированным, эпителием (табл. IX; X; XI). Печеночный вырост может быть непарным (табл. IX, 2, 4) или парным (табл. XI). У личинок некоторых видов на более поздних этапах развития, как правило, на стадии 8 щупалец, появляется пигментация покровов. Локализация пигмента и его цвет видоспецифичны. Пигмент может залегать в эктодерме орального поля, по краю преоральной лопасти, на концах щупалец, в основании круга щупалец (табл. X, XII, XIII). Иногда скопления пигмента образуют хорошо выраженные темные пигментные пятна – «глазки» – по краю преоральной лопасти (табл. X, 3, 4).

Число щупалец у личинок увеличивается с возрастом. Тем не менее для каждого вида существует вполне определенное максимальное число щупалец, которое достигается к предметаморфозному периоду. Максимальное число щупалец – 42 – известно у *A. branchiata* (личинка *Phoronis muelleri*), минимальное – 10 – у *A. hippocrepi* и *A. pallida*. У некоторых личинок (*A. sabatieri* и *A. branchiata*) перед метаморфозом появляются зачатки дефинитивных щупалец, которые имеют вид небольших бугорков и залегают под личиночными щупальцами у их основания.

Скопления эритроцитов появляются у зрелых личинок и представляют собой крупные шарообразные образования розового или ярко-красного (перед метаморфозом) цвета, просвечивающие сквозь покровы живых личинок. Максимальное их число описано у *A. harmeri* – 4: одна пара занимает дорсолатеральное положение, рядом с молодыми щупальцами, другая располагается вентролатерально с обеих сторон печеночного выроста. Число скоплений эритроцитов может быть нечетным – 3 (*A. sabatieri*): по 1 с каждой стороны печеночного выроста и 1 посередине вентральной стороны. Два вентральных скопления описано у *A. branchiata* (Selys-Longchamps, 1907) и у *A. hippocrepi* (Emig, 1982). Одно вентральное скопление кровяных клеток в передней части желудка отмечено у *A. pallida*.

У личинок некоторых видов (*Phoronis muelleri*, *Phoronopsis harmeri*) перед метаморфозом появляется так называемый фронтальный орган. У живых личинок фронтальный орган выглядит как заметное утолщение эктодермы преоральной лопасти в области ее медиальной линии (табл. IX, 4; XI, 2). Фронтальный орган представляет собой утолщение медиального нерва преоральной лопасти и играет роль хеморецептора во время метаморфоза (Emig, 1982).

Полная синонимия видов форонид приведена в работах французского зоолога Кристиана Эмига (Emig, 1974, 1979).

Тип включает один класс Phoronida с единственным отрядом Phoronidea и семейством Phoronidae. В Японском море, а также прилегающих акваториях Охотского моря (зал. Анива) обитает 8 видов форонид, 6 из которых относится к роду *Phoronis* (*Ph. ovalis*, *Ph. psammophila*, *Ph. muelleri*, *Ph. ijimai*, *Ph. svetlanae*, *Ph. hippocrepi*) и 2 – к роду *Phoronopsis* (*Ph. harmeri* и *Ph. albomaculata*).

Систематическая часть

Семейство **Phoronidae** Temereva fam. n.

Типовой род: *Phoronis* Wright, 1856.

Описание. См. характеристику типа.

Замечания. Как это ни парадоксально, но до сих пор для форонид не было установлено соответствующее семейство. В настоящей работе устраняется этот пробел.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ

- 1(2). Воротничок отсутствует *Phoronis* (с. 57)
2(1). Воротничок имеется *Phoronopsis* (с. 64)

Род ***Phoronis*** Wright, 1856

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

Воротничок отсутствует. Лофофор овальный, подковообразный, переходный к спиральному, спиральный. Метанефридий с одной или двумя воронками, канал нефридия образуют либо нисходящая и восходящая ветви, либо только восходящая. Мускулатура перьевидного, кустистого или особого «паллидного» типа. Максимальное число лент продольной мускулатуры 80 (чаще 30–50). У большинства видов имеются два гигантских нервных волокна. Преимущественно гермафродиты, род включает один раздельнополый вид. Главным образом сверлящие, есть виды, обитающие на мягких грунтах.

К роду *Phoronis* относится 8 видов.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА **PHORONIS**

- 1(2). Лофофор овальный *Ph. ovalis* (с. 58)
2(1). Лофофор подковообразный или спиральный.
3(4). Лофофор подковообразный. Имеется преоральная зона роста щупалец: медиальные преоральные щупальца значительно короче латеральных *Ph. muelleri* (с. 59)
4(3). Преоральная зона роста отсутствует, медиальные и латеральные щупальца имеют одинаковую длину.
5(6). Метанефридий имеет и нисходящую, и восходящую ветви
..... *Ph. psammophila* (с. 60)
6(5). Метанефридий только с восходящей ветвью.
7(8). Имеется только одна воронка метанефридия
..... *Ph. svetlanae* (с. 61)

8(7). Метанефридий с двумя воронками: анальная большая и оральная маленькая.

9(10). Колено метанефридия сильно изогнуто так, что образует две горизонтальные, расположенные одна над другой камеры. Мышечная формула имеет следующий вид:

$$\begin{array}{c|c} 19-20 & 17-20 \\ \hline 6-7 & 5-6 \end{array}$$

..... *Ph. hippocrepi* (с. 62)

10(9). Колено метанефридия изогнуто не сильно и не образует горизонтальных камер. Мышечная формула имеет следующий вид:

$$\begin{array}{c|c} 13-16 & 18-20 \\ \hline 5-8 & 5-7 \end{array}$$

..... *Ph. ijimai* (с. 63)

Phoronis ovalis Wright, 1856
(Табл. III, 1; V, 4; VII, 1; XIV)

Wright, 1856: 165–166; Harmer, 1917: 118–142; Meek, 1917: 34–37; Silen, 1952: 97–99; Emig, 1979: 28–31; Темерева и др., 2000: 571–573; Bailey-Brock, Emig, 2000: 120–122; Emig, 2004.

Описание. Мы приводим описание форонид, обнаруженных в зал. Анива, в скобках даны показатели тех же признаков по описанию Эмига (Emig, 1979). Длина тела составляет 5 (4–15) мм, диаметр 0,1 (0,15–0,35) мм. Цвет животного в фиксированном состоянии коричневатый (в живом состоянии прозрачный или желтоватый, часто по телу и щупальцам разбросаны белые пятнышки). Лофофор овальный, число щупалец составляет 30 (11–28), их длина 0,7 (0,3–1,2) мм. Гигантские нервные волокна отсутствуют, однако иногда присутствуют и левое, и правое нервные волокна диаметром 2–5 мкм. Туловищный целом характеризуется отсутствием латеральных мезентериев. Продольная мускулатура кустистого типа, мышечная формула имеет следующий вид:

$$11 (7-21) \quad | \quad 9 (7-19)$$

Метанефридий I типа. Каждый метанефридий имеет единственную целомическую воронку и только восходящую ветвь.

Гермафродит или, возможно, раздельнополый. Лофофоральные органы отсутствуют.

Настоящей актинотрохи нет, имеется лецитотрофная ползающая личинка.

Распространение. Космополит. В Тихом океане известен у берегов Новой Зеландии, Канады (о-в Ванкувер), Курильских островов (44°00′ с. ш., 146°25′ в. д.), в Охотском море (зал. Анива). В Атлантическом океане обитает у берегов США (п-ов Флорида), в Ирландском и Северном морях (побережье Великобритании, Норвегии, Германии), в Средиземном море (Лионский залив). Недавно обнаружен в арктическом бассейне – в Онежском заливе Белого моря (Темерева и др., 2000), а также в Кандалакшском заливе (неопубликованные данные). В Японском море пока не найден, но достоверно обитает в лагуне Буссе (зал. Анива).

Сведения по биологии. Сверлящий вид, поселяется в раковинах различных моллюсков, балянусов. В зал. Анива поселяется в створках раковины *Crassostrea gigas* на глубине 2–15 м. *Ph. ovalis* – единственный среди форонид вид, для которого известно бесполое размножение. Яйца самые крупные среди всех форонид, достигают в диаметре 130 мкм. Число яиц не превосходит 40. У *Ph. ovalis* нерест происходит одномоментно. Оплодотворенные яйцеклетки поступают в трубку взрослого животного, откуда спустя 4–5 дней на стадии гастрюлы попадают в воду и падают на субстрат (обычно, это та же раковина, где живет и взрослая особь). Затем в течение последующих 7 дней формируется ползающая личинка. Метаморфоз и формирование взрослой особи происходит через 12–13 дней после нереста.

Phoronis muelleri Selys-Longchamps, 1903

(Табл. I, 3; III, 2; V, 3; VII, 3)

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

Описание. Длина тела составляет 50–160 мм, диаметр 0,5–1 мм. Цвет живых животных желтоватый, красноватый или розовый. Лофофор подковообразный, имеется преоральная зона закладки щупалец: медиальные щупальца оральной стороны тела в 2–3 раза короче латеральных. Число щупалец колеблется от 40 до 100, их длина составляет 1–2 мм. Имеется только левое гигантское нервное волокно диаметром 7–40 мкм. Туловищный целом характеризуется отсутствием левого латерального мезентерия. Продольная мускулатура перьевидного типа, мышечная формула имеет следующий вид:

$$\begin{array}{c|c} \underline{5-13} & \underline{8-11} \\ \hline 3-5 & 3-5 \end{array}$$

Метанефридии III типа. Каждый метанефридий имеет одну целомическую воронку, короткую нисходящую и длинную восходящую ветви.

Раздельнополый вид, у самцов имеются большие и железистые лофофоральные органы. Эти органы обнаруживаются только у некоторых экземпляров в конце лета – начале осени.

Есть планктотрофная личинка *Actinotrocha branchiata*.

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

Сведения по биологии. Обитает на песчаных, илистых, илисто-песчаных грунтах, на глубинах 1–390 м. В Японском море обнаружен в Татарском проливе: встречается на глубинах 16,5–140 м с максимальной плотностью поселения на глубинах 50–100 м. Часто образует сообщества с другим видом форонид *Phoronis psammophila*.

Phoronis psammophila Cori, 1889

(Табл. III, 2; V, 3; VII, 3)

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

Phoronis sabatieri Roule, 1889: 195–196.

Phoronis architecta Andrews, 1890: 445–449.

Описание. Длина тела 80–190 мм, диаметр 0,5–2 мм. Цвет живых особей розовый, на лофофоре заметны белые пятна. Лофофор подковообразный, число щупалец 60–130, их длина составляет 1,5–2,5 мм. Имеется только одно, левое, гигантское нервное волокно диаметром 7–27 мкм. Продольная мускулатура перьевидного типа. Мышечная формула имеет следующий вид:

$$\begin{array}{c|c} 7-19 & 7-17 \\ \hline 4-11 & 4-11 \end{array}$$

Метанефридии III типа. Каждый метанефридий имеет две ветви: нисходящую и восходящую. Первая открывается единственной маленькой воронкой в полость тела, вторая – нефридиопором, расположенным на анальной папилле, ниже ануса. Во время репродуктивного периода эпителий воронки метанефридия сильно разрастается, образуя лопасти.

Раздельнополый вид. Имеются большие железистые лофофоральные органы и нидементальные железы. Яйца вынашивает, в кроне щупалец имеется единственное непарное эмбриональное скопление.

Есть планктотрофная личинка *Actinotrocha sabatieri*.

Распространение. Тропическо-низкобореальный вид. В Тихом океане обнаружен у берегов США (Калифорния), Канады (о-в Ванкувер) и Панамы, у побережья Австралии, Новой Зеландии, у Соломоновых и Гавайских островов, в Желтом, Японском (зал. Петра Великого) и Охотском (зал. Мордвинова) морях. В Атлантическом океане отмечен у побережья Уругвая, США (п-ов Флорида – Мексиканский залив), у Бермудских, Багамских, Азорских островов, островов Зеленого Мыса. Известен из Средиземного моря, по всему побережью Португалии и Испании, в прол. Ла-Манш, в Северном море (побережье Дании), с западного побережья Исландии. В Индийском океане известен из Красного моря, с побережья Коморских островов и о-ва Мадагаскар, в Бенгальском заливе.

Сведения по биологии. Обитает на мелкозернистых, иногда заиленных песках на глубинах от 1 до 35 м, обычно 5–10 м. В зал. Посьета (зал. Петра Великого) обнаружен у мыса Шелихова на глубине 12 м на крупнозернистом песке. В зал. Мордвинова обнаружен на илистом песке на глубинах 19–20 м. Этот вид может образовывать чрезвычайно плотные поселения – до 18000 экз./м².

Phoronis svetlanae Temereva et Malakhov, 1999
(Табл. III, 3; V, 4; VII, 1; XV)

Темерева, Малахов, 1999: 627–629; Emig, 2004.

Описание. Длина тела со щупальцами 12,3 мм, диаметр 0,5–1,1 мм. Цвет живых особей светло-желтый. Лофофор подковообразный либо переходный к спиральному с 0,5 оборотов, число щупалец 80–120, их длина 0,7 мм. Гигантских нервных волокон – два: левое диаметром 9–10 мкм, правое – тонкое, исчезающее на некоторых срезах, диаметром 4–5 мкм. Продольные мышцы имеют кустистую форму. Мышечная формула имеет следующий вид:

$$\begin{array}{c|c} 19-23 & 25-28 \\ \hline 7-8 & 5-9 \end{array}$$

Метанефридии I типа, имеется только восходящая ветвь и единственная воронка, открывающаяся в анальную камеру. Нефропор открывается на анальном бугре, рядом или чуть выше ануса.

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

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

Сведения по биологии. Вид обитает в твердом субстрате, в камнях, на глубине 2–3 м, в прибойной зоне.

Phoronis hippocrepia Wright, 1856
(Табл. II, 4, 5; III, 2–3; V, 4; VII, 2)

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

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

Phoronis caespitosa Cori, 1889: 21–43.

Phoronis kowalevskii Benham, 1889: 143.

Phoronis capensis Gilchrist, 1907: 153–158.

Описание. Мы приводим описание форонид, обнаруженных в зал. Анива, в скобках даны показатели тех же признаков по описанию Эмига (Emig, 1979). Особи имеют длину тела 30–40 (100) мм и диаметр 1,3 (0,3–1,5) мм. Лофофор подковообразный или переходный к спиральному, число шупалец 150 (50–150), их длина 6 (2–3) мм. Гигантских нервных волокна два: левое диаметром 9 (4–10) мкм, правое – 11 (1–7) мкм.

Придольная мускулатура кустистого типа, мышечная формула имеет следующий вид:

$$\frac{19-20 (7-15)}{6-7 (3-7)} \quad \Bigg| \quad \frac{17-20 (7-16)}{5-6 (3-10)}$$

Метанефридий II типа с одной восходящей ветвью, которая сильно изогнута так, что образует две горизонтальные камеры, расположенные друг над другом. Имеется две целомические воронки: большая анальная, маленькая оральная.

Гермафродитный вид. Имеются маленькие лофофоральные органы и нидементальные железы. Яйца вынашивает в парных эмбриональных скоплениях.

Есть планктотрофная личинка *Actinotrocha hippocrepia*.

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

Сведения по биологии. *Ph. hippocreperia* – единственный вид форонид, для которого известны формы, как обитающие в песке, так и сверлящие. В лагуне Буссе зал. Анива обнаружены обе экологические формы этого вида. Песчаные формы живут на песчаных и илисто-песчаных грунтах в инкрустированных песком трубках длиной 40–80 мм. Сверлящие формы обнаружены в толще раковин устриц *Crassostrea gigas*. Вид обитает на глубинах 1–48 м. В зал. Анива обнаружен на глубинах 2–4 м. Для этого вида отмечается чрезвычайно высокая плотность поселений – до 20 тыс. экз./м² (Emig, 1982).

***Phoronis ijimai* Oka, 1897**

(Табл. I, 2; III, 2–3; IV, 1; V, 4; VII, 2; VIII, 1)

Phoronis ijimai Oka, 1897: 147–148; Emig, 1979: 46; 2004; Эмиг, Голиков, 1990: 26–29; Малахов, Темерева, 1999: 574–576; 2000: 392–396.

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

Описание. Приведены данные для особей из зал. Восток, в скобках даны показания тех же признаков по описанию Эмига (Emig, 1979). Тело достигает в длину 50–70 (120) мм, его диаметр 1 (0,5–2) мм. Цвет живых особей полупрозрачно-белый, желтоватый. Лофофор подковообразный либо переходный к спиральному с 1 оборотом. Число щупалец 90–100 (70–230), их длина 3 (2–5) мм. Гигантских нервных волокон – два: левое диаметром 9 (3–10) мкм, правое диаметром 7 (2–8) мкм. Продольная мускулатура кустистого типа, мышечная формула имеет следующий вид:

$$\frac{13-16 (10-32)}{5-8 (2-14)} \quad \Bigg| \quad \frac{18-20 (13-31)}{5-7 (3-13)}$$

Метанефридий II типа, имеется только восходящая ветвь и две целомические воронки: большая анальная, маленькая оральная.

Гермафродитный вид, имеются маленькие лофофоральные органы и нидементальные железы. Яйца вынашивает в парных эмбриональных скоплениях.

Известна планктотрофная личинка *Actinotrocha vancouverensis*.

Распространение. Субтропическо-бореальный вид. Известен только из Тихого океана. Обитает в прибрежных водах Канады (о-в Ванкувер), США (Калифорния), Японии (острова Хоккайдо и Сикоку), в Тайваньском проливе. Обнаружен у берегов Камчатки, Курильских и Командорских (о-в Медный) островов, в Охотском море (зал. Анива и Тауйская губа). В Японском море обнаружен в зал. Петра Великого (зал. Восток) и у побережья о-ва Монерон.

Сведения по биологии. В Японском море обитает в раковинах брюхоногого моллюска *Niveotectura pallida*, в створках *Crenomytilus grayanus*, в толще *Lithothamnium*, на глубине 0,5–10 м. Распределение по глубинам и грунтам связано с распределением моллюска-«хозяина». Обнаружен в губе Тауйская (бухта Нагаева) на средней каменистой литорали в литоральных лужах, в раковинах *Littorina squalida* (+ *Pagurus middendorffii*). Животные были собраны в июле, в кроне их щупалец были обнаружены скопления эмбрионов с молодыми личинками. Это первый вид форонид, обнаруженный на литорали.

Род *Phoronopsis* Gilchrist, 1907

Типовой вид: *Phoronopsis harmeri*.

В основании лофофора имеется эпителиальная складка – воротничок, расположенная наклонно или перпендикулярно по отношению к оси тела. Лофофор спиральный, не менее 1 оборота, редко подковообразный. Число щупалец у взрослых особей более 100 (обычно несколько сотен). Нефридий с одной или двумя воронками, канал нефридия образуют восходящая и нисходящая ветви, нефропор расположен ниже ануса на анальной папилле. Число лент перьевидной продольной мускулатуры более 59 (преимущественно – больше 100). Имеется единственное – левое гигантское нервное волокно. Раздельнополы. Строят кожистые инкрустированные трубки, обитают на мягких грунтах.

К роду *Phoronopsis* относится 4 вида: *Ph. harmeri*, *Ph. californica*, *Ph. albomaculata*, *Ph. malakhovi*. В Японском море обнаружено два вида: *Ph. harmeri* и *Ph. albomaculata*.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА PHORONOPSIS

1(2). Мышечная формула особей из зал. Петра Великого имеет следующий вид:

$$\frac{16-27}{9-15} \mid \frac{16-27}{6-14}$$

..... *Ph. albomaculata* (с. 65)

2(1). Мышечная формула иная:

$$\frac{27-38}{17-22} \mid \frac{29-40}{13-20}$$

..... *Ph. harmeri* (с. 66)

Phoronopsis albomaculata Gilchrist, 1907

(Табл. III, 2; V, 3; VII, 3)

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

Описание. Длина тела до 150 мм, диаметр 0,5–2 мм. Цвет тела живого животного розоватый, покровы лофофора прозрачные, часто на щупальцах видны пигментные пятна. Лофофор подковообразный, иногда может образовывать 1 оборот. Число щупалец 70–160, их длина 2–3 мм. Имеется только левое гигантское нервное волокно, его диаметр составляет 15–35 мкм. Мускулатура перьевидного типа. Мышечная формула у особей из зал. Петра Великого имеет следующий вид:

$$\frac{16-27}{9-15} \quad | \quad \frac{16-27}{6-14}$$

Необходимо отметить, что мышечная формула у особей этого вида из других акваторий Мирового океана (Атлантическое побережье Африки 20° с.ш., Красное море) другая и выглядит следующим образом:

$$\frac{14-33}{7-20} \quad | \quad \frac{22-21}{6-20}$$

Метанефридии III типа: имеются восходящая и нисходящая ветви колена, последняя открывается в туловищный целом единственной воронкой. Перед нерестом целомический эпителий воронки способен разрастаться и образовывать дополнительные складки.

Раздельнополый вид. У самцов имеются большие железистые лофофоральные органы, самки, предположительно, вынашивают яйца в кроне щупалец.

Личинка не известна.

Распространение. Тропическо-низкобореальный вид. В Тихом океане известен в Панамском заливе, у побережья Новой Зеландии и Австралии (Басов пролив, зал. Моретон), о-ва Новая Каледония, в Желтом и Японском (зал. Петра Великого) морях. В Атлантическом океане обнаружен у побережья Африки (м. Доброй Надежды, Гвинейский залив, Гибралтарский пролив [Алжир]). В Индийском океане отмечен в Красном море и у западного побережья о-ва Мадагаскар.

Сведения по биологии. Обитает на гравиевых, песчаных, илисто-песчаных и илистых грунтах. Основным предпочтением при выборе субстрата является наличие ила: его доля должна составлять от 40 до 80 %.

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

Phoronopsis harmeri Pixell, 1912

(Табл. II, 1–3; III, 4; IV, 2; V, 3; VII, 3, 4; VIII, 2, 3)

Phoronopsis harmeri Pixell, 1912: 271–283, figs. 6–16; Мамкаев, 1962: 228–233, рис. 9–15; Emig, 1979: 49; 2004; Emig et al., 1977: 468–470; Эмиг, Голиков, 1990: 23–28; Emig et al., 1999: 132–133; Emig et al., 2000: 80, 81; Brito et al., 2002: 157–158.

Phoronis pacifica Torrey, 1901: 283–288, figs. 1–5.

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

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

Описание. Мы приводим описания животных, обнаруженных нами в зал. Восток Японского моря, в скобках даны показатели тех же признаков по описанию Эмига (Emig, 1979).

Животные обитают в трубках, инкрустированных песком. Длина трубки составляет 160–200 мм, диаметр 2–3 мм. Длина живых особей составляет 60–100 (220) мм, диаметр 1–2 (0,6–4) мм. Цвет живых особей, розово-желтый (от зеленого до желтого, щупальца иногда пигментированы). В устье р. Туманган обнаружены форониды этого вида кирпично-красного цвета. Лофофор спиральный, каждая половина содержит 0,5 (1–2) оборота, число щупалец 90–140 (100–400), их длина составляет 3–6 (1–5) мм. Только левое гигантское нервное волокно, диаметром 45 (20–60) мкм. Мускулатура перьевидная, мышечная формула имеет следующий вид:

$$\frac{27-38 (20-49) \quad | \quad 29-40 (23-55)}{17-22 (12-28) \quad | \quad 13-20 (11-26)}$$

Метанефридий III (у самцов) и IV (у самок) типа. Каждый метанефридий имеет восходящую и нисходящую ветви. Первая открывается нефропором с внутренней стороны анального бугра, вторая – воронкой в полость тела. В строении воронки обнаружен половой диморфизм: у самцов одна широкая воронка, у самок воронка разделена на два отверстия – широкое оральное и узкое анальное.

Раздельнополый вид. У самцов имеются большие лофофоральные органы.

Есть планктотрофная личинка *Actinotrocha harmeri*.

Распространение. Космополит. В Тихом океане обитает у Северной Америки (от о-ва Ванкувер до Калифорнии), у берегов Панамы, Австралии (Сидней, зал. Моретон), у островов Кука, Соломоновых островов, в

Охотском море (заливы Анива и Мордвинова). В Японском море обнаружен в зал. Петра Великого (зал. Восток, зал. Посъета, приустьевая зона р. Туманган), у берегов о-ва Сахалин (в Татарском проливе: 46°с.ш. – 50°с.ш.). В Атлантическом океане отмечен у Азорских и Канарских островов, у южной оконечности Испании.

Сведения по биологии. В Тихом океане живет в основном на песчанисто-илистых грунтах от 0,5 м до 89 м. В Японском море обитает на песчаных, мелкозернистых песках с гравием, илистых, илисто-песчаных грунтах от 0,5 до 23–89 м (Мамкаев, 1962). По данным Тарасова, в зал. Восток Японского моря биомасса этого вида достигает 100 г/м² (Тарасов, 1978). В зал. Посъета (бух. Экспедиции) обнаружен на глубине 5 м на илисто-песчаном грунте в биоценозе *Anadara broughtoni* + *Luidia quinaria*. Здесь плотность поселения достигает 70 экз./м² (Эмиг, 1984).

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ЛИЧИНОК ФОРОНИД

- 1(2). Поздние личинки имеют темную пигментацию всего тела, в которой преобладает черный или темно-коричневый цвет. По краю преоральной лопасти расположены две пары черных пигментных пятен
..... *Actinotrocha vancouverensis* (личинка *Ph. ijimai*) (с. 68)
- 2(1). Пигментация поздних личинок не выражена либо имеется только в некоторых участках тела (на концах щупалец, вокруг аборального органа, в эпителии печеночного выроста).
- 3(6). Личинки непрозрачные.
- 4(5). Имеется два скопления эритроцитов, печеночный вырост не пигментирован, максимальное число щупалец 10, длина тела поздней личинки – 650–700 мкм
..... *Actinotrocha hippocrepia* (личинка *Ph. hippocrepia*) (с. 69)
- 5(4). Имеется три скопления эритроцитов, печеночный вырост окрашен в серый или темно-серый цвет, максимальное число щупалец 8, длина тела поздней личинки 800 мкм *Actinotrocha* sp. (с. 69)
- 6(3). Личинки прозрачные.
- 7(8). Протоцель имеет форму цилиндра (две стенки под аборальным органом). Поздние личинки имеют две пары скоплений эритроцитов ярко-красного цвета. Максимальное число щупалец 24. Длина тела поздней личинки 1500 мкм
..... *Actinotrocha harmeri* (личинка *Ph. harmeri*) (с. 72)
- 8(7). Форма протоцели иная (имеется только одна стенка позади аборального органа).
- 9(10). Максимальное число щупалец 38, пигментация отсутствует, печеночный вырост парный, фронтальный орган имеется, размеры поздних личинок до 2500 мкм
..... *Actinotrocha branchiata* (личинка *Ph. muelleri*) (с. 73)

10(9). Максимальное число щупалец 12, имеется пигментация с обеих сторон аборального органа и на концах щупалец, печеночный вырост непарный, фронтальный орган отсутствует, размеры поздних личинок 1200 мкм
..... *Actinotrocha sabatieri* (личинка *Ph. psammophila*) (с. 74)

Actinotrocha vancouverensis (*Phoronis ijimai*) Zimmer, 1964
(Табл. X, 1–4)

Диагностические признаки. Личинки непрозрачные. Имеется пигментация черного или темно-коричневого цвета. Пигмент залегает в эктодерме преоральной лопасти в области аборального органа и в эктодерме орального поля. Гипосфера пигментирована слабо. Длина зрелых личинок не превышает 900 мкм. Максимальное число щупалец 14. Печеночный вырост непарный. Имеются два скопления эритроцитов. Зачатки дефинитивных щупалец отсутствуют. Фронтальный орган имеется.

Описание. Только что оторвавшиеся от скоплений эмбрионов личинки имеют в длину 180–220 мкм. Диаметр эписферы (до 180 мкм) лишь немного уступает длине самой личинки (табл. X, 1). Имеются прототрох и метатрох, телотрох не выражен. Посторальный ресничный шнур идет по поверхности щупальцевого валика, на котором заметны утолщения, соответствующие двум парам личиночных щупалец, из которых вентральная пара обозначена более явно, чем латеральная (табл. X, 1). Имеется характерная окраска черного цвета на протяжении участка брюшной стороны тела от рта до щупальцевого валика (оральное поле) (табл. X, 1). Апикально на эписфере располагается пучок ресничек, подостланный утолщением эктодермы дорсальной стороны головной лопасти – зачаток аборального нервного ганглия (табл. X, 1).

Личинки на стадии 6 щупалец имеют длину 270 мкм (табл. X, 2). Они отличаются от личинок предыдущей стадии пропорциями тела. У личинки развивается значительный туловищный отдел, т. е. та часть тела, которая располагается позади венчика щупалец. В результате этого относительный диаметр эписферы оказывается примерно в 2 раза меньше, чем длина гипосферы. В области посторального ресничного шнура (метатроха) формируются три пары щупалец. Стенка кишечника становится желто-коричневой.

Более поздние личинки (размером около 400 мкм в длину) имеют 4 пары щупалец и характеризуются еще более толстыми, «мясистыми» покровами. Эктодерма «эксумбреллы» и эктодерма «субумбреллы» головной лопасти сближаются, в результате чего целомическая полость между ними облитерируется. Остатки целома головной лопасти сохраняются только под аборальным нервным ганглием. На этой стадии хорошо выражен телотрох (табл. X, 3). Появляются 2 пары черных пигментных пятен

по краю преоральной лопасти, метасомальный вырост и два симметричных скопления красных эритроцитов, располагающихся с вентролатеральных сторон пищевода в месте соединения эпи- и гипосферы (табл. X, 3). Цветовая гамма личинки теперь состоит из трех цветов: черного (окраска вентральной эктодермы и теменной пластинки), желтого (окраска кишечника) и красного (скопления эритроцитов).

Морфология личинок на последующих стадиях развития изменяется мало. На стадии 14 щупалец длина тела достигает 800–900 мкм (табл. X, 4). Скопления клеток крови увеличиваются в размерах и приобретают интенсивно-красный цвет. Щупальца слабопигментированные, почти прозрачные, в их основании через прозрачные здесь покровы просвечивает желтоватый кишечник. Большая часть гипосферы, до уровня начала кишки, бархатная, черновато-коричневая. Ниже этого уровня гипосфера пигментирована слабо, сквозь нее просвечивает желтоватая кишка. Телотрох очень сильно развит, его толстые реснички достигают длины 50–90 мкм. Перед метаморфозом появляется фронтальный орган.

Молодые личинки этого вида появляются в планктоне зал. Восток в конце июня. В июле в планктоне можно найти личинок разных возрастов, в конце июля доля актинотрох заметно уменьшается, а компетентные начинают метаморфозировать.

Actinotrocha hippocrepia (*Phoronis hippocrepia*) Silen, 1954
(Табл. XIII, 1)

Диагностические признаки. Личинки непрозрачные. Пигментация появляется на стадии 8 щупалец. Темные пигментные пятна располагаются на концах щупалец и по краю преоральной лопасти (табл. XIII, 1). Длина тела зрелых личинок не превышает 700 мкм, максимальное число щупалец 10. Печеночный вырост непарный. Имеются два вентральных скопления эритроцитов, которые перед метаморфозом сливаются в одну вентральную массу (табл. XIII, 1). Зачатки дефинитивных щупалец отсутствуют. Фронтальный орган отсутствует.

Сведений о находках личинок этого вида в планктоне Японского моря нет.

Actinotrocha sp.
(Табл. XII, 1–4)

Диагностические признаки. Личинки непрозрачные, имеется пигментация серого цвета эпителия печеночного выроста (табл. XII, 1–4). Длина тела не превышает 400 мкм. Максимальное число щупалец 10. Печеночный вырост непарный, но на гистологических срезах видно, что эпителий печеночного выроста образует две септы, вдающиеся в полость

желудка. Имеется 3 скопления эритроцитов, 2 из которых расположены в местах соединения эпи- и гипосферы, а 1 с вентральной стороны печеночного выроста (табл. XII, 3–4). Эритроцитов в скоплениях очень мало, до 10 клеток в каждом скоплении. Зачатки дефинитивных щупалец имеются, но различить их можно только на гистологических срезах. Фронтальный орган не обнаружен.

Описание. Наиболее ранние стадии личинок этого вида были отмечены в планктоне зал. Восток в июне-июле. Молодые личинки имеют прозрачные покровы эписферы и полупрозрачные – гипосферы. Длина тела достигает 300 мкм, высота эписферы составляет половину длины тела (150 мкм) (табл. XII, 1). На этой стадии наблюдаются два медиальных щупальца и два зачатка латеральных щупалец, которые имеют вид бугорков на щупальцевом валике (табл. XII, 1). В утолщенной эктодерме на концах щупалец залегают скопления мелких темных пигментных пятнышек, которые заметны только под микроскопом и поэтому не отнесены нами к определительным признакам. В эпителии вентральной стенки желудка залегают скопления темно-коричневых пятен, которое хорошо заметно у живых актинотрох под бинокуляром (табл. XII, 1). Прозрачные покровы эписферы позволяют видеть утолщенную эктодерму аборального органа, обширную область протоцеля, расположенную под аборальным органом, и заднюю стенку протоцеля (табл. XII, 1). Так как область протоцеля ограничена септой только с одной стороны, то личинок этого вида следует относить к роду *Phoronis*.

У личинок более поздней стадии число щупалец достигает 4, длина тела увеличивается до 550 мкм и развивается метасомальный вырост (табл. XII, 2). Диаметр эписферы составляет 260 мкм, покровы эписферы прозрачны, и при изучении личинок под микроскопом можно увидеть, что внутренняя полость преоральной лопасти представляет собой узкое пространство, которое образует расширение в области аборального органа (табл. XII, 2). Это расширенное пространство образовано клетками целомической выстилки и является полостью первого целома, задняя стенка протоцеля на этой стадии не видна. Часто покровы гипосферы образуют складки. Вентральная стенка желудка выпячивается вперед, образуя киль, и почти прилежит к покровам. В толще эпителии вентральной стенки желудка наряду с темно-коричневыми пигментными пятнами появляется пигмент серого цвета (табл. XII, 2). Под микроскопом в эпителии вентральной стенки хорошо заметны крупные, прозрачные, сильно вакуолизованные клетки. Наряду с пигментными пятнами на концах щупалец появляются мелкие темные пигментные пятна в эктодерме телотроха.

У личинок следующей стадии число щупалец увеличивается до 6, покровы становятся практически непрозрачными, изменяется соотношение размеров эпи- и гипосферы (табл. XII, 3). Длина тела составляет

700 мкм, а диаметр эписферы не изменяется и остается равным 260 мкм. Полупрозрачные покровы эписферы позволяют увидеть клетки целомической выстилки протоцеля, образующие его заднюю стенку (табл. XII, 3). Пигментация печеночного выроста усиливается до темно-серого цвета. Темно-коричневые пигментные пятна сохраняются и хорошо заметны на темно-сером фоне. На этой стадии у личинок появляются два вентральных скопления эритроцитов, расположенных с обеих сторон пищевода. Под микроскопом можно увидеть, что на вентральной стенке желудка имеется скопление крупных бесцветных клеток – это молодые эритроциты (табл. XII, 3).

Следующая стадия – личинка с 8 щупальцами (табл. XII, 4). Длина тела составляет 750 мкм, диаметр эписферы – 230 мкм. Эпителий печеночного выроста приобретает очень темную, практически черную пигментацию, на фоне которой темно-коричневые пигментные пятна становятся незаметными (табл. XII, 4). Вентральное скопление эритроцитов приобретает красную окраску. Почти все пространство гипосферы занимает метасомальный вырост. Появляются зачатки дефинитивных щупалец, которые не видны под микроскопом и для идентификации которых необходимо изучить сагиттальные гистологические срезы. Эти зачатки имеют вид небольших утолщений в основании щупалец с их внутренней (обращенной к телу) стороны.

По ряду признаков (на концах щупалец имеются пигментные гранулы, кишечный дивертикул непарный, тело не прозрачно) описанная выше «*Actinotrocha* sp.» близка к личинке *Ph. hippocrepia*. В зал. Восток взрослые представители этого вида не найдены. Ближайшее место обнаружения взрослых *Ph. hippocrepia* – зал. Анива. В отличие от описания личинок этого вида, данного Эмигом (Emig, 1982), личинки из зал. Восток Японского моря имеют выраженную пигментацию печеночного выроста, дополнительное непарное скопление эритроцитов (всего этих скоплений 3, а не 2), максимальное число щупалец 8 (а не 10), длину тела 800 мкм (а не 700), а также зачатки дефинитивных щупалец.

Интересно, что в работе Эмига и Голикова (1990) отмечается находка в зал. Восток личинок, которые были отнесены авторами к виду *Ph. psammophila*. К сожалению, описание этой личинки не приводится. Описанная нами *Actinotrocha* sp. имеет некоторые признаки, сближающие ее с личинкой вида *Ph. psammophila*: три скопления эритроцитов, наличие зачатков дефинитивных щупалец. Однако, согласно описанию Эмига (Emig, 1982), личинка *Ph. psammophila* прозрачная, не имеет выраженной темной пигментации печеночного выроста, крупная (длиной до 1 мм), число щупалец перед метаморфозом достигает 12, в отличие от *Actinotrocha* sp., которая непрозрачна, имеет выраженную пигментацию, длину тела до 800 мкм и максимальное число щупалец 8.

Личинки обнаружены в планктоне зал. Восток Японского моря в августе–сентябре.

Диагностические признаки. Личинки прозрачные, живые зрелые личинки слабого розового цвета. Длина тела не превышает 1,5 мм. Максимальное число щупалец 24. Печеночный вырост непарный. Наблюдаются 4 скопления эритроцитов. Зачатков дефинитивных щупалец нет. Фронтальный орган имеется.

Описание. Личинки всех возрастов прозрачные. Молодые личинки на стадии 8 щупалец имеют длину тела 130 мкм и диаметр эписферы 100 мкм. Хорошо виден целомический цилиндр, расположенный под апикальной пластинкой (табл. IX, 1). Телотрох не выражен.

У личинок на стадии 12 щупалец длина тела 400–600 мкм. В эписфере появляются две группы клеток, расположенные на дорсальной стороне, слева и справа от пищевода; это зачаточные скопления эритроцитов (табл. IX, 2). Эритроциты малочисленны и не имеют пигмента. Становится заметен печеночный вырост – выпячивание вентральной стенки желудка выше уровня круга щупалец (табл. IX, 2). Вдоль печеночного выроста, с внутренней его стороны, проходят две вентролатеральные септы (утолщенный железистый эпителий), которые хорошо видны на живых личинках как две темные продольные полосы. В эктодерме вентральной стороны тела появляется отверстие метасомального выроста (табл. IX, 2).

Личинки на стадии 20 щупалец имеют интенсивный розовый цвет и длину 900–1200 мкм (табл. IX, 3). Скопления эритроцитов в эписфере еще больше увеличиваются в диаметре и приобретают розоватую окраску. Печеночный вырост имеет форму кия и практически прилежит к стенке тела на уровне щупалец. Немного выше печеночного выроста с вентролатеральных сторон гипосферы появляется вторая пара скоплений эритроцитов (табл. IX, 3). Они образованы небольшим числом клеток белого цвета. Метасомальный карман на этой стадии имеет вид широкой (до 150 мкм) ленты, которая идет вдоль желудка до начала задней кишки.

Личинки с 24 щупальцами обладают интенсивной желто-розовой окраской и достигают в длину 1300–1400 мкм. Скопления эритроцитов становятся ярко-красными. Два главных скопления (с дорсолатеральных сторон эписферы) сильно увеличиваются в размерах и разрастаются, смещаясь на дорсолатеральные гипосферы (табл. IX, 4). Дополнительно к основным четырем скоплениям эритроцитов появляются еще несколько (от 1 до 4) мелких шарообразных скоплений (табл. IX, 4). Эти дополнительные скопления имеют интенсивную розовую окраску и располагаются параллельно кругу щупалец, чуть выше него. В середине медиальной линии эписферы появляется заметное утолщение эктодермы – фронтальный орган. Вдоль дорсальной поверхности желудка от начала задней

кишки до места соединения туловища и эписферы проходит дорсальный кровеносный сосуд (табл. IX, 4). Его стенки сильно сокращаются, что очень хорошо заметно на живых личинках. Метасомальный вырост сильно увеличивается в длину и образует многочисленные складки с вентральной стороны тела личинки. Такие личинки готовы к метаморфозу.

Молодые личинки этого вида появляются в планктоне зал. Восток в начале–середине августа. Личинок всех возрастов можно обнаружить в планктоне зал. Восток вплоть до конца октября. В начале ноября особенно многочисленны личинки на стадии 20 щупалец, в ноябре появляются стадии с 24 щупальцами. 5–8 ноября компетентные личинки приступают к метаморфозу, и в это время в планктоне многочисленны только что метаморфизировавшие молодые форониды. Метаморфоз продолжается до конца ноября–начала декабря.

Actinotrocha branchiata (*Phoronis muelleri*) Müller, 1856
(Табл. XI, 1–2)

Диагностические признаки. Личинки прозрачные. Граница протоцеля, обозначенная только задней стенкой, заметна у личинок уже на стадии 8 щупалец. Пигментация желтого цвета появляется на стадии 14 щупалец и залегает в эпителии основания щупалец, края преоральной лопасти и телотроха. Длина тела зрелых личинок может достигать 2 мм, чаще 1,5–1,7 мм. Максимальное число щупалец 42, обычно 30–38. Печеночный вырост парный, сильно вакуолизированный (табл. XI). Имеется два скопления эритроцитов, расположенные с обеих сторон желудка. Скопления эритроцитов появляются на стадии 20 щупалец (табл. XI, 1). На стадии 28 щупалец появляются зачатки дефинитивных щупалец (табл. XI, 2). Эти зачатки имеют вид небольших эпителиальных выпячиваний, расположенных в основании аборальной стороны каждого личиночного щупальца. Перед метаморфозом появляется фронтальный орган (табл. XI, 2).

Личинки этого вида не отмечены в планктоне Японского моря.

Actinotrocha sabatieri (*Phoronis psammophila*) Roule, 1896
(Табл. XIII, 2)

Диагностические признаки. Личинки прозрачные, пигментация появляется у личинок на стадии 6 щупалец. Два первых скопления пигмента располагаются с обеих сторон аборального органа, позднее появляется пигмент на концах щупалец (табл. XIII, 2). Длина тела составляет 1–1,2 мм, максимальное число щупалец 12. Печеночный вырост непарный. Имеется три скопления эритроцитов: два с каждой стороны печеночного выроста (в местах соединения эпи- и гипосферы) и одно вентральное (табл. XIII, 2).

Зачатки дефинитивных щупалец представлены в виде утолщения эпителия в основании личиночных щупалец. Фронтальный орган отсутствует.

Личинки этого вида не отмечены в планктоне Японского моря.

Благодарности

Автор выражает свою искреннюю признательность и благодарность научным сотрудникам ИБМ ДВО РАН А.В. Чернышеву, Ю. М. Яковлеву и В. И. Радашевскому за предоставление сборов форонид. Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 05–04–49272), Президента РФ (МК–42.2003.04) и программы «Университеты России» (УР – 07.02.569).

ЛИТЕРАТУРА

- Ковалевский А.О. 1867. Анатомия и история развития *Phoronis* // Зап. СПб. Акад. наук. Т. 2. С. 1–35.
- Малахов В.В., Темерева Е.Н. 1999. Эмбриональное развитие форониды *Phoronis ijimai*: два источника целомической мезодермы // Докл. РАН. Т. 365, № 4. С. 574–576.
- Малахов В.В., Темерева Е.Н. 2000. Эмбриональное развитие форониды *Phoronis ijimai* // Биол. моря. Т. 26, № 6. С. 391–399.
- Мамкаев Ю.В. 1962. О форонидах дальневосточных морей // Исслед. дальневост. морей СССР. Т. 8. С. 219–237.
- Скарлато О.А., Голиков А.Н., Василенко С.В., Цветкова Н.Л., Грузов Е.Н., Несис К.Н. 1967. Состав, структура и распределение биоценозов в прибрежных водах залива Посьета (Японское море) // Исслед. фауны морей. Т. 5 (13). С. 5–61.
- Тарасов В.Г. 1978. Распределение и трофическое районирование донных сообществ мягких грунтов залива Восток Японского моря // Биол. моря. № 6. С. 16–22.
- Темерева Е.Н., Малахов В.В. 1999. Новый вид сверлящих форонид *Phoronis svetlanae* (Lophophorata, Phoronida) из Японского моря // Зоол. журн. Т. 78, № 5. С. 626–630.
- Темерева Е.Н. 2000. Новый вид форониды *Phoronopsis malakhovi* (Lophophorata, Phoronida) из Южно-Китайского моря // Зоол. журн. Т. 79, № 9. С. 1088–1093.
- Темерева Е.Н., Малахов В.В., Яковис Е.Л., Фокин М.В. 2000. *Phoronis ovalis* (Phoronida, Lophophorata) в Белом море – первая находка форонид в Арктическом бассейне // Докл. РАН. Т. 374, № 4. С. 1–3.
- Темерева Е.Н., Малахов В.В. 2001. Морфология форониды *Phoronopsis harmeri* // Биол. моря. Т. 27, № 1. С. 34–42.
- Темерева Е.Н., Малахов В.В. 2003. Организация и происхождение кровеносной системы форонид // Докл. РАН. Т. 389, № 4. С. 1–4.

- Эмиг К. 1984. Новые данные о форонидах, собранных советскими экспедициями // Биол. моря. № 4. С. 65–67.
- Эмиг К., Голиков А.Н. 1990. О форонидах дальневосточных морей СССР и их распространении в Тихом океане // Зоол. журн. Т. 69, № 6. С. 22–30.
- Andrews E.A. 1890. On a new American species of the remarkable animal *Phoronis* // Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. (Sec. Biol.). V. 71. P. 445–449.
- Bailey-Brock J.H., Emig C.C. 2000. Hawaiian Phoronida (Lophophorata) and their distribution in the Pacific Region // Pacific Science. V. 54, N 2. P. 119–126.
- Beneden P., van. 1858. Note sur un annelide cephalobrahche sans soies, designe sous le nom de *Ceprina* // Ann. Sciens. Natur. V. 10. P. 11–23.
- Benham W.B. 1889. The anatomy of *Phoronis australis* // Quart. J. Microsc. Sci. V. 30. P. 125–158.
- Brito M.C., Emig C.C., Núñez J., Riera R., Roldán C., Viéitez J.M. 2002. Nuevos registros de foronídeos en Lanzarote, islas Canarias (Lophophorata: Phoronida) // Vieraeta (Folia Scien. Biol. Canariensium). V. 30. P. 153–159.
- Cori C.J. 1889. Beitrag zur Anatomie der *Phoronis* Inaug. Diss. Prag. 48 p.
- Emig C.C. 1969. Considération sur la systématique des Phoronidiens. III. *Phoronis psammophila* Cori, 1889, et *Phoronis architecta* Andrews, 1980 // Bull. Mus. Hist. Nat. Paris. T. 41. P. 312–327.
- Emig C.C. 1974. The systematics and evolution of the phylum Phoronida // Z. Zool. Syst Evol.-forsch. Bd 12. S.128–151.
- Emig C.C. 1977. Embriology of Phoronida // Amer. Zool. V. 17. P. 21–37.
- Emig C.C., Boesch D.F., Rainer S. 1977. Phoronida from Australia // Rec. Austral. Mus. V. 30, N 16. P. 455–474.
- Emig C.C. 1979. British and other Phoronides // Synopsis of the British Fauna. V. 13. P. 1–57.
- Emig C.C. 1982. The biology of Phoronida // Mar. Biol. V. 19. P. 2–90.
- Emig C.C. 1985. Philogenetic systematics in Phoronida (Lophophorata) // Z. Zool. Syst Evol.-forsch. Bd 23. S. 184–193.
- Emig C.C., Carrascosa M.G., Roldán C., Viéitez J.M. 1999. The occurrence in the Chafarians Island (S.E. Alboran Sea, western Mediterranean) of four species of Phoronida (Lophophorata) and their distribution in the north-eastern Atlantic and Mediterranean areas // Cah. Biol. Mar. V. 40. P. 129–133.
- Emig C.C., Roldán C., Viéitez J.M. 2000. Foronídeos del litoral luso-español // Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat (Sec. Biol.). V. 96, N 1–2. P. 77–83.
- Emig C.C. 2004. Phoronida. <http://www.com.univ-mrs.fr/DIMAR/Phoro/>
- Gilchrist J.D.F. 1907. New forms of the Hemichordata from South Africa // Trans. S. Afr. Philos. Soc. V. 17. P. 151–176.
- Harmer S.F. 1917. On *Phoronis ovalis* // Quart. J. Microsc. Sci. V. 62. P. 115–148.
- Hilton A.W. 1930. Phoronidea from the coast of Southern California // J. Entomol. Zool. Claremont. V. 22. P. 33–35.
- Hyman L.H. 1958. The occurrence of chitin in the lophophorate phyla // Biol. Bull. Mar. Biol. Lab. Woods Hole. V. 114. P. 106–112.
- Hyman L.H. 1959. The invertebrates. V. 5. Smaller coelomate groups. New York. 783 p.

- Marsden J.C. 1959. Phoronidea from the Pacific coast of North America // *Canad. J. Zool.* V. 37. P. 87–111.
- Meek A. 1917. On the Phoronidea. Rep // *Dave mar. Lab. Cullercoats.* V. 6. P. 33–48.
- Müller J. 1846. Bericht über einige neue Thierformen der Nordsee // *Arch. Anat. Physiol.* Bd 13. S. 101–104.
- Oka A. 1897. Sur une nouvelle espece japonaise du genere *Phoronis* // *Ann. Zool. Jap.* V. 1. P. 147–150.
- Pixell H. 1912. Two new species of the Phoronidea from Vancouver Island // *Quart. J. Microsc. Sci.* V. 58. P. 257–284.
- Roule L. 1889. Sur une nouvelle espece mediterraneenne du gene *Phoronis* // *Comp. Rend. Acad. Sci. Paris.* T. 109. P. 195–196.
- Roule L. 1896. Sur les metamorphoses larvaires de *Phoronis sabatieri* // *Comp. Rend. Acad. Sci. Paris.* T. 122. P. 1343–1345.
- Selys-Longchamps M. 1903. Ueber *Phoronis* und *Actinotrocha* bei Helgoland // *Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen Helgol.* Bd 6. S. 1–55.
- Selys-Longchamps M. 1907. *Phoronis*. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. Monogr. 30. 280 S.
- Silen L. 1952. Researches on Phoronidea of the Gullmar Fiord area (West coast of Sweden) // *Arkh. Zool.* Bd 4, N 4. S. 95–140.
- Silen L. 1954a. On the nervous system of *Phoronis* // *Arkh. Zool.* New ser. Bd 6. S. 1–40.
- Silen L. 1954b. Developmental biology of Phoronidea of the Gullmar Fjord area (West coast of Sweden) // *Acta Zool.* Bd 35. S. 215–257.
- Torrey H.B. 1901. On *Phoronis pacifica* n. sp. // *Biol. Bull. Mar. Biol. Lab. Woods Hole.* V. 2. P. 282–288.
- Wagener R. 1847. Ueber den Bau der *Actinotrocha branchiata* // *Arch. F. Anat., Physiol.* Bd 14. S. 202–206.
- Wright T.S. 1856. Description of two tubicolar animals // *Proc. Roy. Soc. Edinburgh.* V. 1. P. 165–167.
- Zimmer R.L. 1964. Reproductive biology and development of Phoronida. University Microfilm, Ann Arbor. 416 p.

PHYLUM PHORONIDA – PHORONIDS

Elena N. Temereva

General characteristics

Phoronids are exclusively marine animals, have world-wide distribution. At present the phylum Phoronida comprises 12 described species (Emig, 1979; Temereva, Malakhov, 1999; Temereva, 2000). Adult phoronids have a vermiform body (pl. I, *figs. 1, 2*) and live in tubes excreted by themselves (pl. II, *figs. 1, 2*). Tube walls are formed of hardened chitin secretion of epithelium (Hyman, 1958, 1959), they are transparent and elastic, but in some species they are incrustated and reinforced by ground grains (pl. II, *figs. 1, 2*). Two ecological groups are distinguished among phoronids: burrowing and encrusting (Emig, 1982, 1985). The former ones occur in mollusk shells (*Acmaea, Niveotectura, Chlamys, Crassostrea, Crenomytilus, Fusitriton*) and in rocks, and the latter ones – in sand, and their tubes are incrustated by grains of sand (pl. I, *fig. 2*; II).

Animal body is fully buried in a tube, and only head end of the body with lophophore tentacles looks out into water (pl. I, *fig. 2*; II, *figs. 4, 5*). Body length is always shorter than the tube length and varies greatly both within one species and among species; it may range from 1.5 cm (*Phoronis ovalis*) to 45 cm (*Phoronopsis californica*). Living animal body color may be milk-white, rose-tinted, greenish or brown.

Outwardly body of all phoronids can be subdivided into five parts: lophophore with tentacles, head part of the body, anterior and posterior body parts and ampulla (Temereva, Malakhov, 2001) (pl. I, *fig. 1*). Head end bears lophophore, which fulfils functions of feeding and respiration. Lophophore tentacles embrace the mouth, which has a shape of falcate opening and is covered with the epistome (over-mouth fold). Head body part is short, and marked by two metanephridium lumps placed at the anal side (pl. II, *fig. 3*). Anterior part is the longest part of phoronids body; it is characterized by a folding integument and ability to heavily contract, becoming almost twice shorter and drawing the head end in the tube (pl. II, *fig. 3*). Posterior body part is characterized by the largest diameter (as compared with the other body parts) and by thin semitransparent integument, through which blood vessels and intestinal loop can be seen. Terminal body part – ampulla – is shaped as a small phial and is characterized by folding mantle and the ability to change its diameter very much (pl. I, *fig. 1*).

Phoronids have oral and anal sides of the body. On the anal side the anal papilla, lumps of metanephridia and two lophophore branches are well-marked (pl. II, *fig. 3*).

Phoronids have dorsal side of the body, which is very short and presents by the body part between mouth and anus. The digestive tract is U-shaped. The

anus opens close to the mouth on the anal papilla and it is never surrounded by tentacles. Thus all vermiform body of the phoronids is a ventral body side.

Morphology of phoronids is very simple, and only genus can be identified by appearance. Two genera – *Phoronis* and *Phoronopsis* – are distinguished in Phoronida phylum. Representatives of *Phoronopsis* genus are characterized by the presence of epidermal fold (collar), developed under the lophophore along the outer row of tentacles and surrounding circular nervous plexus. Under the binocular the collar is especially well visible on the anal and lateral sides of the body (pl. II, *fig. 3*). Species of *Phoronis* genus lack collar.

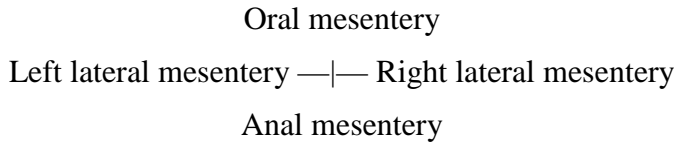
For identification of phoronid species it is necessary to examine histological sections, made through every part of the body. At that, for the head part complete series of sections should be made. Cross sections through lophophore base help to identify lophophore type and to count the number of tentacles which is important for species identification. Lophophore in all phoronids is bilaterally symmetrical, and its arrangement is an important taxonomic feature. Phoronids have five main types of lophophore's structure: oval, horseshoe-shaped, transitional to spiral (a half-coil), spiral (with 1–4 coils) and helicoidal (Emig, 1979; Temereva, Malakhov, 1999) (pl. III).

Continuous row of tentacles is open on the anal side in most phoronids. In this region a zone of new tentacles laying (aboral formation zone) is situated, therefore the shortest tentacles are here. The only phoronid species – *Phoronis muelleri* – has not only aboral, but also oral formation zone (Mamkaev, 1962; Emig, 1979) (pl. I, *fig. 3*). The latter one is situated at the oral side of the body. Here medial tentacles are twice or thrice shorter than the lateral ones (pl. I, *fig. 3*).

All elements of the nervous system of phoronids lie in the covering epithelium. The nervous system includes dorsal nerve plexus (situated between mouth and anus), circular nerve plexus (runs along the outer row of tentacles in lophophore base), giant nerve fibers, intra-epidermal nerve plexus (Silen, 1954a). Two (right and left) or one (left) nerve fiber can be found on cross sections through the anterior body part in different phoronids species (pl. IV). The number and diameter of the giant nerve fibers have a systematic significance. Nerve fibers run in the epithelium opposite the lateral mesenteries. In most phoronids nerve fiber diameter does not exceed 10 (4–9) μm , and they can be found only using oil immersion lens (pl. IV, *fig. 1*). However, some phoronids have a very sizeable diameter of nerve fibers – 30–40 μm (pl. IV, *fig. 2*).

Muscles of skin-muscular sack are formed by the layer of circular and longitudinal muscles. Longitudinal muscles are the most strongly developed in the anterior part of the body, where they form folds, which jut into the body cavity (pl. IV, *fig. 2*). Four types of longitudinal muscles are distinguished in phoronids: feathery, bushy and two types of syncytial muscles, which are specific for the only one phoronid species – *Phoronis pallida* (Silen, 1952) (pl. V).

The number of muscular folds in separate coelom chambers is one of the main systematic features of phoronids, which was for the first time introduced in the taxonomy of this group by Selys-Longchamps (1907). The number of longitudinal muscles bands is counted by the following scheme:



The number of longitudinal muscles bands can be determined by sections across the anterior body part (pl. VI). Body coelom of phoronids includes five mesenteries: oral, anal, inter-intestinal (runs between two intestinal branches of the U-shaped digestive tract) and left and right lateral ones (pl. VI). The first three mesenteries divide body coelom into right and left chambers. Additional lateral mesenteries divide the coelom into anal and oral chambers. In two phoronid species some of the mentioned mesenteries may be absent, and it makes the identification character for them. Thus, *Phoronis ovalis* lacks both lateral mesenteries, and *Phoronis muelleri* lacks left lateral mesentery (Mamkaev, 1962; Emig, 1974, 1979).

It is very easy to determine left and right coelomic chambers in the species, having only one (always left) giant nerve fiber. Mesentery, approaching nerve fiber, is a left lateral one, then a chamber, closest to it and containing blood vessel, is left oral, and a chamber without a vessel is left anal (pl. VI). One more margin of the left oral chamber is accordingly an oral mesentery, and that of the left anal chamber – an anal mesentery. The remaining mesentery is a right lateral one, which divides the right coelom chamber into oral (adjoining oral mesentery) and anal one (adjoining anal mesentery).

It is more difficult to determine coelom chambers in species with two nerve fibers: for an inexperienced researcher it will be hard at first to understand, which mesentery, approaching nerve fibers, is right and which is left.

Generally, circulatory system of phoronids is closed; it consists of several main blood vessels: two lophophoral (circular) and three longitudinal (right and left lateral, and medial) ones. In all phoronids with one exception (*Phoronis ovalis*) one of three longitudinal vessels (the right one) is reduced over the most of the body, and only two blood vessels (left and medial) can be seen on cross sections across the middle of the body. However, in the posterior body part, where gonads are placed, there is the third longitudinal vessel (see Temereva, Malakhov, 2003). In *Phoronis ovalis* all three longitudinal vessels are visible on cross sections across the middle of the body.

In order to determine coelomic chambers it is necessary to clarify which of two blood vessels on the section is a medial one, and which is left lateral one.

The former is closer to the inter-intestinal mesentery, and as a rule it has a narrow opening and thick walls with inner lining (pl. IV, *fig. 1*; VI). The latter is farther from the inter-intestinal mesentery, has a wide opening and thin walls (pl. VI). Medial blood vessel is in the right anal coelomic chamber, which is limited by anal and right lateral mesenteries. The left lateral vessel runs in the left oral coelomic chamber, which is limited by oral and left lateral mesenteries. Two chambers of coelom, which have no blood vessels, are called right oral and left anal ones. The former is limited by the right lateral and oral mesenteries, and the latter – by anal and left lateral ones.

The structure of phoronids metanephridia is systematically important. They are pair organs, situated in the head part of the body in a shape of a curved tube, one end of which opens with a ciliary funnel into the cavity of the body coelom, and another end opens with nephridiopore into the surroundings (pl. VII). Four types of metanephridial structure can be distinguished (Emig, 1979, 1985):

- with one ascending branch and one funnel (pl. VII, *fig. 1*);
- with one ascending branch and two funnels: large anal and small oral (pl. VII, *fig. 2*);
- with two branches – ascending and descending, and one funnel (pl. VII, *fig. 3*);
- with high nephridial branches, with nephridiopore, situated on the inner side of the anal papilla, with two funnels, of which the oral one is much greater than the anal one and has big blades (pl. VII, *fig. 4*).

It is necessary to note that coelomic funnels of metanephridia of the most phoronid species often increase in size during spawning period and form multiple folds, blades and, probably, additional funnels. Such precedents are reliably known for *Phoronis psammophila* (Emig, 1985), *Phoronopsis albomaculata* (Emig, 1979). In order to reconstruct metanephridia a complete series of histological sections across the head part of the body should be obtained.

Among phoronids there are both dioecious and hermaphrodite species (Emig, 1977). Sexual cells develop in the posterior body part in the vasoperitoneal tissue, and are associated with blood vessels and capillaries (pl. VIII). In hermaphrodites, oocytes lie on the oral side of the lateral vessel and spermatozoids on the anal side (pl. VIII, *fig. 1*). In dioecious species, gametes, as a rule, develop both in the left (around the left lateral vessel) and in the right (around the right lateral vessel) coelomic chambers (pl. VIII, *fig. 2*).

Phoronids have two types of sexual glands: nidamental glands and lophophoral organs. They are pair formations, situated in lophophoral concavity along the inner tentacles row, and are essentially overgrown epithelium. Lophophoral organs are developed in hermaphrodite species and the males of dioecious species (pl. VIII, *fig. 3*). Nidamental glands are present only in species, which are known to care for progeny, i.e. brood their eggs (to

the stage of early larva) in lophophoral concavity. Eggs and embryos are agglutinated by nidamental glands secretion, forming embryonic congestions (one or two), which are well seen in the crown of tentacles (pl. I, fig. 2).

All phoronids are characterized by external-internal fertilization. Males discharge spermatozoids into surroundings, which in most species are formed into spermatophore, where the final maturation of male gametes takes place. Spermatophore gets (due to the high population density) into the female tentacular crown, and spermatozoids penetrate into the body coelomic cavity through metanephridia, where they get fertilized. Phoronids spawn with fertilized eggs. Phoronids have radial cleavage, and blastula is the result of such process. Blastopore reduces towards the anterior part, and the remaining opening becomes a mouth. After that a larva is formed.

Most phoronid species have planktotrophic larvae – actinotrochs. Bottom lecithotrophic larvae are typical for the only one species – nanous burrowing phoronid *Phoronis ovalis* (see Silen, 1954). Plankton larvae of phoronids were originally described as separate organisms under the generic name «*Actinotrocha*» (see Müller, 1846). Later A.O. Kovalevsky (1867) proved that actinotrochs were larvae of the bottom vermiform animals – phoronids, which had been described earlier by Wright (1856). Since then phoronid larvae has been repeatedly found in plankton of all regions of the World Ocean, and the number of the described larvae rapidly exceeded the number of the described adult forms. Thus, 20 larval species are known per 12 described adult phoronids (see, for example, Emig, 1982). The larvae of only two phoronid species – *Phoronis ijimai* (*Actinotrocha vancouverensis*) and *Phoronopsis harmeri* (*A. harmeri*) – were registered in the plankton of the Sea of Japan. Besides the larvae of these two species, in the Vostok Bay plankton we have found unknown before larvae, probably belonging to *Phoronis hippocrepi* species, and adduced them in the present work as *Actinotrocha* sp. The larvae of *Phoronis muelleri* (*A. branchiata*), *Ph. psammophila* (*A. sabatieri*) and *Ph. hippocrepi* (*A. hippocrepi*) were not registered in the Sea of Japan. The larva of *Ph. svetlanae* was not described.

Actinotrochs of all phoronids are arranged according to a common structure. Their body consists of episphere (preoral lobe), overhanging the mouth, hyposphere with a spindle of tentacles and terminal telotroch (pl. IX, fig. 1). Tentacles circle is open on the dorsal body part, where epi- and hyposphere join. The shortest tentacles are situated here, and the zone of new tentacle formation as well.

All actinotrochs have several ciliary cords, formed by long densely situated cilia: preoral (prototroch) running along the edge of the preoral lobe, postoral (metatroch) running along the tentacle spindle on ventral and lateral body parts behind the mouth, and the terminal telotroch (pl. IX, fig. 1). The latter is practically not expressed in early larvae. Conspicuous long cilia of parietal plume, which marks aboral organ (noticeable ectoderm thickening), are

apically situated on preoral lobe (pl. IX, *fig. 1*). Protocoel, borders of which are well visible in young actinotrochs and larvae lacking pigmentation, locates under the aboral organ (pl. IX). The protocoel shape of larvae is an identification feature of a genus. Thus, the protocoel of *Phoronopsis* genus larvae has a shape of a cylinder (pl. IX). On microscopic section coelomic cylinder is seen as consisting of two septa, formed by mesodermal cells and limiting the first coelom cavity by a narrow area under the apical plate (pl. IX). In *Phoronis* genus larvae protocoel has only back wall and remains open at the front (pl. X; XI). All area from the back wall of protocoel to the edge of preoral lobe is filled with mesenchymatous cell bars (pl. X, *fig. 2*; XI).

Exact specific identification can be made only for larvae ready for metamorphosis. Phoronid larvae sizes may be very considerable – up to 2.5 mm, but in some phoronid species small larvae occur, with size not more than 0.5–0.8 mm. Pigmentation, the number of tentacles, number and situation of the blood masses are very important for the identification of phoronid larvae.

On the early developmental stages larvae have transparent integument. This allows to distinguish digestive tract departments (vestibulum, oesophagus, stomach, hind intestine), protonephridia, coelomic lining (pl. X, *fig. 1*). On the later larval stages ventral side of the upper stomach part (immediately under oesophagus) forms a stomach diverticulum the walls of which are formed by thickened glandular, often pigmented, epithelium (pl. IX, X, XI). Stomach diverticulum can be unpaired (pl. IX; *figs. 2, 4*) or paired (pl. XI). Larvae of some species at later developmental stages, as a rule, on the stage of 8 tentacles, have pigmented integument. Location of pigment and its color depend on species. Pigment may locate in the ectoderm of oral field, along the edge of preoral lobe, on the ends of tentacles, in the base of tentacle circle (pl. X, XII, XIII). Sometimes pigment accumulations form well defined dark pigment spots – “eyes” – along the edge of preoral lobe (pl. X, *figs. 3, 4*).

A number of the tentacles of larvae increases as they grow. Nevertheless, for every species there is a fixed maximal number of tentacles, which is reached by the pre-metamorphosis period. The number of tentacles ranges from 10 (*A. hippocrepeia* and *A. pallida*), to 42 (*A. branchiata* – *Phoronis muelleri* larva). In some larvae (*A. sabatieri* and *A. branchiata*), adult tentacles primordia in a shape of small tubercles, placed at the base of larval tentacles, appear before metamorphosis.

Blood masses appear in mature larvae and have a shape of the big spherical formations of pink or scarlet (before metamorphosis) color, which can be seen through the integument of living larvae. Their maximal number is described for *A. harmeri* – 4: one pair occupies dorso-lateral position near young tentacles, and another one is situated ventro-laterally at both sides of the stomach diverticulum. The number of blood masses may be odd – 3 (*A. sabatieri*): one accumulation on each side of the stomach diverticulum and

one accumulation in the middle of the ventral side. Two ventral blood masses are described for *A. branchiata* (Selys-Longchamps, 1907) and for *A. hippocrepi* (Emig, 1982). One ventral blood mass in the anterior stomach part is noticed for *A. pallida*.

A so-called frontal organ appears before metamorphosis in larvae of some species (*Phoronis muelleri*, *Phoronopsis harmeri*). The frontal organ of living larvae looks like a conspicuous thickening of the preoral lobe ectoderm at the medial line of the lobe (pl. IX, fig. 4; XI, fig. 2). The frontal organ is a thickening of the medial nerve of preoral lobe and acts like chemo-receptor during metamorphosis (Emig, 1982).

A complete synonymy of phoronid species is given in the works of Christian Emig, a French zoologist (Emig, 1974, 1979).

This phylum includes one class Phoronida with a single order Phoronidea and family Phoronidae. The Sea of Japan and the adjacent Okhotsk Sea area (Aniva Bay) are inhabited by 8 phoronid species, six of which are related to *Phoronis* genus (*Ph. ovalis*, *Ph. psammophila*, *Ph. muelleri*, *Ph. ijimai*, *Ph. svetlanae*, *Ph. hippocrepi*), and two species – to *Phoronopsis* genus (*Ph. harmeri* and *Ph. albomaculata*).

Systematic part

Phoronidae Temereva fam. n.

Type genus: *Phoronis* Wright, 1856.

Description. See the characteristic of the phylum.

Remarks. It considered to be rather strange but up to this moment phoronids haven't had appropriate family. In the present work we eliminate this defect.

KEY TO GENERA

- 1(2). Collar is absent *Phoronis* (p. 83)
2(1). Collar is present *Phoronopsis* (p. 90)

Genus *Phoronis* Wright, 1856

Type species: *Phoronis muelleri* Selys-Longchamps, 1903.

Collar is absent. Lophophore is oval, horseshoe-shaped, transitional to spiral, or spiral. Metanephridium has one or two funnels, nephridial channel is formed by both descending and ascending branches, or only by ascending one. Muscular system is of a feather-like, bushy or a special "pallid" type. Maximal number of straps of longitudinal muscles is 80, mainly 30–50. The most

species have two giant nerve fibers. Chiefly hermaphrodites, the genus includes one dioecious species. Mainly burrowing, some species occur on soft grounds.

Eight species can be attributed to *Phoronis* genus.

KEY TO SPECIES OF THE GENUS PHORONIS

- 1(2). Oval lophophore *Ph. ovalis* (p. 84)
- 2(1). Horseshoe-shaped or spiral lophophore.
- 3(4). Horseshoe-shaped lophophore. There is preoral formation zone of tentacles: medial preoral tentacles are considerably shorter than lateral ones *Ph. muelleri* (p. 85)
- 4(3). Preoral formation zone is absent, medial and lateral tentacles have equal length.
- 5(6). Metanephridium has both descending and ascending branches *Ph. psammophila* (p. 86)
- 6(5). Metanephridium has only ascending branch.
- 7(8). There is only one metanephridial funnel *Ph. svetlanae* (p. 87)
- 8(7). Metanephridium has two funnels: anal big and oral small.
- 9(10). Metanephridial bend forms two horizontal chambers, one above another. Muscular formula is as follows:

$$\begin{array}{c|c} 19-20 & 17-20 \\ \hline 6-7 & 5-6 \end{array}$$

..... *Ph. hippocrepia* (p. 88)

- 10(9). Metanephridial bend does not form horizontal chambers. Muscular formula is as follows:

$$\begin{array}{c|c} 13-16 & 18-20 \\ \hline 5-8 & 5-7 \end{array}$$

..... *Ph. ijimai* (p. 89)

Phoronis ovalis Wright, 1856
(Pl. III, 1; V, 4; VII, 1; XIV)

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

Description. I give the description of phoronids found in Aniva Bay, coefficients of the same characteristics according to Emig’s description (Emig, 1979) are given in parentheses. Body length is 5 mm (4–15), diameter – 0.1 mm (0.15–0.35). The color of animal in fixed state is brownish (in living

state it is transparent or yellowish, white spots are often scattered over the body and tentacles). Lophophore is oval, the number of tentacles is 30 (11–28), their length is 0.7 mm (0.3–1.2). Giant nerve fibers are absent, but sometimes both left and right nerve fibers with the diameter of 2–5 μm are present. Body coelom is characterized by the absence of lateral mesenteries. Longitudinal muscles are of bushy type, and muscular formula looks in the following way:

$$11 (7-21) \quad | \quad 9 (7-19)$$

Metanephridium of the type I. Every metanephridium has a single coelomic funnel and only an ascending branch.

Hermaphrodite, or probably dioecious. Lophophoral organs are absent.

There is no real actinotrocha, there is a lecithotrophic creeping larva.

Distribution. Cosmopolitan. In the Pacific Ocean occurs near the coasts of New Zealand, Canada (Vancouver Island), the Kuril Islands (44°00' N, 146°25' E), in the Okhotsk Sea (Aniva Bay). In the Atlantic Ocean is known near the coasts of the USA (Florida), in the Irish and North Seas (coasts of the Great Britain, Norway, Germany), in the Mediterranean Sea (the Gulf of Lions). Not long ago it was found in the Arctic basin – in Onega Bay of the White Sea (Temereva et al., 2000), and also in Kandalaksha Bay (unpublished data). It has not been found in the Sea of Japan so far, but is verified to occur in Busse Lagoon (Aniva Bay).

Data on biology. Burrowing species, inhabits shells of various mollusks, barnacles. In Aniva Bay inhabits *Crassostrea gigas* shells at 2–15 m depth. *Ph. ovalis* is the only phoronid species known for its asexual reproduction. Its ova are the biggest among all phoronids, they reach 130 μm in diameter. The number of ova does not exceed 40. *Ph. ovalis* spawns in a single sweep. Fertilized eggs get into the tube of an adult animal, from which after 4–5 days they get into water at gastrula stage, and get on substrate (usually it is the same shell where the adult individual lives). Then during the next 7 days a creeping larva is formed. Metamorphosis and development of an adult individual take place 12–13 days after the spawning.

Phoronis muelleri Selys-Longchamps, 1903

(Pl. I, 3; III, 2; V, 3; VII, 3)

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

Description. Body length is 50–160 mm, diameter – 0.5–1 mm. Color of living animals is yellowish, reddish or pink. Lophophore is horseshoe-shaped, there is a preoral formation zone of tentacles: medial tentacles of the oral body

side are 2–3 times longer than the lateral ones. The number of tentacles varies from 40 to 100, their length reaches 1–2 mm. Only left giant nerve fiber with the diameter of 7–40 μm is available. Body coelom is characterized by the absence of the left lateral mesentery. Longitudinal muscles are of feathery type, and the muscular formula is as follows:

$$\frac{5-13}{3-5} \left| \frac{8-11}{3-5} \right.$$

Metanephridia of the type III. Every metanephridium has one coelomic funnel, short descending and long ascending branches.

Dioecious species, males have big and glandular lophophoral organs. These organs can be found just in some specimens in the late summer and early autumn.

There is a planktotrophic larva *Actinotrocha branchiata*.

Distribution. Tropical-boreal species. In the Pacific Ocean it is noticed near the coasts of Australia (Moreton Bay), Hawaii, New Caledonia Island, Panama and Peru, in the Yellow Sea and the Sea of Japan (the Tatory Strait, 46° – 50° N), in the Okhotsk Sea (Aniva Bay, Terpenia Bay, Naho Cape – near the coast of Japan), in the South Kuril Strait. In the Atlantic Ocean it was found near the coast of the USA (Florida, Gulf of Saint Lawrence), Mexico (the Gulf of Mexico), near the Azores, near the Spain coasts, in the Bay of Biscay, in the English Channel, in the North and Mediterranean Seas. In the Indian Ocean it lives near Madagascar Island and the Comoro Islands.

Data on biology. Occurs on sandy, oozy, oozy-sandy grounds, at the depths of 1–390 m. In the Sea of Japan it is found in the Tatory Strait: occurs at 16.5–140 m depths with maximal population density at 50–100 m depths. Often forms communities with the other phoronid species *Phoronis psammophila*.

***Phoronis psammophila* Cori, 1889**
(Pl. III, 2; V, 3; VII, 3)

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

Phoronis sabatieri Roule, 1889: 195–196.

Phoronis architecta Andrews, 1890: 445–449.

Description. Body length is 80–190 mm. Color of living individuals is pink, white spots are noticeable on lophophore. Lophophore is horseshoe-shaped, the number of tentacles is 60–130, and their length is 1.5–2.5 mm. There is only one left giant nerve fiber with the diameter of 7–27 μm . Longitudinal muscles are of feathery type. Muscular formula is as follows:

7-19	7-17
4-11	4-11

Metanephridia of the type III. Every metanephridium has two branches: descending and ascending. The first one has a single small funnel in the body cavity, and the second one has a nephridiopore, situated on the anal papilla, below anus. During reproductive period epithelium of metanephridial funnel expands very much, forming lobes.

Dioecious species. It has big glandular lophophoral organs and nidamental glands. It carries eggs. There is a single unpaired embryos accumulation in the tentacles crown.

There is a planktotrophic larva *Actinotrocha sabatieri*.

Distribution. Tropical and low boreal species. In the Pacific Ocean it was found near the coast of the USA (California), Canada (Vancouver Island), Panama, Australia, New Zealand, near the Solomon Islands and the Hawaii, in the Yellow Sea, the Sea of Japan (Peter the Great Bay) and the Okhotsk Sea (Mordvinov Bay). In the Atlantic Ocean it is noticed near the coasts of Uruguay, the USA (Florida – the Gulf of Mexico), near the Bermudas, the Bahamas, the Azores and the Cape Verde Islands. It is known in the Mediterranean Sea, throughout the coasts of Portugal and Spain, in the English Channel, in the North Sea (the coast of Denmark), near the western coast of Iceland. In the Indian Ocean it is known in the Red Sea, near the coasts of the Comoro Islands and Madagascar, in the Bay of Bengal.

Data on biology. Occurs on small-grained, sometimes oozy sands at the depths of 1–35 m, usually 5–10 m. In Possjet Bay (Peter the Great Bay) it is found near Shelikhov Cape at 12 m depth on coarse-grained sand. In Mordvinov Bay it is found on oozy sands at the depths of 19–20 m. This species can form extremely dense populations – up to 18000 sp./m².

Phoronis svetlanae Temereva et Malakhov, 1999
(Pl. III, 3; V, 4; VII, 1; XV)

Temereva, Malakhov, 1999: 627–629; Emig, 2004.

Description. Body length with tentacles is 12.3 mm, and diameter – 0.5–1.1 mm. The color of living individuals is light yellow. Lophophore is horseshoe-shaped, or transitional to spiral with a half-coil, the number of tentacles is 80–120, their length – 0.7 mm. There are two giant nerve fibers: the left one with the diameter of 9–10 μm, and the right one, very thin and disappearing on some sections, with the diameter of 4–5 μm. Longitudinal muscles have bushy form. Muscular formula looks like this:

19–23	25–28
7–8	5–9

Metanephridia of the type I. There is only an ascending branch and a single funnel, opening into the anal chamber. Nephropore opens at the anal lump, near or a little above the anus.

Hermaphroditic species, lophophoral organs are not expressed. Larva has not been described at present.

Distribution. Found only in Vostok Bay (Pashennikov Cape) of Peter the Great Bay, the Sea of Japan.

Data on biology. The species occurs in hard substrate, in stones, at the depth of 2–3 m, in the surf zone.

Phoronis hippocrepi Wright, 1856
(Pl. II, 4, 5; III, 2–3; V, 4; VII, 2)

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

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

Phoronis caespitosa Cori, 1889: 21–43.

Phoronis kowalevskii Benham, 1889: 143.

Phoronis capensis Gilchrist, 1907: 153–158.

Description. I present the description of phoronids found in Aniva Bay, indices of the same characteristics according to Emig (Emig, 1979) are given in parentheses. Individuals have body length of 30–40 (100) mm and diameter of 1.3 (0.3–1.5) mm. Lophophore is horseshoe-shaped or transitional to spiral, the number of tentacles is 150 (50–150), and their length is 6 (2–3) mm. Two giant nerve fibers: the left one with the diameter of 9 (4–10) μm , and the right one with the diameter of 11 (1–7) μm .

Longitudinal muscles are of bushy type, muscular formula is as follows:

19–20 (7–15)	17–20 (7–16)
6–7 (3–7)	5–6 (3–10)

Metanephridium of the type II with one ascending branch, which is bent heavily, forming two horizontal chambers, one above another. There are two coelomic funnels: a big one is anal, and a small one is oral.

Hermaphroditic species. Small lophophoral organs and nidamental glands are available. Eggs are born in paired embryonic accumulations.

There is the planktonotrophic larva *Actinotrocha hippocrepi*.

Distribution. Tropical and low boreal species. In the Pacific Ocean it is noticed near the coasts of Australia, Panama and the Hawaii, in the Okhotsk Sea (Aniva Bay). In the Atlantic Ocean it is reported off the coasts of Africa

(the Cape of Good Hope), Brazil (South Tropic), Mexico, from the Bay of Biscay and the English Channel, from the Irish, the North and the Mediterranean Seas, near the Cape Verde Islands, the Canaries and the Azores. It has not been found yet in the Sea of Japan.

Data on biology. *Ph. hippocrepi* is the only phoronid species including either encrusting or burrowing forms. Both ecological forms of this species are found in Busse Lagoon, Aniva Bay. Encrusting forms live on sandy and oozy-sandy grounds in tubes of 40–80 mm length, encrusted with sand. Burrowing forms are found in shells of *Crassostrea gigas* oysters. The species occurs at 1–48 m depths. In Aniva Bay it is found at 2–4 m depths. This species is distinguished for its extremely high population density – up to 20.000 sp./m² (Emig, 1982).

***Phoronis ijimai* Oka, 1897**

(Pl. I, 2; III, 2–3; IV, 1; V, 4; VII, 2; VIII, 1)

Phoronis ijimai Oka, 1897: 147–148; Emig, 1979: 46; 2004; Emig, Golikov, 1990: 26–29; Malakhov, Temereva, 1999: 574–576; Malakhov, Temereva, 2000: 392–396.

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

Description. Data on individuals from Vostok Bay are presented, and indices of the same parameters according to Emig’s description (Emig, 1979) are given in parentheses. Body length reaches 50–70 (120) mm, its diameter – 1 (0.5–2) mm. Living individuals are of semi-transparent white, or yellowish color. Lophophore is hourseshoe-shaped or transitional to spiral with 1 coil. The number of tentacles is 90–100 (70–230), and their length is 3 (2–5) mm. Two giant nerve fibers: the left one with the diameter of 9 (3–10) µm, and the right one with the diameter of 7 (2–8) µm.

Longitudinal muscles are of bushy type, muscular formula is as follows:

$$\frac{13-16 (10-32)}{5-8 (2-14)} \quad \Bigg| \quad \frac{18-20 (13-31)}{5-7 (3-13)}$$

Metanephridium of the type II, only ascending branch is available, and two coelomic funnels: a big anal one, and a small oral one.

Hermaphroditic species, with small lophophoral organs and nidamental glands. Eggs are carried in paired embryonic accumulations.

The planktonotrophic larva *Actinotrocha vancouverensis* is known.

Distribution. Subtropical-boreal species. It is known only from the Pacific Ocean. Lives in the coastal waters of Canada (Vancouver Island), the USA (California), Japan (Hokkaido and Sikoku Islands), in the Taiwan Strait. It is found near the coasts of Kamchatka, the Kuril and the Commander Islands

(Mednyi Island), in the Okhotsk Sea (Aniva Bay and Tauiskaya Inlet). In the Sea of Japan it is found in Peter the Great Bay (Vostok Bay) and near the coast of Moneron Island.

Data on biology. In the Sea of Japan it occurs in shells of the gastropod *Niveotectura pallida*, in the shells of *Crenomytilus grayanus*, in the calcareous alga *Lithothamnium*, at 0.5–10 m depths. Distribution in depths and grounds depends upon distribution of the host mollusk. *Ph. ijimai* was found in the Tauiskaya Inlet (Nagaeva Bight) on the stony intertidal zone, in the littoral puddles, in the shells of *Littorina squalida* (+*Pagurus middendorffii*). Animals were gathered in July, groups of embryos with young larvae were found in their tentacles crown. This was the first species of phoronids found in a littoral zone.

Genus *Phoronopsis* Gilchrist, 1907

Type species: *Phoronopsis harmeri*.

There is an epithelial fold at the base of lophophore – a collar, located obliquely or perpendicular to the body axis. Lophophore is spiral, not less than 1 coil, rarely horseshoe-shaped. The number of tentacles in adult individuals is more than 100 (usually several hundreds). Nephridium has one or two funnels, nephridium channel is formed by ascending and descending branches, nephridiopore is situated lower than anus on the anal papilla. The number of straps of feathery longitudinal muscles is more than 59 (primarily more than 100). A single left giant nerve fiber is available. Dioecious. Build leathery encrusted tubes, occurs on soft grounds.

The genus *Phoronopsis* includes four species: *Ph. harmeri*, *Ph. californica*, *Ph. albomaculata*, *Ph. malakhovi*. Two species are found in the Sea of Japan: *Ph. harmeri* и *Ph. albomaculata*.

KEY TO SPECIES OF THE GENUS PHORONOPSIS

1(2). Muscular formula of individuals from Peter the Great Bay is as follows:

16–27	16–27
9–15	6–14

..... *Ph. albomaculata* (p. 91)

2(1). A different muscular formula:

27–38	29–40
17–22	13–20

..... *Ph. harmeri* (p. 92)

Phoronopsis albomaculata Gilchrist, 1907

(Pl. III, 2; V, 3; VII, 3)

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

Description: Body length up to 150 mm, diameter – 0.5–2 mm. Color of living animal is pinkish, lophophore integument is transparent, pigment spots can be often seen on tentacles. Horseshoe-shaped lophophore sometimes can form 1 coil. The number of tentacles is 70–160, their length – 2–3 mm. Only left giant nerve fiber is present, its diameter is 15–35 μm . Muscular system is of feathery type. Muscular formula of individuals from Peter the Great Bay looks in the following way:

$$\frac{16-27}{9-15} \quad | \quad \frac{16-27}{6-14}$$

It is necessary to note that muscular formula of this species from the other areas of the World Ocean (Atlantic coasts of Africa 20° N, the Red Sea) is different and looks like this:

$$\frac{14-33}{7-20} \quad | \quad \frac{22-21}{6-20}$$

Metanephridia of the type III: there are an ascending and a descending branches, the latter one opens into the body coelom with a single funnel. Before spawning coelomic epithelium of funnel can grow up and form additional folds.

Dioecious species. Males have big glandular lophophoral organs, females hypothetically carry eggs in tentacles crown.

Larva is unknown.

Distribution. Tropical low-boreal species. In the Pacific Ocean it is known in the Gulf of Panama, near the coasts of New Zealand and Australia (the Basov Strait, Moreton Bay), New Caledonia Island, in the Yellow Sea and the Sea of Japan (Peter the Great Bay). In the Atlantic Ocean it is found near the coasts of Africa (the Cape of Good Hope, the Gulf of Guinea, the Strait of Gibraltar [Algeria]). In the Indian Ocean it is registered in the Red Sea and near the western coast of Madagascar.

Data on biology. Occurs on gravel, sandy, oozy-sandy and oozy grounds. Choosing substrate, prefers silt: its portion should make from 40 to 80%.

In Peter the Great Bay it is found at the following depths: 32 m (population density 8–20 sp./m²), 35 m (population density 88 sp./m²), 45 m

(population density 8 sp./m²). In Possjet Bay, near Furugelm Island it is found at 25 m depth with population density of up to 312 sp./m².

Phoronopsis harmeri Pixell, 1912

(Pl. II, 1–3; III, 4; IV, 2; V, 3; VII, 3–4; VIII, 2, 3)

Phoronopsis harmeri Pixell, 1912; 271–283, figs. 6–16; Emig et al., 1977: 468–470; Emig, 1979: 49; 2004; Mamkaev, 1962: 228–233, figs. 9–15; Emig, Golikov, 1990: 23–28; Emig et al., 1999: 132–133; Emig et al., 2000: 80, 81; Brito et al., 2002: 157–158.

Phoronis pacifica Torrey, 1901: 283–288, figs. 1–5.

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

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

Description. We present description of animals found in Vostok Bay (the Sea of Japan) indices of the same parameters according to Emig's description are given in parentheses (Emig, 1979).

Animals live in tubes, encrusted with sand. Tube length measures 160–200 mm, diameter – 1–2 (0.6–4) mm. Color of living animals is pinkish yellow (from green to yellow, sometimes tentacles are pigmented). In the mouth of the Tumen River (Peter the Great Bay) phoronids of this species have brick-red color. Lophophore is spiral, both parts of it contain a half-coil (1–2), the number of tentacles is 90–140 (100–400), their length measures 3–6 (1–3) mm. Only left giant nerve fiber with the diameter of 45 (20–60) μm. Feathery muscular system, muscular formula is as follows:

$$\frac{27-38 (20-49)}{17-22 (12-28)} \quad \Bigg| \quad \frac{29-40 (23-55)}{13-20 (11-26)}$$

Metanephridium of the type III (males) and IV (females). Every metanephridium has both ascending and descending branches. The first one opens with a nephridiopore on the internal side of the anal lump, the second one – with a funnel into the body cavity. Sexual dimorphism is found in the funnel morphology: males have one wide funnel, whereas females have two openings in the funnel – wide oral and narrow anal.

Dioecious species. Males have big lophophoral organs.

There is the planktonotrophic larva *Actinotrocha harmeri*.

Distribution. Cosmopolitan species. In the Pacific Ocean lives near North America (from Vancouver Island to California), Australia (Sydney, Moreton Bay), the Cook Islands, the Solomon Islands, in the Okhotsk Sea (Aniva and Mordvinov Bays). In the Sea of Japan it is found in Peter the Great Bay (Vostok Bay, Possjet Bay, the mouth zone of the Tumen River), near the coast of Sakhalin Island (in the Tatory Strait: 46° N – 50° N). In the Atlantic Ocean it is registered near the Azores and the Canaries, near the southern end of Spain.

Data on biology. In the Pacific Ocean it lives mainly on sandy-oozy grounds from intertidal zone to the depth of 89 m. In the Sea of Japan it occurs on sandy, fine sands with gravel, oozy, oozy-sandy grounds from intertidal zone to the depth of 23–89 m, (Mamkaev, 1962). According to Tarasov's data, in Vostok Bay (the Sea of Japan) biomass of this species reaches 100 g/m² (Tarasov, 1978). In Possjet Bay (Expeditia Bight) it is found at 5 m depth on oozy-sandy grounds in biocenosis of *Anadara broughtoni* + *Luidia quinaria*. Population density here reaches 70 sp./m² (Emig, 1984).

KEY TO PHORONID LARVAE (ACTINOTROCHA)

- 1(2). Late larvae have dark pigmentation all over the body, and black or deep-brown colors prevail. Two pairs of black pigment spots are located along the edge of preoral lobe
..... *Actinotrocha vancouverensis* (larva of *Ph. ijimai*) (p. 94)
- 2(1). Pigmentation of late larvae is not expressed or present only on some body sites (on the ends of tentacles, around the aboral organ, in epithelium of the stomach diverticulum)
- 3(6). Larvae are not transparent.
- 4(5). There are two ventral blood masses, stomach diverticulum is not pigmented, maximal number of tentacles is 10, length of the late larva body is 650–700 μm
..... *Actinotrocha hippocrepia* (larva of *Ph. hippocrepia*) (p. 95)
- 5(4). There are three blood masses, stomach diverticulum is gray or taupe, maximal number of tentacles is 8, length of the late larval body is 800 μm
..... *Actinotrocha sp.* (p. 95)
- 6(3). Larvae are transparent.
- 7(8). Protocoel has a form of a cylinder (two walls under the aboral organ). Late larvae have two pairs of bright red blood masses. Maximal number of tentacles is 24. Length of the late larval body is 1500 μm
..... *Actinotrocha harmeri* (larva of *Ph. harmeri*) (p. 97)
- 8(7). Protocoel has a different shape (there is only one wall behind the aboral organ).
- 9(10). Maximal number of tentacles is 38, pigmentation is absent, stomach diverticulum is paired, frontal organ is present, the size of late larvae is up to 2500 μm *Actinotrocha branchiata* (larva of *Ph. muelleri*) (p. 98)
- 10(9). Maximal number of tentacles is 12, pigmentation is present on the both sides of the aboral organ and on the ends of tentacles, stomach diverticulum is unpaired, frontal organ is absent, the size of late larvae is 1200 μm *Actinotrocha sabatieri* (larva of *Ph. psammophila*) (p. 99)

Actinotrocha vancouverensis (*Phoronis ijimai*) Zimmer, 1964
(Pl. X, 1–4)

Diagnostic features. Larvae are not transparent. There is the pigmentation of black or dark brown color. Pigment lies in the ectoderm of the preoral lobe in the area of the aboral organ and in the ectoderm of the oral field. Hyposphere is weakly pigmented. The length of mature larvae does not exceed 900 μm . Maximal number of tentacles is 14. Stomach diverticulum is unpaired. There are two blood masses. The primordia of definitive tentacles are absent. Frontal organ is present.

Description. Larvae, which have just detached from embryonic agglomeration, have 180–220 μm length. Episphère diameter (up to 180 μm) is just a little smaller than the length of the larva itself (pl. X, *fig. 1*). Prototroch and metatroch are present, telotroch is not developed. Post-oral cilia line goes along the surface of the tentacular spindle, on which bulges are notable, corresponding to two pairs of larval tentacles, of which the ventral pair is designated more clearly than the lateral one (pl. X, *fig. 1*). A typical black pigmentation on the abdominal body side from the mouth to the tentacular spindle (oral field) (pl. X, *fig. 1*) is present. There is a tuft of cilia on the episphère apically; it is underlayed with the ectoderm thickening of the dorsal side of the head lobe (the primordium of the aboral nerve ganglion) (pl. X, *fig. 1*).

Larvae have the length of 270 μm at the stage of 6 tentacles (pl. X, *fig. 2*). They differ from larvae of the previous stage by body proportions. A considerable body part develops in a larva, i. e. a part of body, located behind tentacular corona. As a result the relative diameter of episphère proves to be half of the length of hyposphère. In the area of the postoral cilia line (metatroch) three pairs of tentacles are formed. Intestinal walls become of yellowish brown color.

Later larvae (with the length of about 400 μm) have 4 pairs of tentacles and are characterized by a thicker, “fleshy” integument. The ectoderm of “exumbrella” and “subumbrella” of the head lobe come close, as a result coelomic cavity between them becomes obliterated. The rudements of the head lobe coelom remain only under the aboral nerve ganglion. On this stage telotroch is well developed (pl. X, *fig. 3*). Two pairs of black pigment spots along the edge of the preoral lobe, metasomal outgrowth and two symmetrical blood masses, located on the ventro-lateral sides of oesophagus in the place of epi- and hyposphère connection, appear (pl. X, *fig. 3*). Now color spectrum of larva consists of three colors: black (pigmentation of ventral ectoderm and occipital lamina), yellow (coloration of intestine) and red (erythrocytes agglomerations).

Larval morphology does not change much on the following developmental stages. At the stage of 14 tentacles body length reaches 800–900 μm (pl. X, *fig. 4*). Blood cell agglomerations increase in size and acquire bright red color.

Tentacles are weakly pigmented, almost transparent; yellowish intestines can be seen in their base through a mantle, which is transparent here. The most part of hyposphere, up to the level of the intestine beginning, is velvety and blackish brown. Below this level hyposphere is weakly pigmented, and the yellowish intestine can be seen through it. Telotroch is developed very well, the length of its thick cilia reaches 50–90 µm. Frontal organ appears before the metamorphosis.

Young larvae of this species occur in plankton of Vostok Bay in the end of June. In July larvae of various stages may be found in plankton, in the end of July the portion of actinotrochae noticeably decreases, whereas mature ones begin to metamorphize.

Actinotrocha hippocrepia (*Phoronis hippocrepia*) Silen 1954
(Pl. XIII, 1)

Diagnostic features. Larvae are not transparent. Pigmentation appears at the stage of 8 tentacles. Dark pigment spots are situated on the ends of tentacles and along the edge of the preoral lobe (pl. XIII, *fig. 1*). Body length of mature larvae does not exceed 700 µm, maximal number of tentacles is 10. Stomach diverticulum is unpaired. There are two ventral blood masses, which merge into a common ventral mass before metamorphosis (pl. XIII, *fig. 1*). Primordia of definitive tentacles are absent. Frontal organ is absent.

There are no data on the presence of this species larva in plankton of the Sea of Japan.

Actinotrocha sp.
(Pl. XII, 1–4)

Diagnostic features. Larvae are not transparent. Epithelium of the stomach diverticulum is pigmented gray (pl. XII, *figs. 1–4*). Body length does not exceed 400 µm. Maximal number of tentacles is 10. Stomach diverticulum is unpaired, but it can be seen on histological sections that stomach diverticulum epithelium forms two septa, jutting into the stomach cavity. There are 3 blood masses, two of which are located in the places of connection of episphere and hyposphere, and one – on the ventral side of the stomach diverticulum (pl. XII, *figs. 3–4*). There are few erythrocytes blood masses, up to 10 cells in each. Primordia of definitive tentacles are present, but they can be recognized only by gystological sections. Frontal organ is not found.

Description. The earliest stages of this species larva were registered in the plankton of Vostok Bay in June and July. Young larvae have the transparent integument of episphere and semi-transparent one of hyposphere. Body length reaches 300 µm, episphere height makes a half of the body length (150 µm) (pl. XII, *fig. 1*). At this stage two medial tentacles and two rudiments of lateral

tentacles, which have a shape of protuberances on the tentacle spindle, are present (pl. XII, *fig. 1*). Accumulations of small dark pigment spots, which are visible only under the microscope and therefore are not referred by us to the diagnostic features, lie in thickened ectoderm on the ends of tentacles. Accumulation of dark brown spots, which is well seen in living actinotrochae under the binocular, lies in the ventral wall of stomach epithelium (pl. XII, *fig. 1*). Transparent integument of episphere allows to see thickened ectoderm of the aboral organ, vast area of protocoel, located under the aboral organ, and the back wall of protocoel (pl. XII, *fig. 1*). Since the area of protocoel is limited by septum only from one side, larvae of this species should be referred to the *Phoronis* genus.

Larvae of the later stage have up to 4 tentacles, body length increases up to 550 μm and metasomal process develops (pl. XII, *fig. 2*). The diameter of episphere is 260 μm , epispheric integument is transparent, and studying the larvae with microscope, one can see that internal cavity of the preoral lobe is a narrow space, which forms a broadening in the area of the aboral organ (pl. XII, *fig. 2*). This area is covered with cells of coelomic lining and acts as a cavity of the first coelom; the back protocoel wall is invisible on this stage. Hyposphere mantle often forms folds. Ventral wall of the stomach protrudes forward, forming a keel, and almost adjoins the integument. Gray pigment appears in epithelium of the ventral stomach wall together with dark brown pigment spots (pl. XII, *fig. 2*). Big, transparent, highly vacuolated cells are well seen in the epithelium of the ventral wall under the microscope. Small dark pigment spots appear in the ectoderm of telotroch together with pigment spots on the ends of tentacles.

The number of tentacles with larvae of the next stage increases up to 6, integument becomes practically lightproof, and correlation between epi- and hyposphere sizes changes (pl. XII, *fig. 3*). Body length is 700 μm , and the diameter of episphere does not change and remains equal to 260 μm . Semitransparent integument of episphere allows to see cells of the coelomic lining of protocoel, forming its back wall (pl. XII, *fig. 3*). Pigmentation of the stomach diverticulum intensifies up to the taupe color. Dark brown spots remain and are well seen on the taupe background. At this stage larvae have two ventral blood masses, located on the both sides of the oesophagus. Using a microscope, one can see the agglomeration of big colorless cells on the ventral side of the stomach: they are young erythrocytes (pl. XII, *fig. 3*).

The next stage is a larva with 8 tentacles (pl. XII, *fig. 4*). Body length is 750 μm , the diameter of episphere – 230 μm . The epithelium of the stomach diverticulum acquires very dark, almost black pigmentation, on the background of which dark brown spots become unnoticeable (pl. XII, *fig. 4*). Ventral agglomeration of erythrocytes is of red color. Metasomal process occupies almost the entire space of hyposphere. Primordia of definitive tentacles appear. They are not seen under the microscope, and for their identification it is

necessary to investigate sagittal histological sections. These rudiments look like small thickenings in the base of tentacles at their internal (facing the body) side.

By the number of features (pigment granules on the ends of tentacles, unpaired intestinal diverticulum, opaque body) the described above *Actinotrocha* sp. is close to the larva of *Ph. hippocrepi*a. In Vostok Bay adult specimens of this species are not found. The closest place of occurrence of adult *Ph. hippocrepi*a is Aniva Bay. Unlike this species larvae, described by Emig (Emig, 1982), larvae from Vostok Bay (the Sea of Japan) have expressed pigmentation of the stomach diverticulum, additional unpaired agglomeration of erythrocytes (totally there are 3 of them, but not 2), maximal number of tentacles is 8 (but not 10), body length is 800 μm (but not 700 μm), and rudiments of definitive tentacles.

It is interesting that Emig and Golikov (1990) mention finding of larvae, which are referred by the authors to the species *Ph. psammophila* in Vostok Bay. Unfortunately they do not give the description of this larva. *Actinotrocha* sp., described here, has some features, which relate it to the larva of *Ph. psammophila* species: three blood masses, the presence of the primordia of definitive tentacles. However, according to Emig's description (Emig, 1982), *Ph. psammophila* larva is big (up to 1 mm length) and transparent, has no distinct dark pigmentation of the stomach diverticulum, the number of tentacles before the metamorphosis reaches 12, unlike *Actinotrocha* sp., which is not transparent, it has pigmentation, body length of up to 800 μm and maximal number of tentacles 8.

The larvae are found in plankton of Vostok Bay (the Sea of Japan) in August and September.

***Actinotrocha harmeri* (*Phoronopsis harmeri*) Zimmer, 1964**
(Pl. IX, 1–4)

Diagnostic features. Larvae are transparent, living mature larvae are pinkish. Body length does not exceed 1.5 mm. Maximal number of tentacles is 24. Stomach diverticulum is unpaired. There are 4 blood masses. There are no primordia of definitive tentacles. Frontal organ is present.

Description. Larvae of all stages are transparent. Young larvae on the stage of 8 tentacles have body length of 130 μm and the diameter of episphere 100 μm . Coelomic cylinder, situated under the apical plate, is well seen (pl. IX, fig. 1). Telotroch is not developed.

Larvae at the stage of 12 tentacles have body length of 400–600 μm . Two groups of cells, located on the dorsal side, to the left and right of the oesophagus, appear in episphere, they are primordia of blood masses (pl. IX, fig. 2). Erythrocytes are scanty and have no pigment. The stomach diverticulum (protrusion of the stomach ventral side on the level of tentacles circle) becomes

noticeable (pl. IX, *fig. 2*). Borders of this protrusion are well seen in living larvae as two dark bars along the sides of the medial line of the stomach. The opening of metasomal process appears in the ectoderm of the body ventral side (pl. IX, *fig. 3*).

Larvae at the stage of 20 tentacles have a bright pink color and the length of 900–1200 μm (pl. IX, *fig. 3*). Erythrocyte agglomerations in episphere even greater increase in diameter and get pinkish coloration. The stomach diverticulum has a form of a keel and almost adjoins a body wall on the level of tentacles. The second pair of erythrocytes accumulations appears on the ventro-lateral sides of hyposphere, a little higher than the stomach diverticulum (pl. IX, *fig. 3*). They are formed by the small number of cells of white color. At this stage metasomal sac has a form of a wide (up to 150 μm) tape, which goes along the stomach up to the beginning of the back intestine.

Larvae with 24 tentacles have a bright yellowish pink color and reach 1300–1400 μm length. Erythrocytes agglomerations are of scarlet coloration. Two main agglomerations (on the dorso-lateral sides of episphere) strongly increase in size and expand, shifting to the dorso-lateral hypospheres (pl. IX, *fig. 4*). In addition to the four main erythrocyte agglomerations several more (from 1 to 4) small spherical agglomerations appear (pl. IX, *fig. 4*). These additional agglomerations have a bright pink color and are placed parallel to the tentacular circle and a little higher of it. A noticeable thickening of ectoderm (the frontal organ) appears in the middle of the medial epispheric line. The dorsal blood vessel goes along the dorsal surface of the stomach from the beginning of the back intestine to the place of connection of the body and episphere (pl. IX, *fig. 4*). Its walls strongly constrict, and it is well seen in living larvae. Metasomal process strongly increases in length and forms numerous folds on the ventral side of the body. Such larvae are ready for metamorphosis.

Young larvae of this species appear in plankton of Vostok Bay in the beginning or middle of August. Larvae of all stages may be found in plankton of Vostok Bay up to the end of October. In the beginning of November larvae of the stage of 20 tentacles are especially numerous, and in November larvae of 24 tentacles stage occur. Approximately on the 5–8th of November mature larvae start metamorphosis, and at this time just metamorphosed young phoronids are numerous in plankton. Metamorphosis lasts until late November to early December.

Actinotrocha branchiata (*Phoronis muelleri*) Müller, 1856
(Pl. XI, 1–2)

Diagnostic features. Larvae are transparent. The border of the protocoel, designated only by the back wall, is already noticeable in larvae at the stage of 8 tentacles. Yellow pigmentation appears at the stage of 14 tentacles and lies in

the epithelium of the tentacular base, of the preoral lobe edge and of telotroch. Body length of mature larvae can reach 2 mm, but more often it is 1.5–1.7 mm. Maximal number of tentacles is 42, usually it is 30–38. The stomach diverticulum is paired, strongly vacuolated (pl. XI). There are two blood masses, located on the both sides of the stomach. Erythrocytes agglomerations appear at the stage of 20 tentacles (pl. XI, *fig. 1*). At the stage of 28 tentacles the primordia of definitive tentacles appear (pl. XI, *fig. 2*). These primordia look like small epithelial protrusions, located in the base of the aboral side of every larval tentacle. The frontal organ appears before metamorphosis (pl. XI, *fig. 2*).

Larvae of this species are not found in plankton of the Sea of Japan.

Actinotrocha sabatieri (*Phoronis psammophila*) Roule, 1896
(Pl. XIII, 2)

Diagnostic features. Larvae are transparent, pigmentation appears in larvae at the stage of 6 tentacles. Two first pigment agglomerations are situated on the both sides of the aboral organ, later pigment on the ends of tentacles appears (pl. XIII, *fig. 2*). Body length is 1–1.2 mm, maximal number of tentacles is 12. The stomach diverticulum is unpaired. There are three blood massae: two on both sides of the stomach diverticulum (in the places of connection of epi- and hyposphere) and one ventral accumulation (pl. XIII, *fig. 2*). The primordia of definitive tentacles are epithelial thickening in the base of larval tentacles. The frontal organ is absent.

The larvae of this species are not registered in the plankton of the Sea of Japan.

Acknowledgments

I am most grateful to Dr. A.V. Chernyshev, Dr. Yu. M. Yakovlev and Dr. V.I. Radashevsky (Institute of Marine Biology) for collecting of phoronids. The project was financed by Russian Foundation for Basic Research (project 05–04–49272), by Council of Grants of the Russian Federation President (project MK–42.2003.04), by Program Universities of Russia (project UR – 07.02.569).

REFERENCES

- Andrews E.A.* 1890. On a new American species of the remarkable animal *Phoronis* // Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat (Sec. Biol.). V. 71. P. 445–449.
- Bailey-Brock J.H., Emig C.C.* 2000. Hawaiian Phoronida (Lophophorata) and their distribution in the Pacific Region // Pacific Science. V. 54. N. 2. P. 119–126.
- Beneden P, van* 1858. Note sur un annelide cephalobranche sans soies, designe sous le nom de *Ceprina* // Ann. Sciens. Natur. V. 10. P. 11–23.

- Benham W.B. 1889. The anatomy of *Phoronis australis* // Quart. J. Microsc. Sci. V. 30. P. 125–158.
- Brito M.C., Emig C.C., Núñez J., Riera R., Roldán C., Viéitez J.M. 2002. Nuevos registros de foronídeos en Lanzarote, islas Canarias (Lophophorata: Phoronida) // Vieraeta (Folia Scientiarum Biol. Canariensium). V. 30. P. 153–159.
- Cori C.J. 1889. Beitrag zur Anatomie der *Phoronis* Inaug. Diss. Prag. 48 p.
- Emig C.C. 1969. Considération sur la systématique des Phoronidiens. III. *Phoronis psammophila* Cori, 1889, et *Phoronis architecta* Andrews, 1980 // Bull. Mus. Hist. Nat. Paris. T. 41. P. 312–327.
- Emig C.C. 1974. The systematics and evolution of the phylum Phoronida // Z. Zool. Syst Evol.-forsch. Bd 12. S.128–151.
- Emig C.C. 1977. Embriology of Phoronida // Amer. Zool. V. 17. P. 21–37.
- Emig C.C., Boesch D.F., Rainer S. 1977. Phoronida from Australia // Rec. Austral. Mus. V. 30, N 16. P. 455–474.
- Emig C.C. 1979. British and other Phoronides // Synopsis of the British Fauna. V. 13. P. 1–57.
- Emig C.C. 1982. The biology of Phoronida // Mar. Biol. V. 19. P. 2–90.
- Emig C.C. 1984. New data on the phoronids, Lophophorata, collected by Soviet expeditions // Biologiya Morya. N 4. P. 65–67. (In Russian with English summary).
- Emig C.C. 1985. Philogenetic systematics in Phoronida (Lophophorata) // Z. Zool. Syst Evol.-forsch. Bd 23. S. 184–193.
- Emig C.C., Golikov A.N. 1990. On phoronids of the Far Eastern seas of the USSR and their distribution in the Pacific Ocean // Zool. Zhurnal. V. 69, N 6. P. 22–30 (In Russian with English summary).
- Emig C.C., Carrascosa M.G., Roldán C., Viéitez J.M. 1999. The occurrence in the Chafarians Island (S.E. Alboran Sea, western Mediterranean) of four species of Phoronida (Lophophorata) and their distribution in the north-eastern Atlantic and Mediterranean areas // Cah. Biol. Mar. V. 40. P. 129–133.
- Emig C.C., Roldán C., Viéitez J.M. 2000. Foronídeos del litoral luso-español // Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat (Sec. Biol.). V. 96, N 1–2. P. 77–83.
- Emig C.C. 2004. Phoronida. <http://www.com.univ-mrs.fr/DIMAR/Phoro/>
- Gilchrist J.D.F. 1907. New forms of the Hemichordata from South Africa // Trans. S. Afr. Philos. Soc. V. 17. P. 151–176.
- Harmer S.F. 1917. On *Phoronis ovalis* // Quart. J. Microsc. Sci. V. 62. P. 115–148.
- Hilton A.W. 1930. Phoronidea from the coast of Southern California // J. Entomol. Zool. Claremont. V. 22. P. 33–35.
- Hyman L.H. 1958. The occurrence of chitin in the lophophorate phyla // Biol. Bull. Mar. Biol. Lab. Woods Hole. V. 114. P. 106–112.
- Hyman L.H. 1959. The invertebrates. V. 5. Smaller coelomate groups. New York. 783 p.

- Kowalevsky A.O. 1867. Anatomy and development history of *Phoronis* // Zapiski St.-Peterburg. Acad. Nauk. V. 2. P. 1–35. (In Russian).
- Malakhov V.V., Temereva E.N. 1999. Embryonic development of the phoronid *Phoronis ijimai* (Lophophorata, Phoronida): two sources of the coelomic mesoderm // Doklady Biol. Sci. V. 365. P. 166–168.
- Malakhov V.V., Temereva E.N. 2000. Embryonic development of the phoronid *Phoronis ijimai* // Russian J. Mar. Biol. V. 26, N 6. P. 412–421.
- Mamkaev Yu.V. 1962. About the Far-Eastern phoronids // Issledovaniya Dalnevostochnykh Morei SSSR. V. 8. P. 219–237. (In Russian).
- Marsden J.C. 1959. Phoronidea from the Pacific coast of North America // Canad. J. Zool. V. 37. P. 87–111.
- Meek A. 1917. On the Phoronidea. Rep // Dave mar. Lab. Cullercoats. V. 6. P. 33–48.
- Müller J. 1846. Bericht über einige neue Thierformen der Nordsee // Arch. Anat. Physiol. Bd 13. S. 101–104.
- Oka A. 1897. Sur une nouvelle espece japonaise du genere *Phoronis* // Annot. Zool. Jap. V. 1. P. 147–150.
- Pixell H. 1912. Two new species of the Phoronidea from Vancouver Island // Quart. J. Microsc. Sci. V. 58. P. 257–284.
- Roule L. 1889. Sur une nouvelle espece mediterraneenne du genre *Phoronis* // Comp. Rend. Acad. Sci. Paris. T. 109. P. 195–196.
- Roule L. 1896. Sur les metamorphoses larvaires de *Phoronis sabatieri* // Comp. Rend. Acad. Sci. Paris. T. 122. P. 1343–1345.
- Scarlato O.A., Golikov A.N., Vassilenko S.V., Tzvetkova N.L., Gruzov E.N., Nesis K.N. 1967. Composition, structure and distribution of biocenoses in shoaling water of the Possjet Bay (Sea of Japan) // Issledovaniya Fauny Morei. V. 5, N 13. P. 5–61. (In Russian).
- Selys-Longchamps M. 1903. Ueber *Phoronis* und *Actinotrocha* bei Helgoland // Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen Helgol. Bd 6. S. 1–55.
- Selys-Longchamps M. 1907. *Phoronis*. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. Monogr. 30. 280 S.
- Silen L. 1952. Researches on Phoronidea of the Gullmar Fiord area (West coast of Sweden) // Arkh. Zool. Bd 4, N 4. S. 95–140.
- Silen L. 1954a. On the nervous system of *Phoronis* // Arkh. Zool. New ser. Bd 6. S. 1–40.
- Silen L. 1954b. Developmental biology of Phoronidea of the Gullmar Fjord area (West coast of Sweden) // Acta Zool. Bd 35. S. 215–257.
- Tarasov V.G. 1978. Distribution and trophic zoning of the ground associations from soft bottom of the Vostok Bay (Sea of Japan) // Biologiya Morya. N 6. P. 16–22. (In Russian with English summary).
- Temereva E.N., Malakhov V.V. 1999. A new rock dwelling phoronid species, *Phoronis svetlanae* (Lophophorata, Phoronida) from the Sea of Japan // Zool. Zhurnal. V. 78, N 5. P. 626–630. (In Russian with English summary).

- Temereva E.N.* 2000. New phoronid species *Phoronopsis malakhovi* (Lophophorata, Phoronida) from the South China Sea // *Zool. Zhurnal*. V. 79, N 9. P. 1088–1093. (In Russian with English summary).
- Temereva E.N., Malakhov V.V., Yakovis E.L., Fokin M.V.* 2000. *Phoronis ovalis* (Phoronida, Lophophorata) in the White Sea: the first discovery of phoronids in the Arctic Basin // *Doklady Biol. Sci.* V. 374. P. 523–525.
- Temereva E.N., Malakhov V.V.* 2001. The morphology of the phoronid *Phoronopsis harmeri* // *Russian J. Mar. Biol.* V. 27, N 1. P. 21–30.
- Temereva E.N., Malakhov V.V.* 2003. The organization and origin of the phoronids blood system // *Doklady Biol. Sci.* V. 389, N 4. P. 1–4.
- Torrey H.B.* 1901. On *Phoronis pacifica* n. sp. // *Biol. Bull. Mar. Biol. Lab. Woods Hole*. V. 2. P. 282–288.
- Wagener R.* 1847. Ueber den Bau der *Actinotrocha brahchiata* // *Arch. F. Anat., Physiol.* Bd 14. S. 202–206.
- Wright T.S.* 1856. Description of two tubicolar animals // *Proc. Roy. Soc. Edinburgh*. V. 1. P. 165–167.
- Zimmer R.L.* 1964. Reproductive biology and development of Phoronida. University Microfilm, Ann Arbor. 416 p.

Таблицы

Plates

Условные сокращения к таблицам I – XV

Figures legend to plates I – XV

a – ampulla (ампула); *ab* – ascending branch of metanephridium (восходящая ветвь метанефридия); *abi* – ascending branch of intestine (восходящая ветвь кишечника); *af* – anal funnel (анальная воронка метанефридия); *al* – anal papilla (анальный бугор); *am* – anal mesentery (анальный мезентерий); *ao* – aboral organ (аборальный орган); *ap* – apical part of the longitudinal fiber (апикальная часть ленты продольной мускулатуры); *at* – adult tentacles (дефинитивные щупальца); *az* – aboral formation zone of tentacles (аборальная зона закладки щупалец); *bc* – blood corpuscles (эритроциты); *bc1* – bound of the protoceol (граница протоцеля); *bm* – basal membrane (базальная мембрана); *bp* – basal part of the longitudinal fiber (базальная часть ленты продольной мускулатуры); *c* – collar (воротничок); *c1* – protoceol (предротовой целом – протоцель); *c2* – mesocoel (щупальцевый целом – мезоцель); *c3* – metacoel (туловищный целом – метацель); *clm (ap)* – central longitudinal muscle (apical part of the longitudinal fiber) (центральная – апикальная часть ленты продольной мускулатуры); *clo* – cavity of the lophophoral organ (полость лофофорального органа); *cm* – circular muscle (кольцевая мускулатура); *cpl* – central plasm of muscle syncytium with nuclei and connective strings (центральная цитоплазма мышечного синцития с ядрами и соединительными тяжами); *ctt* – cilia of the telotroch (реснички телотроха); *db* – descending branch of nephridium (нисходящая ветвь метанефридия); *dbi* – descending branch of intestine (нисходящая ветвь кишечника); *dv* – dorsal blood vessel (дорсальный кровеносный сосуд); *elo* – epithelium of the lophophoral organ (эпителий лофофорального органа); *elt* – external layer of the tube (наружный слой трубки); *es* – erisphere (эписфера); *f* – funnel (воронка метанефридия); *gnf* – giant nerve fiber (гигантское нервное волокно); *hnp* – hind part of the body (задний туловищный участок тела); *hp* – head part of body (головной участок тела); *hs* – hyosphere (гипосфера); *i* – intestine (кишечник); *ilt* – inner layer of the tube (внутренний слой трубки); *l* – lobe of nephridial funnel (эпителиальная лопасть воронки метанефридия); *lac* – left anal chamber (левая анальная камера туловищного целома); *llm* – left lateral mesentery (левый латеральный мезентерий); *lm* – longitudinal muscle (продольная мускулатура); *loc* – left oral chamber (левая оральная камера целома); *loph* – lophophore (лофофор); *lv* – left blood vessel (левый кровеносный сосуд); *me* – masses of embryos (скопления эмбрионов); *m* – mouth (рот); *ml* – metanephridium lump (бугор метанефридия); *mlm (bp)* – marginal longitudinal muscle (basal part of the longitudinal fiber) (маргинальная – базальная часть ленты продольной мускулатуры); *mp* – middle part of the body (средний туловищный участок тела); *mt* – metatroch (метатрох);

ms – metasomal sac (метасомальный карман); *mv* – median blood vessel (медиальный кровеносный сосуд); *n* – nephridiopore (нефридиопор); *oes* – oesophagus (пищевод); *of* – oral funnel (оральная воронка метанефридия); *ofl* – oral field of hyposphere (оральное поле гипосферы); *om* – oral mesentery (оральный мезентерий); *ooc* – oocytes (ооциты); *oz* – oral formation zone of tentacles (оральная зона закладки щупалец); *pao* – pigmentation of the aboral organ (пигментация аборального органа); *pl* – preoral lobe (преоральная лопасть); *pms* – pore of the metasomal sac (отверстие метасомального кармана); *pn* – protonephridium (протонефридий); *po* – piriform organ (фронтальный орган); *pp* – pigment patch (пигментные пятна); *psd* – dark pigment spots (темные пигментные пятна); *pst* – pigment spots of tentacles (пигментация щупалец); *pstt* – pigment spots of telotroch (пигментация телотроха); *pt* – prototroch (прототрох); *rac* – right anal chamber (правая анальная камера туловищного целома); *rlm* – right lateral mesentery (правый латеральный мезентерий); *roc* – right oral chamber (правая оральная камера туловищного целома); *s* – stomach (желудок); *sd* – stomach diverticulum (печеночный вырост желудка); *shm* – shell of mollusk (раковина моллюска); *sp* – spermatogonia (сперматогонии); *t* – tentacle (щупальце); *tt* – telotroch (телотрох); *tb* – tube (трубка); *vsd* – vacuolated cells in the stomach diverticulum (вакуолизованные клетки печеночного выроста желудка); *ybc* – young blood corpuscles (молодые эритроциты); *vm* – ventral mesentery (вентральный мезентерий); *vpt* – vasoperitoneal tissue (вазоперитонеальная ткань).

Таблица I. Внешняя морфология. 1 – схема строения тела и подразделение его на участки; 2 – внешний вид *Phoronis ijimai* (рисунок с живых животных); 3 – головной конец *Phoronis muelleri*. Масштабы: 2 = 3 мм; 3 = 1 мм

Plate I. External morphology. 1 – the scheme of the body division; 2 – external view of the *Phoronis ijimai* (drawing of the live animals); 3 – head part of the body of the *Phoronis muelleri*. Scales: 2 = 3 mm; 3 = 1 mm

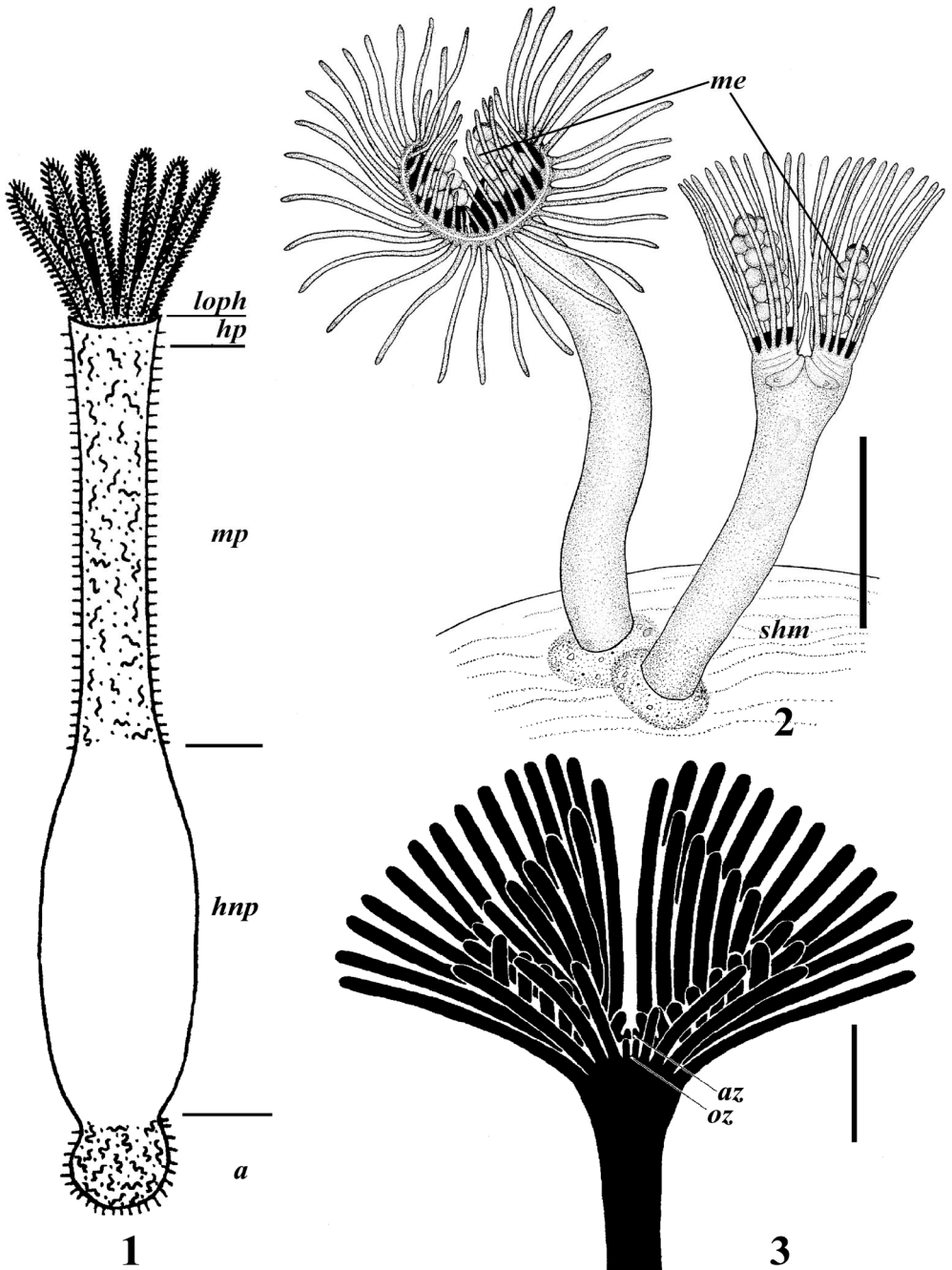


Таблица II. Песчаные (1–4) и сверлящие (5) форониды. Фотографии с живых животных (1, 2, 4, 5) и со сканирующего электронного микроскопа (3). 1–4 – *Phoronopsis harmeri* (1 – особи в трубке; 2 – особи, вынутые из трубок, рядом с трубками; 3 – головной конец тела со щупальцами, 4 – лофофор); 5 – *Phoronis hippocrepi* в раковине моллюска. Масштабы: 1 = 6 мм; 2 = 5 мм; 3 = 1 мм; 5 = 2 мм

Plate II. Sand dwelling (1–4) and shell (rock) dwelling (5) phoronids. Photos of the live animals (1, 2, 4, 5) and photo by SEM (3). 1–4 – *Phoronopsis harmeri* (1 – animals in the tubes; 2 – animals without tubes alongside of the tubes; 3 – the head part of the body with the tentacles, 4 – the lophophore); 5 – *Phoronis hippocrepi* in the shell of the mollusk. Scales: 1 = 6 mm; 2 = 5 mm; 3 = 1 mm; 5 = 2 mm

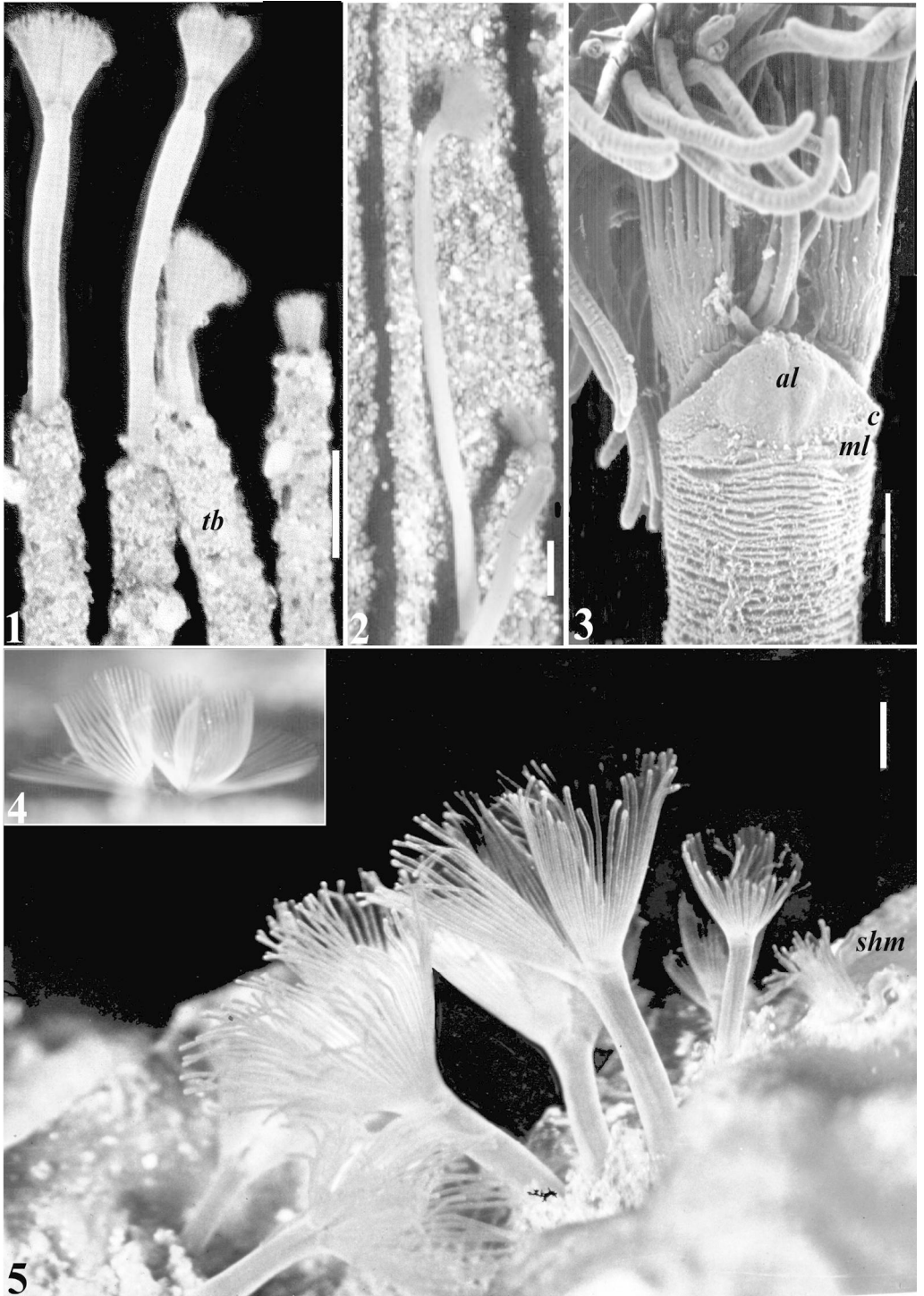
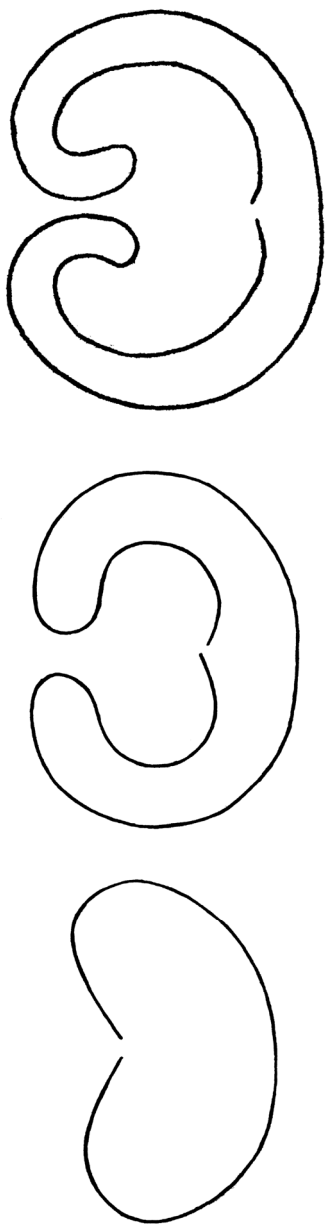


Таблица III. Типы строения лофофоров форонид, схемы. 1 – овальный (*Phoronis ovalis*); 2 – подковообразный (*P. psammophila*, *P. muelleri*); 3 – переходный к спиральному (*P. hippocreperia*, *P. svetlanae*, *P. ijimai*, *Phoronopsis albomaculata*); 4 – спиральный (*Phoronopsis harmeri*); 5 – хеликоидальный (*Phoronopsis californica*)

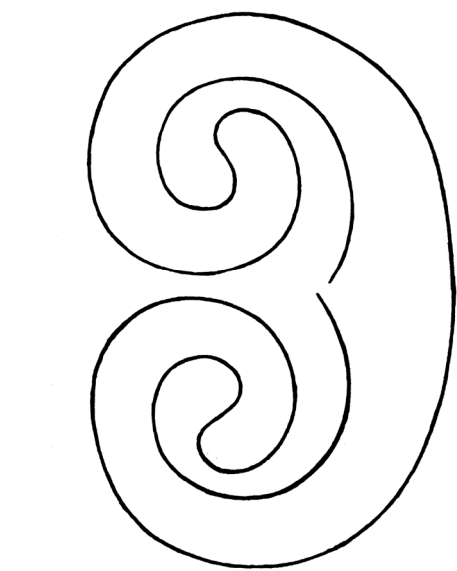
Plate III. Variation in lophophore shape, schemes. 1 – oval (*Phoronis ovalis*); 2 – horseshoe-shaped (*P. psammophila*, *P. muelleri*); 3 – horseshoe-shaped – transitional to spiral (*P. hippocreperia*, *P. svetlanae*, *P. ijimai*, *Phoronopsis albomaculata*); 4 – spiral (*Phoronopsis harmeri*); 5 – helicoidal (*Phoronopsis californica*)



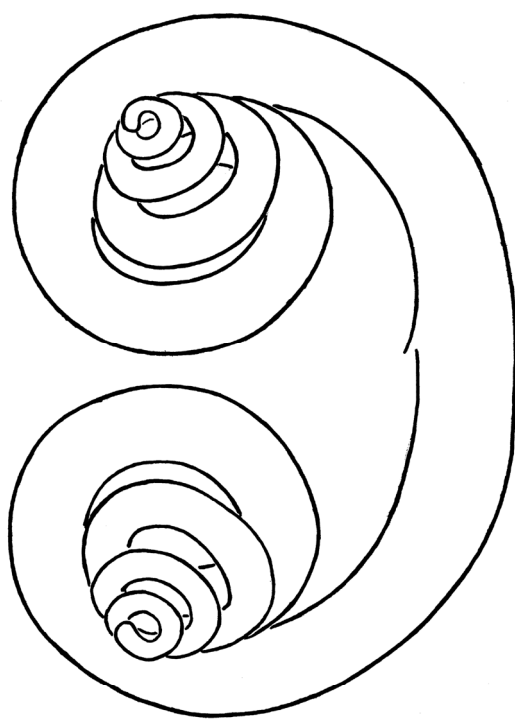
1

2

3



4



5

Таблица IV. Поперечные срезы через передний туловищный участок. 1 – *Phoronis ijimai* (фотография гистологического препарата); 2 – *Phoronopsis harmeri* (СЭМ). Стрелками указаны гигантские нервные волокна. Масштабы: 1 = 0,1 мм; 2 = 0,3 мм

Plate IV. Transverse sections through the middle part of the body. 1 – *Phoronis ijimai* (photo of the histological section); 2 – *Phoronopsis harmeri* (SEM). Nerve fibers are indicated by arrows. Scales: 1 = 0,1 мм; 2 = 0,3 мм

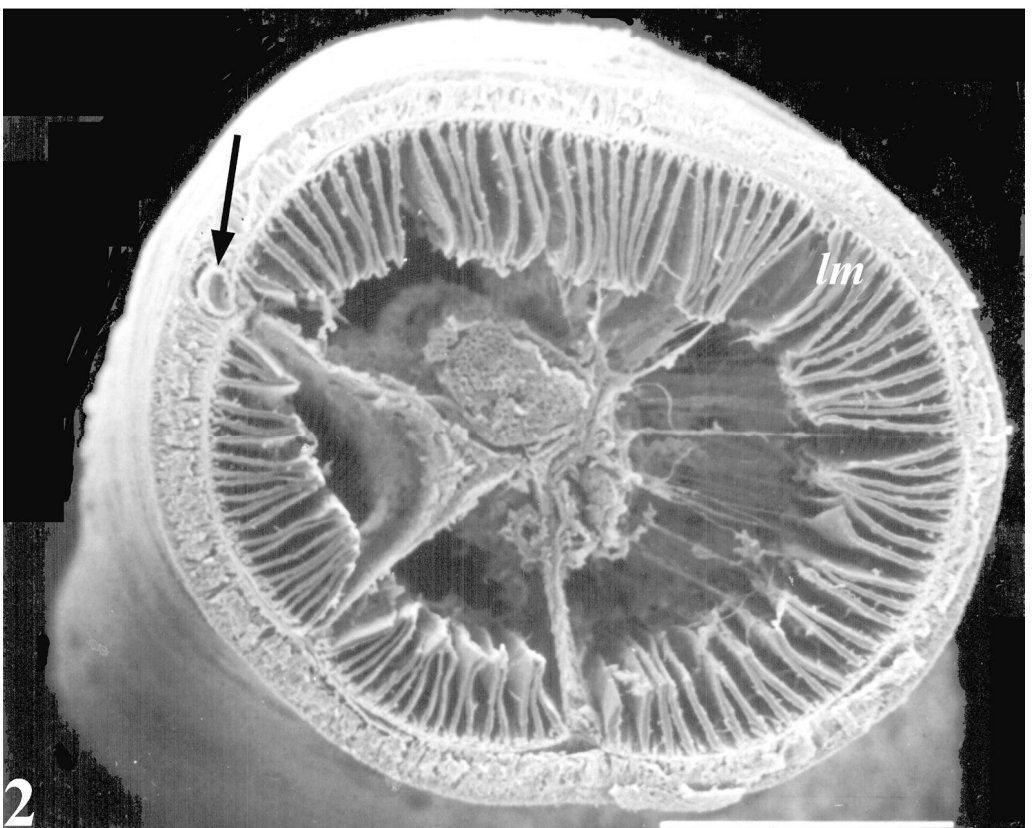
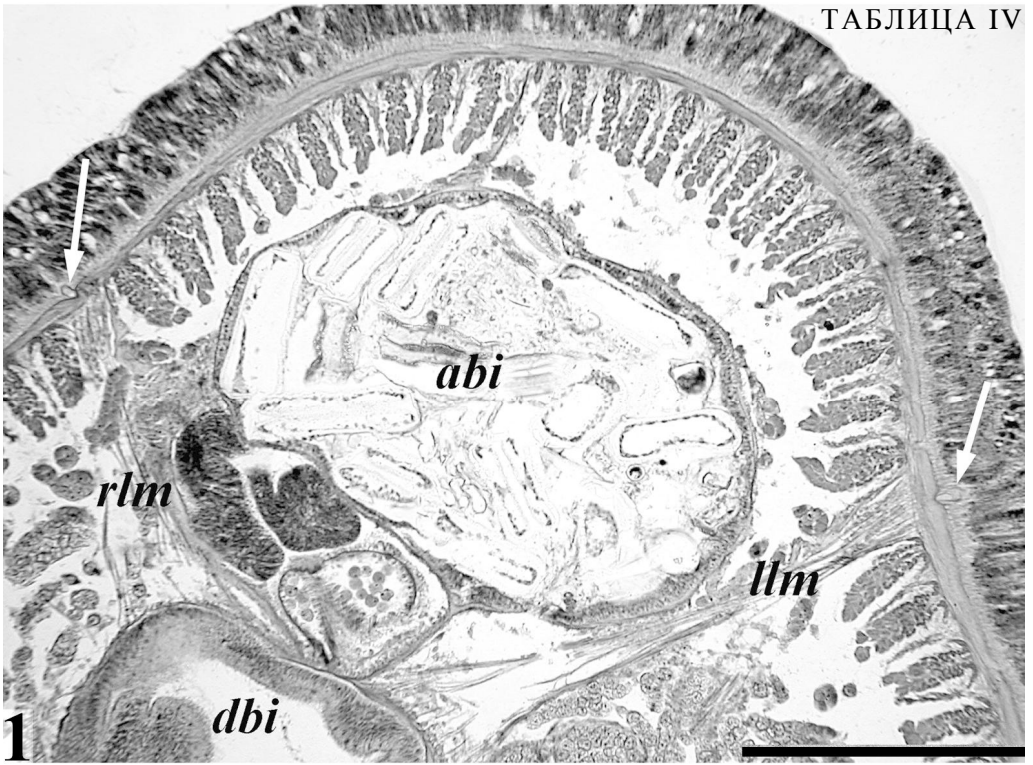


Таблица V. Типы строения продольной мускулатуры, схемы. 1, 2 – мускулатура 4-й (1) и 3-й (2) зон кожно-мускульного мешка *Phoronis pallida* (по: Silen, 1952); 3 – перьевидная мускулатура (*Phoronopsis harmeri*, *Ph. malakhovi*, *Ph. caliphornica*, *Ph. albomaculata*, *Phoronis psammophila*, *P. muelleri*, *P. svetlanae*); 4 – кустистая мускулатура (*Phoronis ijimai*, *P. hippocreperia*, *P. ovalis*, *P. australis*)

Plate V. The types of longitudinal muscle organization, schemes. 1, 2 – muscles of *Phoronis pallida* from zone 4-th (1) and zone 3-d (2) (from Silen, 1952); 3 – feathery type (*Phoronopsis harmeri*, *Ph. malakhovi*, *Ph. caliphornica*, *Ph. albomaculata*, *Phoronis psammophila*, *P. muelleri*, *P. svetlanae*); 4 – bushy type (*Phoronis ijimai*, *P. hippocreperia*, *P. ovalis*, *P. australis*)

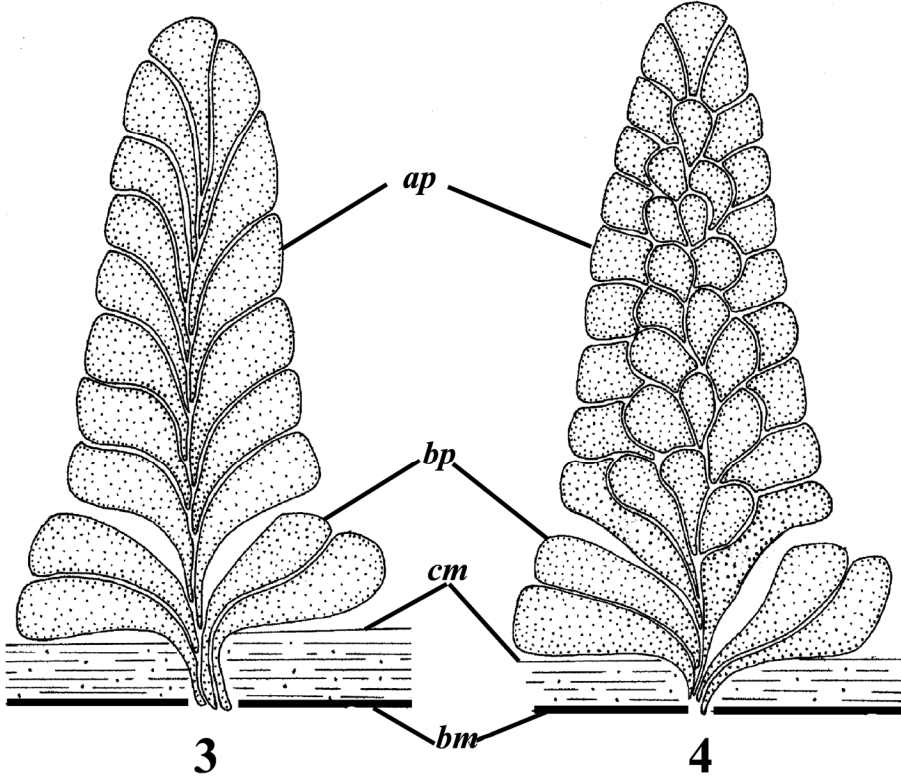
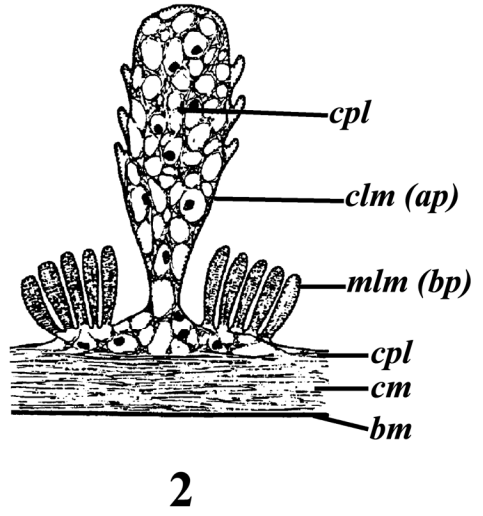
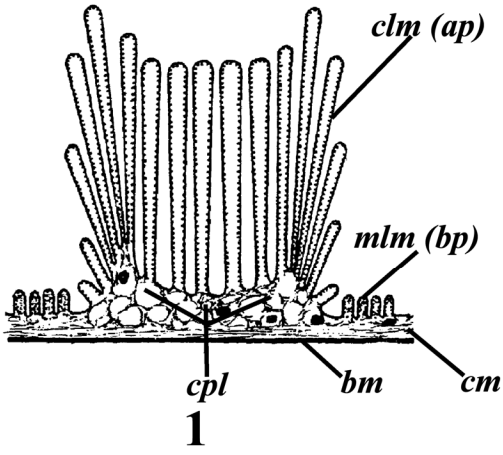


Таблица VI. Схема поперечного среза через передний туловищный участок тела *Phoronopsis harmeri*

Plate VI. The scheme of the cross-section through middle part of the *Phoronopsis harmeri* body

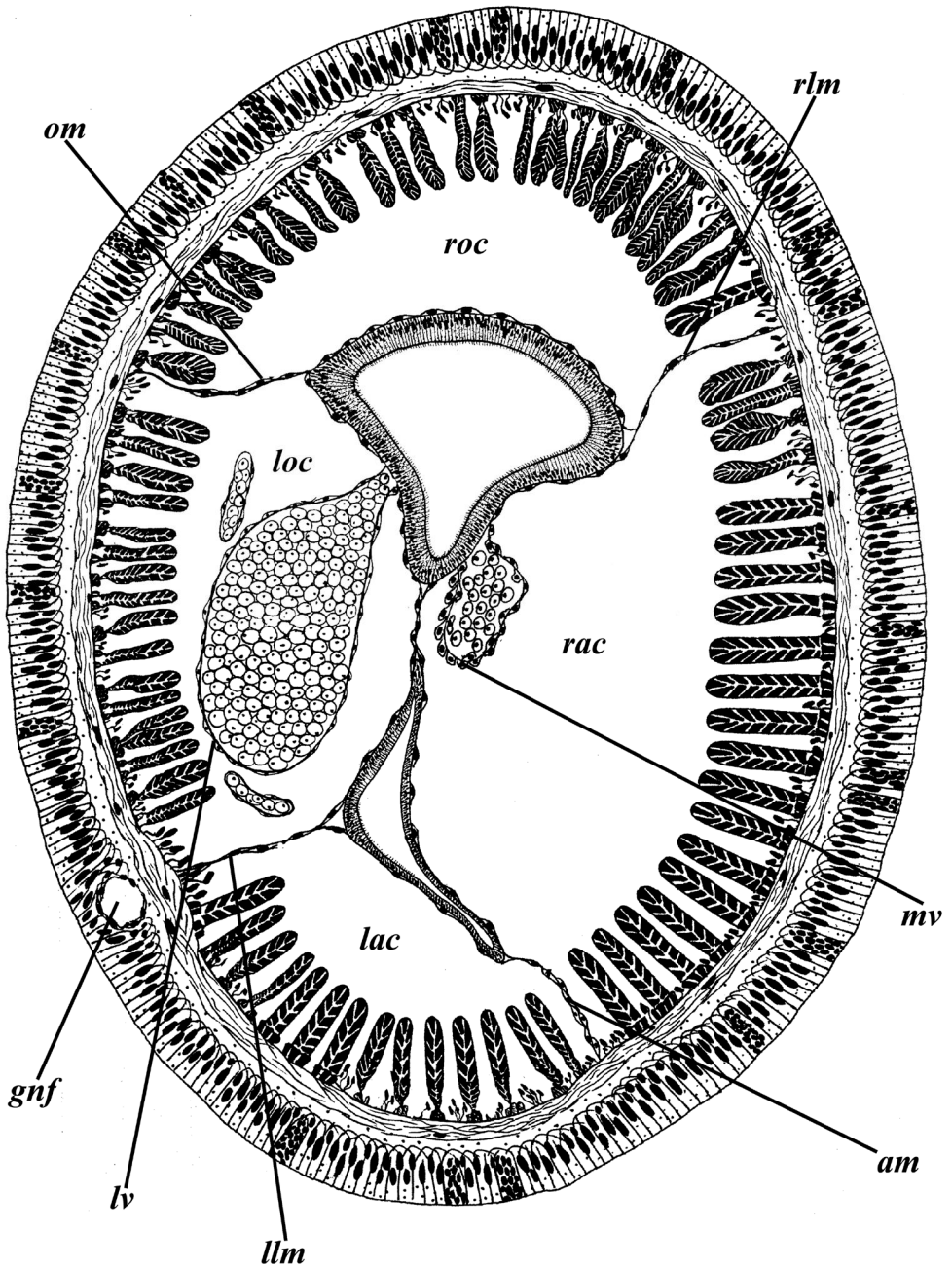


Таблица VII. Схемы строения метанефридиев (реконструкции по гистологическим срезам). 1 – тип I (*Phoronis ovalis*, *P. svetlanae*); 2 – тип II (*P. ijimai*, *P. hippocrepia*); 3 – тип III (*P. muelleri*, *P. psammophila*, *Phoronopsis albomaculata*, *Ph. harmeri* – самцы); 4 – тип IV (*Phoronopsis harmeri* – самки)

Plate VII. The types of organization of the phoronid's metanephridia, schemes (reconstructions of the histological sections). 1 – type I (*Phoronis ovalis*, *P. svetlanae*); 2 – type II (*P. ijimai*, *P. hippocrepia*); 3 – type III (*P. muelleri*, *P. psammophila*, *Phoronopsis albomaculata*, *Ph. harmeri* – males); 4 – type IV (*Phoronopsis harmeri* – females)

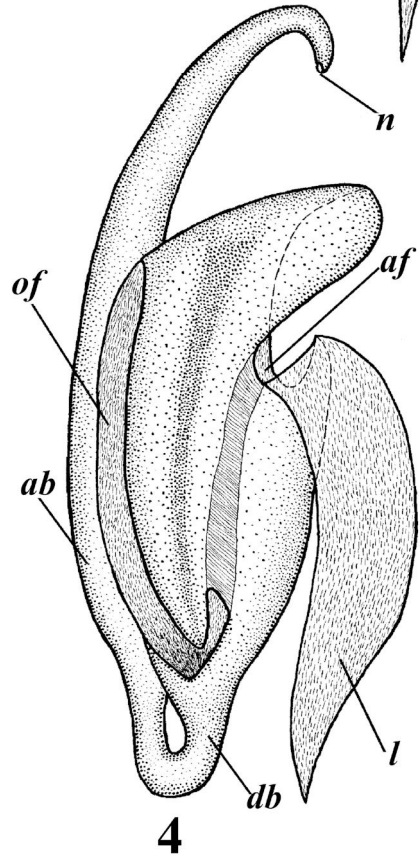
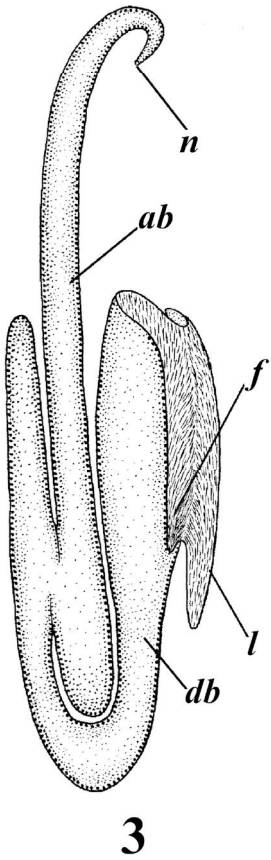
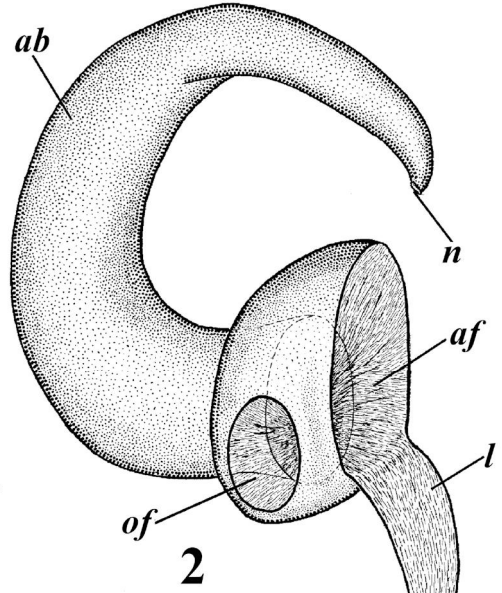
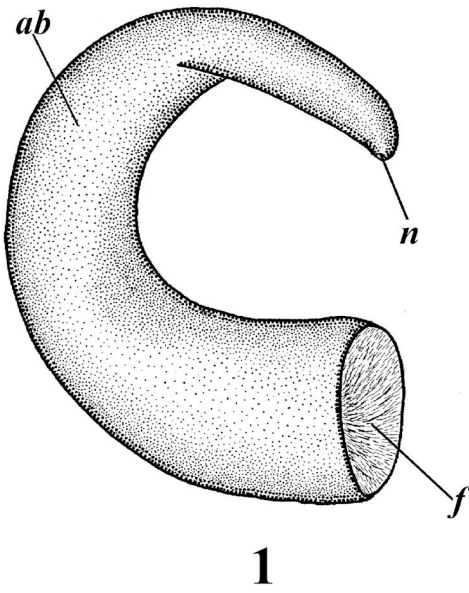


Таблица VIII. Поперечные срезы через задний туловищный участок (1, 2) и лофофоральные органы (3) форонид. 1, 3 – *Phoronopsis harmeri*, 2 – *Phoronis australis*. Масштаб 0,5 мм.

Plate VIII. Transverse sections through hind part of the body (1, 2) and through lophophoral organs (3) of the phoronids. 1, 3 – *Phoronopsis harmeri*, 2 – *Phoronis australis*. Scale 0,5 mm

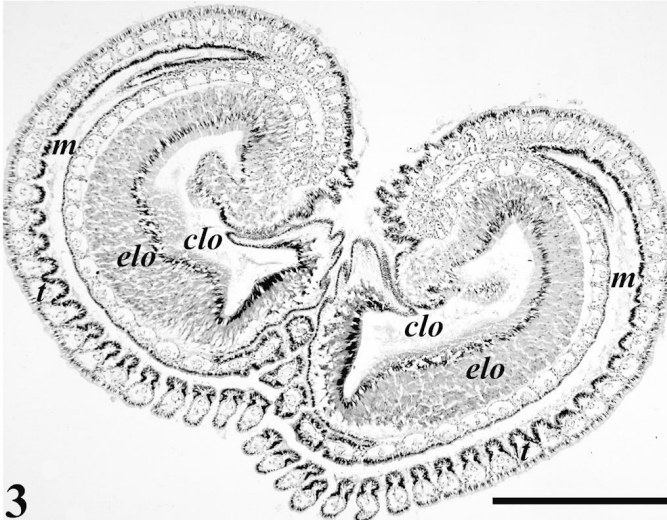
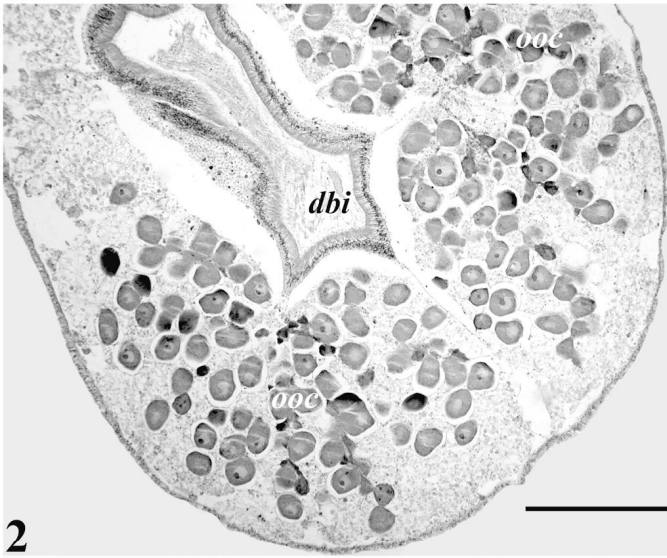
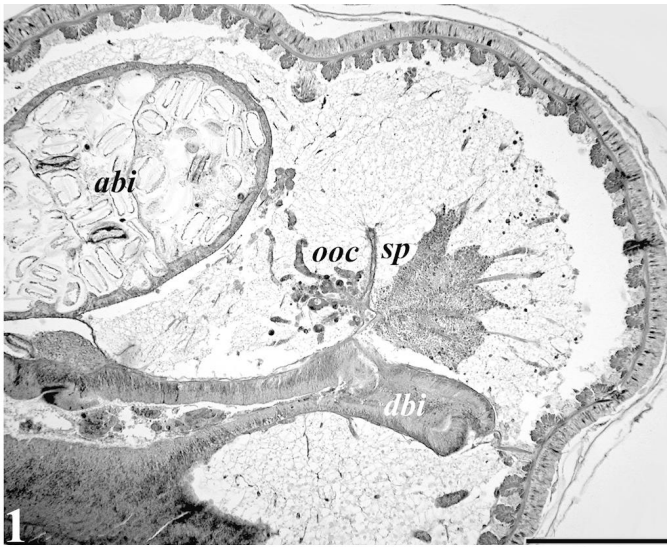


Таблица IX. Личиночное развитие *Phoronopsis harmeri*. Рисунки с живых животных. 1 – стадия 8 щупалец; 2 – стадия 12 щупалец; 3 – стадия 20 щупалец; 4 – стадия 24 щупалец. Масштабы: 1 = 50 мкм; 2 = 0,1 мм; 3, 4 = 0,2 мм

Plate IX. Larval development of the *Phoronopsis harmeri*. Drawings of live animals. 1 – 8-tentacle larva; 2 – 12-tentacle larva; 3 – 20-tentacle larva; 4 – 24-tentacle larva. Scale: 1 = 50 μm ; 2 = 0,1 mm; 3, 4 = 0,2 mm

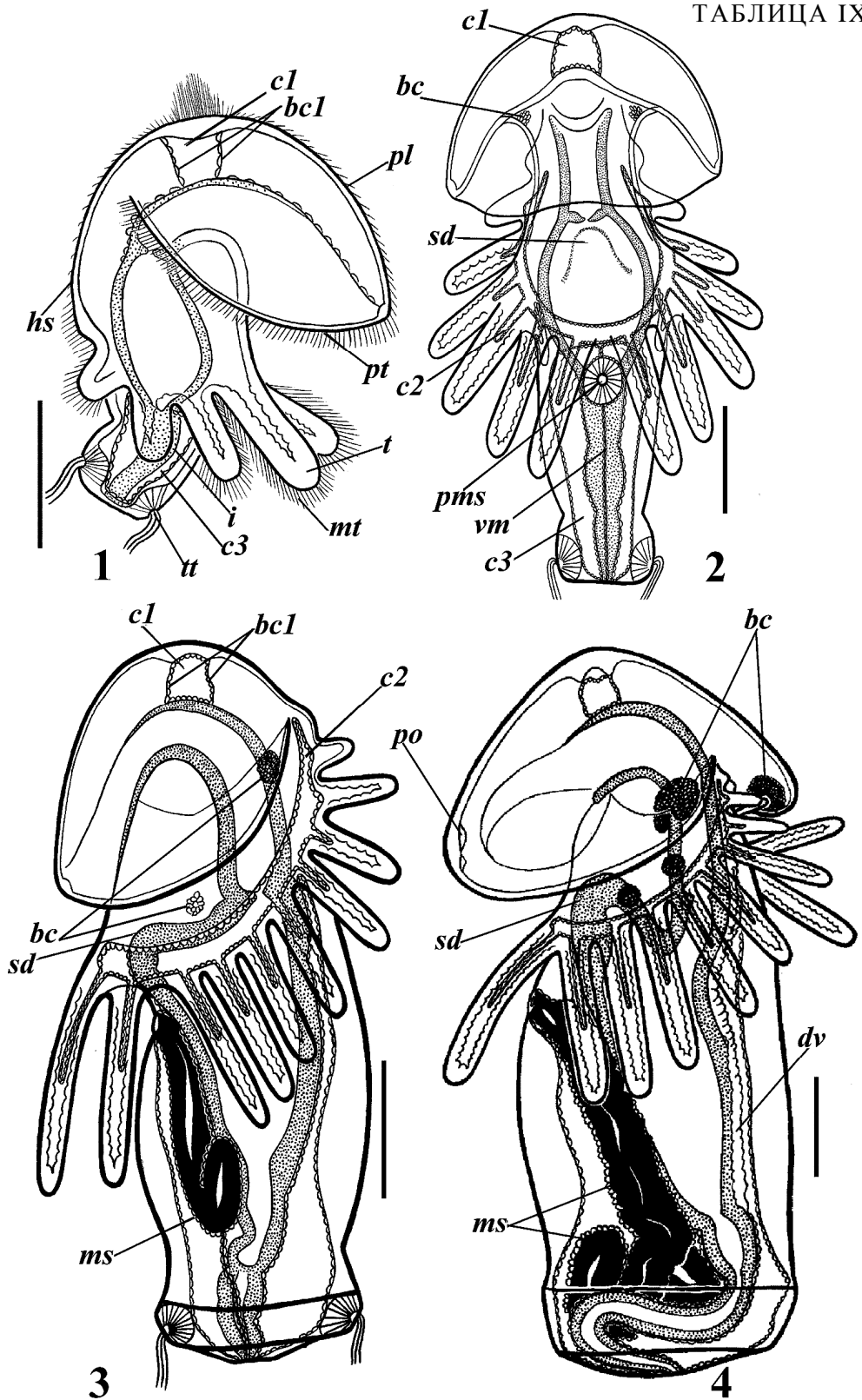


Таблица X. Личиночное развитие *Phoronis ijimai*. Рисунки с живых животных. 1 – личинка, только что оторвавшаяся от скопления эмбрионов, 2 – стадия 6 щупалец, 3 – стадия 8 щупалец, 4 – стадия 14 щупалец. Масштабы: 1–3 = 50 мкм; 4 = 0,1 мм

Plate X. Larval development of the *Phoronis ijimai*. Drawings of live animals. 1 – larva, which just now tear away from masses of embryos, 2 – 6-tentacle larva, 3 – 8-tentacle larva, 4 – 14-tentacle larva. Scales: 1–3 = 50 μm ; 4 = 0,1 mm

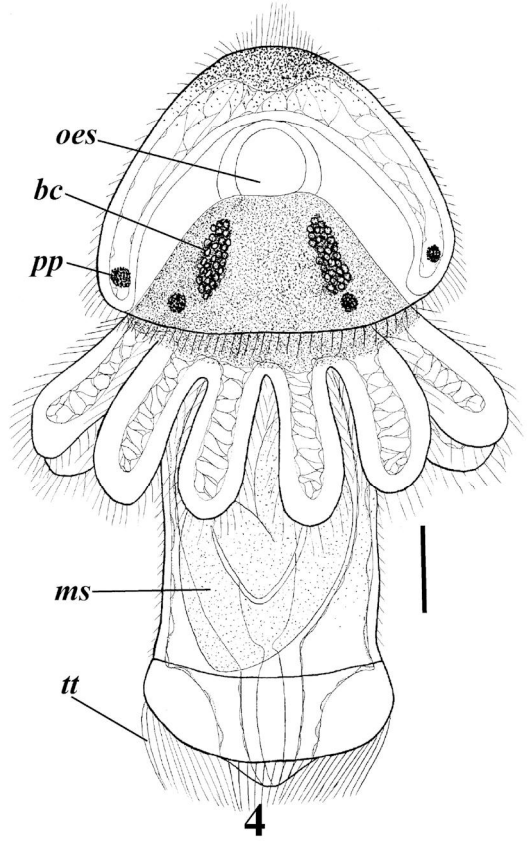
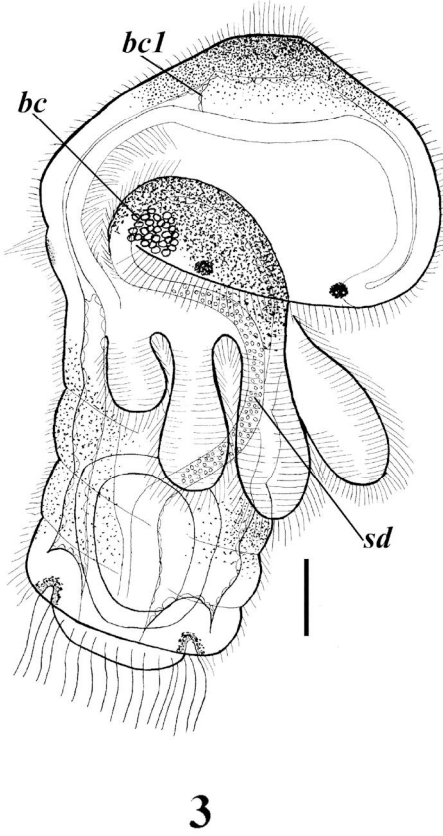
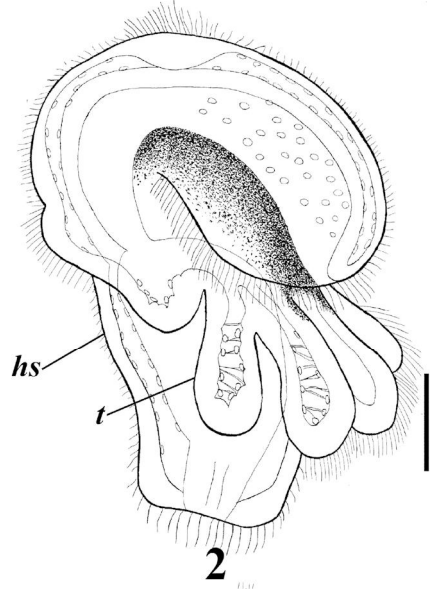
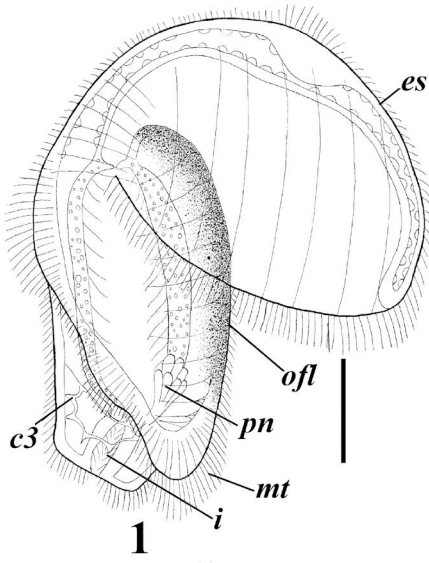


Таблица XI. Личиночное развитие *Phoronis muelleri*. 1 – стадия 20 щупалец, 2 – стадия 28 щупалец (по: Wagener, 1847, с изменениями). Масштабы: 1, 2 = 0,2 мм

Plate XI. Larval development of the *Phoronis muelleri*. 1 – 20–tentacle larva, 2 – 28–tentacle larva (from: Wagener, 1847, with changes). Scale: 1, 2 = 0,2 mm

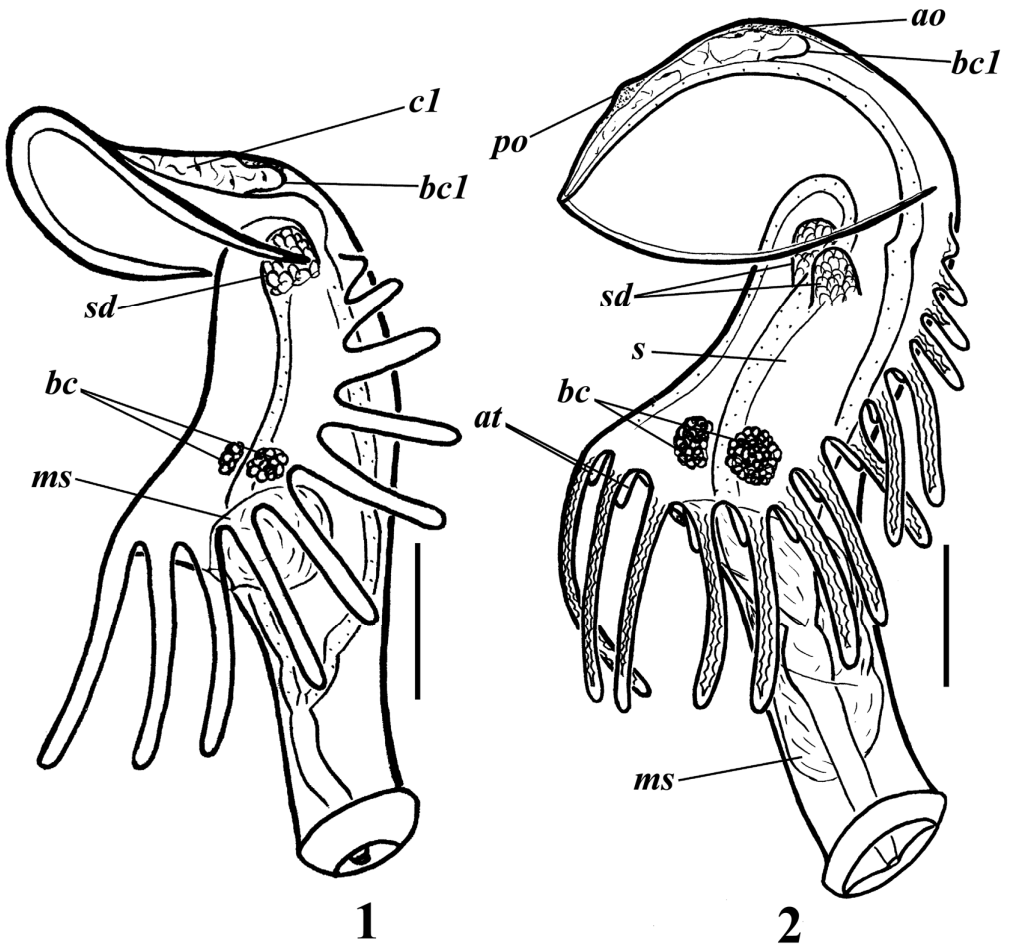
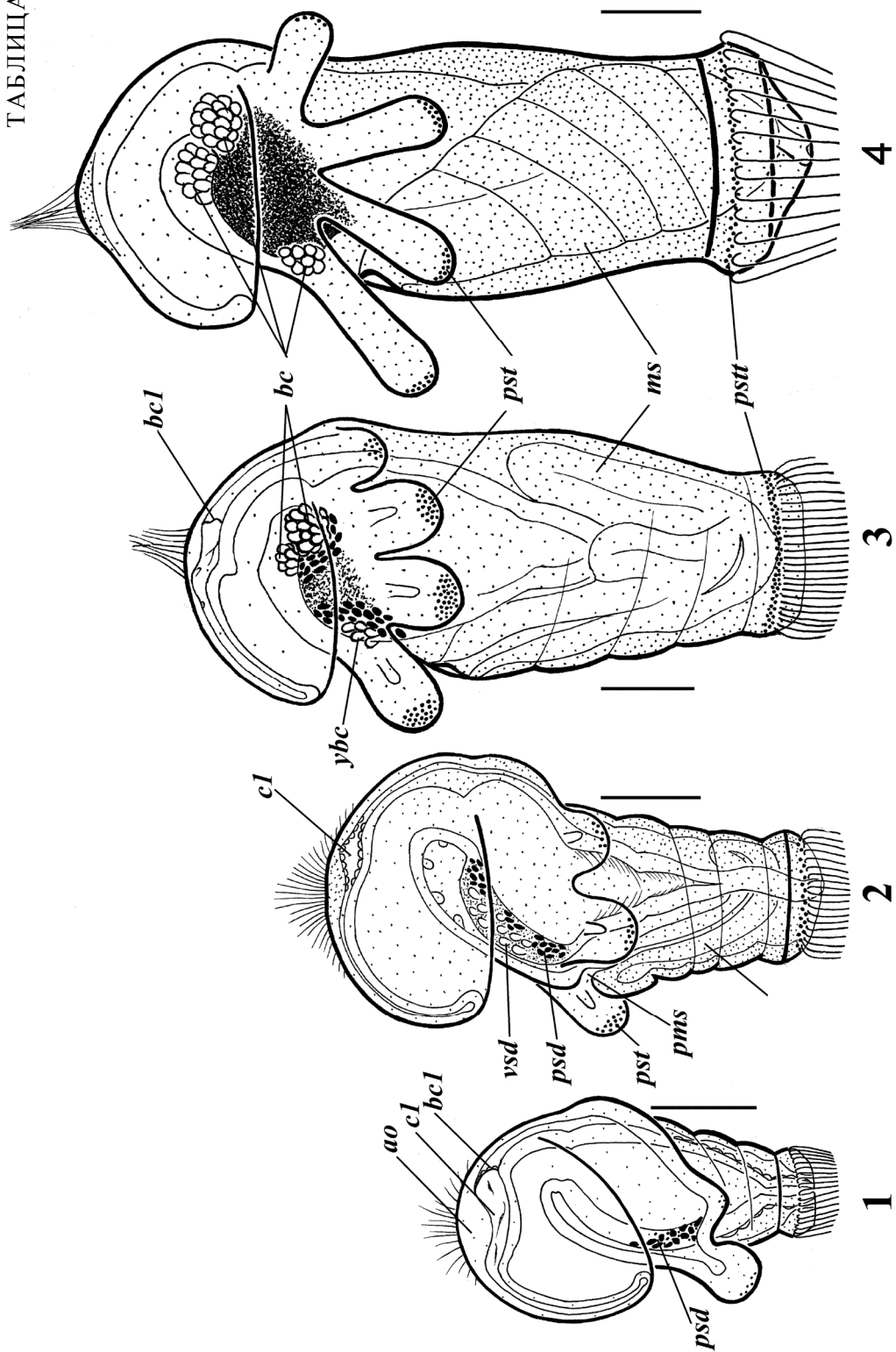


Таблица XII. Последовательные стадии *Actinotrocha* sp. Рисунки с живых животных. 1 – стадия 2 щупалец; 2 – стадия 4 щупалец; 3 – стадия 6 щупалец, 4 – стадия 8 щупалец. Масштаб 100 мкм

Plate XII. Successive stages of *Actinotrocha* sp. development. Drawings of live animals. 1 – 2-tentacle larva; 2 – 4-tentacle larva; 3 – 6-tentacle larva, 4 – 8-tentacle larva. Scale 100 μm



4

3

2

1

Таблица XIII. Личинки форонид (по: Emig, 1982, с изменениями).
1 – *Actinotrocha hippocreperia*; 2 – *A. sabatieri*. Масштабы: 1 = 0,1 мм; 2 = 0,2 мм

Plate XIII. Phoronid's larvae (from: Emig, 1982, with changes). 1 – *Actinotrocha hippocreperia*; 2 – *A. sabatieri*. Scales: 1 = 0,1 mm; 2 = 0,2 mm

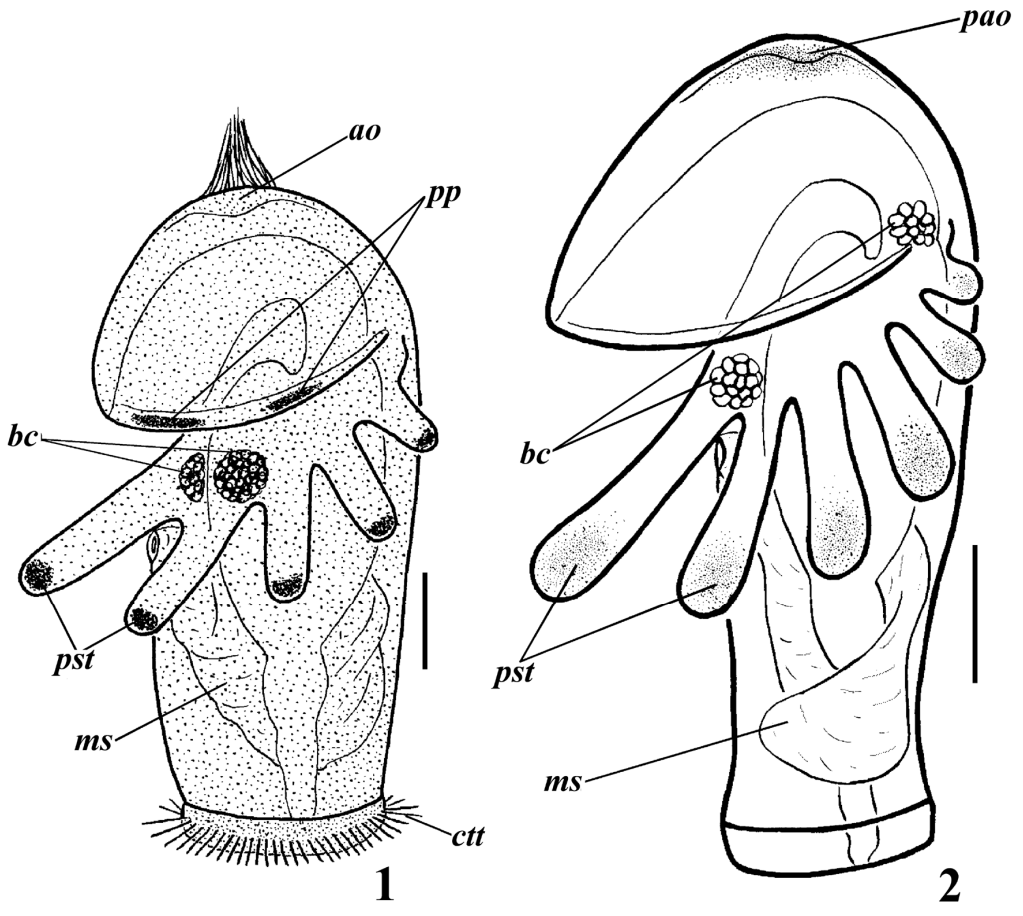
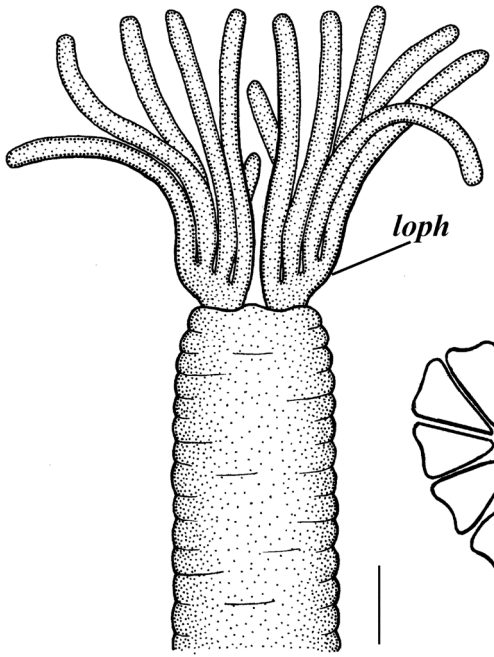
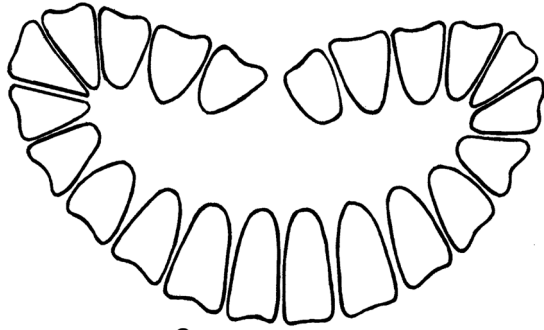


Таблица XIV. *Phoronis ovalis*. 1 – внешний вид головного конца тела; 2 – животные в раковине моллюска; 3 – схема строения лофофора. Масштабы: 1, 3 = 0,1 мм; 2 = 1 мм

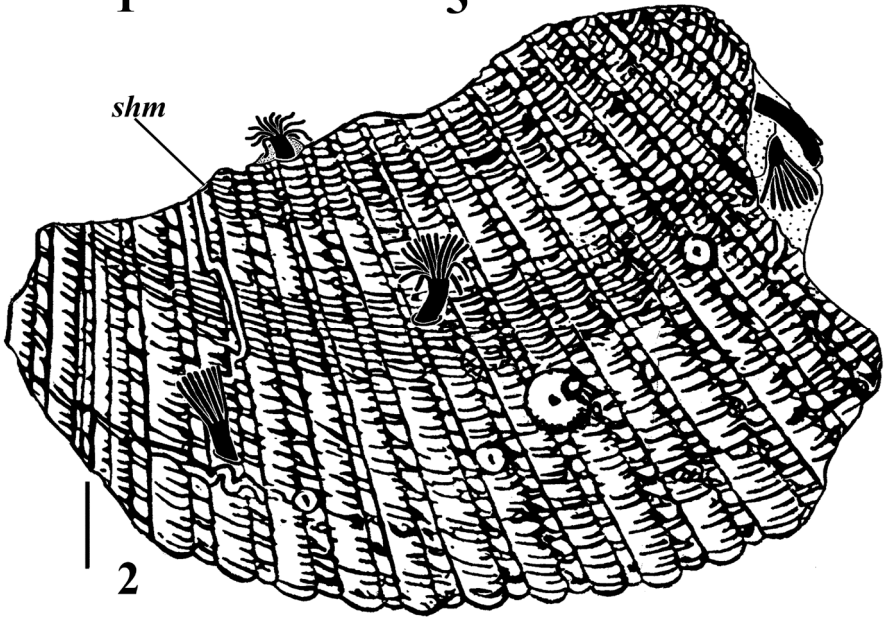
Plate XIV. *Phoronis ovalis*. 1 – external view of the head part of the body; 2 – animals in the shell of the mollusk; 3 – lophophore organization, scheme. Scales: 1, 3 = 0,1 mm; 2 = 1 mm



1



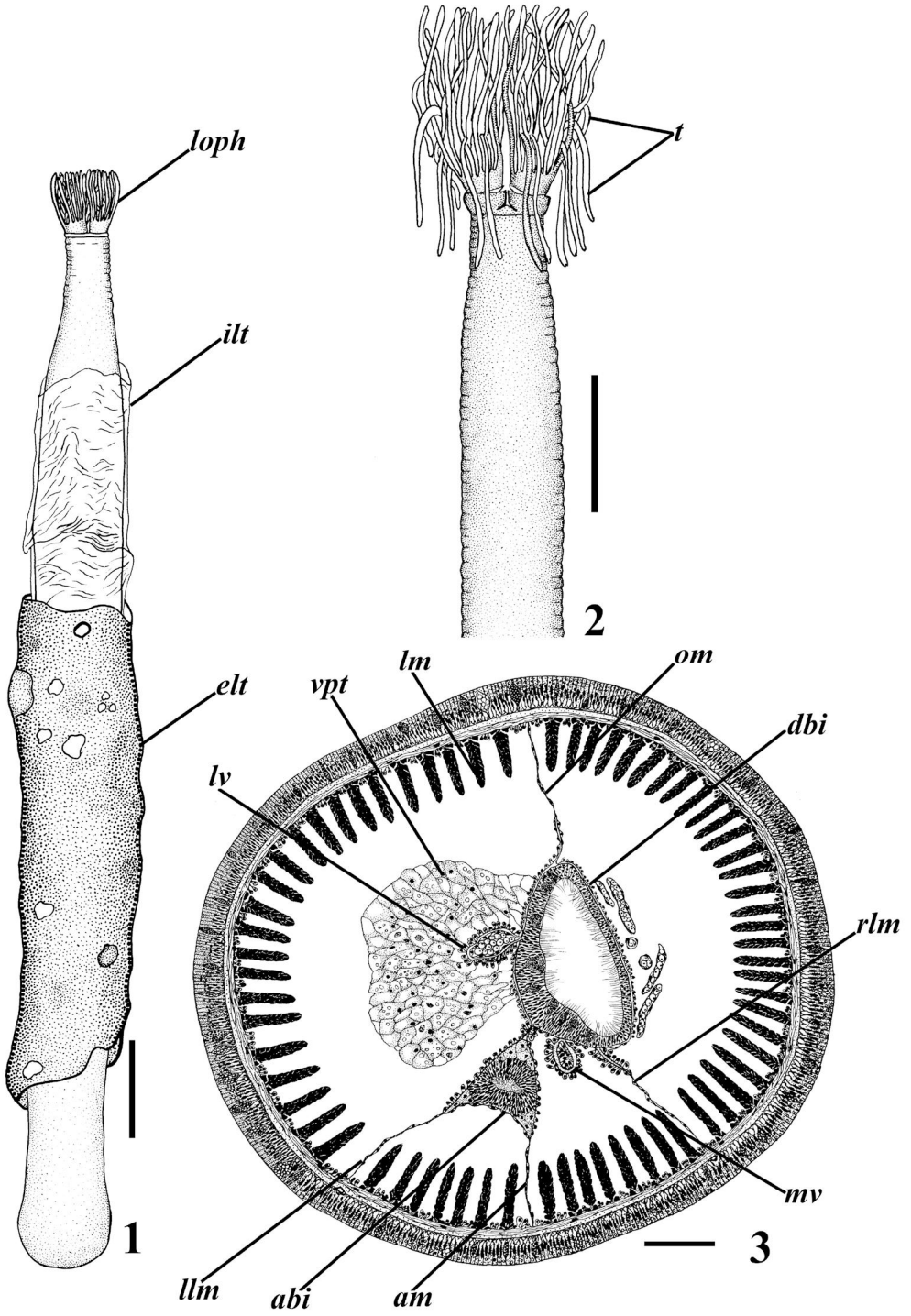
3



2

Таблица XV. *Phoronis svetlanae*. 1 – внешний вид целого животного; 2 – внешний вид головного конца тела; 3 – поперечный срез через середину тела. Масштабы: 1, 3 = 1 мм; 2 = 0,1 мм

Plate XV. *Phoronis svetlanae*. 1 – external view of the whole animals; 2 – external view of the head part of the body; 3 – cross-section through middle part of the body. Scales: 1, 3 = 1 mm; 2 = 0,1 mm



УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ*

INDEX OF LATIN NAMES

A

Actinotrocha 54, 81
adamsi, **Coptothyris** 9, 20, 27, 37
Agulhasia 16, 33
albomaculata, **Phoronopsis** 64, 65, 91, 92
Aldingia 17, 34
architecta, *Phoronis* 60, 86
Athyridida 12, 30
Atrypida 12, 30

B

Bathynanus 16, 33
beringiana, *Terebratalia coreanica* 22, 38
Brachiopoda 8, 26
branchiate, **Actinotrocha** 73, 98, 99

C

caespitosa, *Phoronis* 62, 88
californianus, *Laqueus* 17, 34
californica, *Phoronopsis* 50, 77
Cancellothyrididae 16, 33
Cancellothyris 16, 33
capensis, *Phoronis* 62, 88
Chileata 10, 28
Chlidonophora 16, 33
Compsoria 17, 34
Coptothyris 9, 20, 27, 36
coreanica, **Terebratalia** 21, 38
Craniaformea 10, 28
Craniata 10, 28
crossei, **Terebratulina** 16, 33

D

Diestothyris 9, 18, 27, 35

E

Ecnomiosia 17, 34
erythraeus, *Laqueus* 17, 34
Eucalathis 16, 33

F

Frenulina 17, 34
frontalis, **Diestothyris** 11, 18, 29, 35

G

gracilis, *Phoronis (Crepina)* 62, 88
grayi, *Coptothyris* 20, 37
grayi, *Terebratula* 20, 37

H

harmeri, **Actinotrocha** 72, 73, 97, 98
harmeri, **Phoronopsis** 66, 67, 92, 93
Hemithyrididae 13, 30
Hemithyris 13, 31
hippocrepia, **Actinotrocha** 69, 95
hippocrepia, **Phoronis** 62, 63, 88, 89

I

ijimai, *Phoronis* 63, 64, 89, 90

J

jeffreysi, *Laqueus* 17, 34
Jolonica 17, 34

K

kiiensis, *Terebratulina* 16, 33
kowalevskii, *Phoronis* 62, 88
Kutorginata 10, 28

L

Laqueidae 9, 17, 27, 34
Laqueus 17, 34
Lingulata 10, 28
Linguliformea 10, 28

M

malakhovi, *Phoronopsis* 64, 90
muelleri, **Phoronis** 59, 60, 85, 86
Murravia 16, 33

* Курсивом выделены синонимы, жирным шрифтом – основные таксоны от подродов до семейств.

N

Nanacalathis 16, 33

O

Obolellata 10, 28

occidentis, *Terebratalia coreanica* 22, 38

ochotica, *Terebratalia coreanica* 22, 38

Orthida 12, 30

ovalis, **Phoronis** 58, 59, 84, 85

P

pacifica, *Phoronis* 66, 92

pallida, *Phoronis* 52, 78

parvum, *Cnismatocentrum* 10, 28

Paterinata 10, 28

Pentamerida 12, 30

Phoronida 50, 77

Phoronidae 57, 83

Phoronidea 56, 83

Phoronis 57, 83

Phoronopsis 64, 90

Pictothyris 17, 34

Pleuropygia 10, 28

Podaxonia 10, 28

Protorthida 12, 30

psammophila, **Phoronis** 60, 61, 86, 87

psittacea, **Hemithyris** 10, 14, 27, 31

R

Rhynchonellata 10, 12, 28, 30

Rhynchonellida 13, 30

Rhynchonelliformea 10, 28

S

sabatieri, **Actinotrocha** 73, 74, 99

sabatieri, *Phoronis* 60, 86

Shimodaia 17, 34

Simplicithyris 9, 18, 27, 35

Spiriferida 12, 30

Spiriferinida 12, 30

striata, *Phoronopsis* 66, 92

Strophomenata 10, 28

svetlanae, **Phoronis** 55, 61, 81, 87, 88

T

Tentaculata 10, 28

Terebratalia 21, 37

Terebrataliidae 9, 19, 27, 36

Terebratulida 9, 14, 27, 32

Terebratulina 9, 16, 27, 33

Thecideida 12, 30

tisimana, **Terebratalia** 11, 22, 29, 38

Tisimania 22, 38

Tythothyrididae 9, 18, 27, 35

Tythothyris 9, 18, 27, 35

U

unguicola, *Terebratulina* 16, 33

V

vancouverensis, **Actinotrocha** 68, 69, 94, 95

vancouverensis, *Phoronis* 63, 89

vancouveriensis, **Laqueus** 11, 17, 29, 34

viridis, *Phoronopsis* 66, 92

W

woodwardi, *Hemithyris* 14, 31

woodwardi, *Rhynchonella psittacea* 14, 31

Научное издание

**БИОТА РОССИЙСКИХ ВОД
ЯПОНСКОГО МОРЯ**

Том 3

Ольга Николаевна ЗЕЗИНА, Елена Николаевна ТЕМЕРЕВА

БРАХИОПОДЫ И ФОРОНИДЫ

Отпечатано с оригинал-макета,
подготовленного в Институте биологии моря ДВО РАН,
минуя редподготовку

Изд. лиц. ИД № 05497 от 01.08.2001 г. Подписано к печати 12.01.2004 г.
Бумага офсетная. Формат 70x108/16. Печать офсетная. Гарнитура «Times New Roman»
Усл.п.л. 15.66. Уч.-изд. л. 13.98. Тираж 300 экз. Заказ 159.

Отпечатано в типографии ФГУП «Издательство “Дальнаука”» ДВО РАН
690041, г. Владивосток, ул. Радио, 7