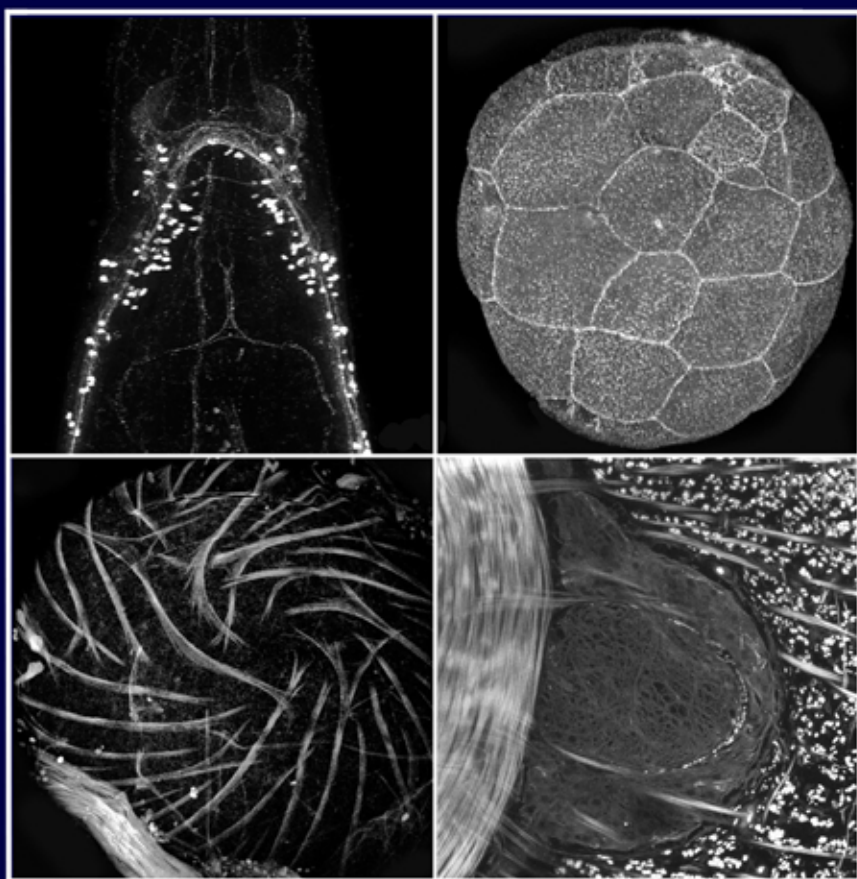


А.В. Чернышев

**СРАВНИТЕЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ,
СИСТЕМАТИКА И ФИЛОГЕНИЯ НЕМЕРТИН**



Russian Academy of Sciences
Far Eastern Branch
A.V. Zhirmunsky Institute of Marine Biology
Far Eastern Federal University

A.V. CHERNYSHEV

**COMPARATIVE MORPHOLOGY, SYSTEMATICS AND
PHYLOGENY OF THE NEMERTEANS**

Vladivostok

Dalnauka

2011

Учреждение Российской академии наук
Институт биологии моря им. А.В. Жирмунского
Дальневосточного отделения РАН
Дальневосточный федеральный университет

А.В. ЧЕРНЫШЕВ

**СРАВНИТЕЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ,
СИСТЕМАТИКА И ФИЛОГЕНИЯ НЕМЕРТИН**

Владивосток

Дальнаука

2011

УДК 595.124

Чернышев А.В. Сравнительная морфология, систематика и филогения немертин.

Владивосток: Дальнаука, 2011. – 309 с.

ISBN 978-5-8044-1142-9

На основе оригинальных и литературных данных проведен сравнительно-морфологический анализ всех систем и органов немертин, которые используются в систематике этой группы. Показано, что базисным морфологическим модулем организации немертин является хоботная система. Эволюционные преобразования хоботной системы отражаются на изменениях других систем и органов. Рассмотрены родственные связи немертин, предложена оригинальная гипотеза происхождения целомической системы немертин, в основу которой положена гоноцельная теория. Проведен филогенетический анализ всех основных групп немертин, пересмотрены многие ранее выдвинутые гипотезы и эволюционные схемы. Предложена новая система типа Nemertea с 2 классами и 8 отрядами, даны расширенные диагнозы для всех таксонов от семейств до классов. Приведен ключ для определения немертин морей России до семейств.

Книга предназначена для зоологов, эволюционных морфологов, а также для преподавателей и студентов биологических специальностей.

Ил. 32 рис. + 40 фототабл. Библ. 436.

Chernyshev A.V. Comparative morphology, systematics and phylogeny of the nemerteans.

Vladivostok: Dlanauka, 2011. – 309 p. (In Russian).

ISBN 978-5-8044-1142-9

Original and literature data on the morphology of all systems and organs, commonly used in the systematics of nemerteans, has been compared between different taxons. The work shows that the rhynchocoel system is a key system in the internal morphology of nemerteans. Its evolutionary changes have always induced changes in other systems and organs. The book analyses phylogenetic relations between nemerteans and proposes a novel hypothesis, based on the gonocoel theory, on the origin of the coelomic system. Phylogenetic analysis of all major groups of nemerteans has been conducted, and many previous hypotheses and evolutionary schemes revised. The work presents a new system of the phylum Nemertea, with two classes and eight orders, gives expanded diagnoses for all taxons from families to classes, and identification keys to the nemerteans in the seas of Russia up to a family level.

The book is intended for zoologists, specialists in evolutionary morphology, for university teachers and students of biology.

Il. 32 figs + 40 pl., 436 references.

Рецензент: чл.-корр., д.б.н. *В.В. Юшин*

© Чернышев А.В., 2011

© Институт биологии моря им. А.В. Жирмунского ДВО РАН, 2011

© Дальнаука, 2011

ISBN 978-5-8044-1142-9

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	9
Глава 1. Материалы и методы	11
Глава 2. Краткая история изучения немертин	13
2.1. Основные исторические этапы изучения немертин	13
2.2. Обзор классификаций и филогенетических схем немертин	16
2.2.1. Системы на уровне классов, отрядов и подотрядов	16
2.2.2. Системы на уровне семейств	19
2.2.3. Таксономия на уровне родов	22
2.2.4. Филогенетические построения	24
2.2.5. Молекулярная филогенетика	29
Глава 3. Сравнительно-морфологический анализ немертин	33
3.1. Внешнее строение	34
3.1.1. Форма и размеры тела	34
3.1.2. Каудальный циррус	37
3.1.3. Головные щели и шейная борозда	37
3.1.4. Окраска тела	42
3.2. Эпидермис, дермис и кутис	42
3.2.1. Покровный эпителий	42
3.2.2. Дермис и кутис	45
3.3. Мускулатура стенки тела	48
3.3.1. Наружная кольцевая мускулатура	48
3.3.2. Внутренняя кольцевая мускулатура	49
3.3.3. Внутренняя продольная мускулатура	52
3.3.4. Наружная продольная мускулатура	55
3.3.5. Диагональная мускулатура	57
3.3.6. Центральная продольная мускулатура	59
3.3.7. Дорсовентральная мускулатура	60
3.3.8. Висцеральная мускулатура	61
3.3.9. Мускульные перекресты	63
3.3.10. Мускулатура прецеребральной области	64
3.4. Хоботной аппарат	64
3.4.1. Ринхопора	64
3.4.2. Ринходеум и ринхостомадеум	65
3.4.3. Ринхоцель	68
3.4.3.1. Длина ринхоцеля	68
3.4.3.2. Мускулатура ринхоцеля	68
3.4.3.3. Карманы ринхоцеля	75
3.4.4. Хобот	76
3.4.4.1. Фиксатор хобота и септа	76
3.4.4.2. Форма и симметрия хобота	81
3.4.4.3. Железистый эпителий хобота	83
3.4.4.4. Мускулатура хобота	84
3.4.4.5. Перекресты хобота	89
3.4.4.6. Нервная система хобота	90
3.4.4.7. Средний отдел хобота и вооружение	91

3.5. Пищеварительная система.....	98
3.5.1. Ротовое отверстие.....	98
3.5.2. Передняя кишка.....	99
3.5.3. Кишечник.....	101
3.5.4. Прямая кишка.....	104
3.6. Кровеносная система.....	104
3.6.1. Головной сосуд.....	105
3.6.2. Дорсальный сосуд.....	106
3.6.3. Латеральные и сопутствующие им сосуды.....	109
3.7. Выделительная система.....	111
3.8. Паренхима.....	113
3.9. Нервная система.....	113
3.9.1. Положение нервной системы.....	114
3.9.2. Мозг.....	115
3.9.3. Боковые нервные стволы.....	118
3.9.4. Периферическая нервная система.....	121
3.10. Органы чувств.....	122
3.10.1. Церебральные органы.....	122
3.10.2. Глаза.....	126
3.10.3. Латеральные органы.....	130
3.10.4. Статоцисты.....	131
3.10.5. Фронтальный орган.....	132
3.11. Головные железы.....	132
3.12. Половая система.....	135
3.13. Личиночное развитие.....	139
Глава 4. Происхождение немертин.....	145
Глава 5. Систематика и филогения немертин.....	152
5.1. Бесхоботные и хоботные немертины.....	152
5.2. Высшие таксоны хоботных немертин.....	154
5.3. Отряд Tubulaniformes.....	160
5.4. Отряд Archinemertea.....	161
5.5. Надотряд Pilidiophora.....	162
5.6. Надотряд Hoplonemertea.....	165
5.6.1. Отношение между высшими таксонами.....	165
5.6.2. Подотряд Pelagica.....	167
5.6.3. Подотряд Reptantia.....	170
5.6.4. Подотряд Cratenemertea.....	173
5.6.5. Подотряд Eumonostilifera.....	173
Глава 6. Система немертин с диагнозами от классов до семейств.....	181
Глава 7. Ключи для определения отрядов и семейств немертин России.....	198
Заключение.....	202
Литература.....	205
Фототаблицы.....	229

CONTENTS

Introduction	9
Chapter 1. Materials and methods	11
Chapter 2. The history of nemertean research	13
2.1. The main stages of nemertean research	13
2.2. The review of the classifications and phylogenetic schemes of Nemertea	16
2.2.1. Classes, orders and suborders	16
2.2.2. Families	19
2.2.3. Genera	22
2.2.4. Phylogenetic reconstructions	24
2.2.5. Molecular phylogeny	29
Chapter 3. The comparative morphology of nemerteans	33
3.1. External morphology	34
3.1.1. Body shape and sizes	34
3.1.2. Caudal cirrus	37
3.1.3. Cephalic slits and neck furrow	37
3.1.4. Body colour	42
3.2. Epidermis, dermis and cutis	42
3.2.1. Epidermis	42
3.2.2. Dermis and cutis	45
3.3. Body wall musculature	48
3.3.1. Outer circular musculature	48
3.3.2. Inner circular musculature	49
3.3.3. Inner longitudinal musculature	52
3.3.4. Outer longitudinal musculature	55
3.3.5. Diagonal musculature	57
3.3.6. Central longitudinal musculature	59
3.3.7. Dorsoventral musculature	60
3.3.8. Visceral musculature	61
3.3.9. Muscular crosses	63
3.3.10. Precerebral musculature	64
3.4. Rhynchocoel system	64
3.4.1. Rhynchopore	64
3.4.2. Rhynchodaeum and rhynchostomadeum	65
3.4.3. Rhynchocoel	68
3.4.3.1. Length of the rhynchocoel	68
3.4.3.2. Rhynchocoel musculature	68
3.4.3.3. Rhynchocoel sacs	75
3.4.4. Proboscis	76
3.4.4.1. Proboscis insertion and septum	76
3.4.4.2. Form and symmetry of the proboscis	81
3.4.4.3. Gland epithelium of the proboscis	83
3.4.4.4. Proboscis musculature	84
3.4.4.5. Muscle crosses	89
3.4.4.6. Proboscis nerves	90
3.4.4.7. Middle proboscis and armature	91

3.5. Digestive system.....	98
3.5.1. Mouth	98
3.5.2. Foregut.....	99
3.5.3. Intestine	101
3.5.4. Rectum.....	104
3.6. Vascular system.....	104
3.6.1. Cephalic vessel	105
3.6.2. Dorsal vessel.....	106
3.6.3. Lateral and related vessels.....	109
3.7. Excretory system	111
3.8. Parenchyma	113
3.9. Nervous system	113
3.9.1. Location of nervous system in the body wall	114
3.9.2. Brain	115
3.9.3. Lateral nerve cords	118
3.9.4. Peripheral nerves	121
3.10. Sensory organs.....	122
3.10.1. Cerebral organs.....	122
3.10.2. Eyes	126
3.10.3. Lateral organs	130
3.10.4. Statocysts.....	131
3.10.5. Frontal organ	132
3.11. Cephalic glands	132
3.12. Reproductive system	135
3.13. Larval development.....	139
Chapter 4. Origin of nemerteans.....	145
Chapter 5. Systematics and phylogeny of nemerteans	152
5.1. Arhynchocoel and rhynchocoel nemerteans.....	152
5.2. High taxons of rhynchocoel nemerteans	154
5.3. Order Tubulaniformes	160
5.4. Order Archinemertea	161
5.5. Superorder Pilidiophora.....	162
5.6. Superorder Hoplonemertea.....	165
5.6.1. Relationships of high taxons.....	165
5.6.2. Suborder Pelagica.....	167
5.6.3. Suborder Reptantia	170
5.6.4. Suborder Cratenemertea	173
5.6.5. Suborder Eumonostilifera.....	173
Chapter 6. Classification of Nemertea with diagnoses of the taxons from classes to families.....	181
Chapter 7. The keys to the orders and families of the nemerteans of Russian seas	198
Conclusion	202
References	205
Plates.....	229

ВВЕДЕНИЕ

Немертины (Nemertea или Nemertini) – тип беспозвоночных, насчитывающий на сегодняшний день не менее 1275 описанных видов червей (Kajihara et al., 2008), которые обитают преимущественно в морях, а также встречаются в пресных водоемах, в супралиторали и на суше, являются симбионтами различных морских беспозвоночных. Практически все филогенетические схемы низших Metazoa в той или иной степени затрагивают вопрос о положении немертин среди других типов животных. Согласно современным представлениям, немертины – древняя группа Trochozoa (или Lophotrochozoa), морфологически обособленная как от плоских червей, так и от аннелид. Отпечатки предполагаемых немертин обнаружены в кембрийских отложениях (Schram, 1973). Ультрамикроскопические исследования позволили обосновать гипотезу о том, что немертины – целомические животные (Turbeville, Rupert, 1985), однако вопрос о гомологии их кровеносной системы, ринхоцеля и половых мешков целомическим полостям других Spiralia остается открытым. В настоящее время проблема происхождения немертин остается столь же нерешенной, как и 100 лет назад. Исследования в этом направлении представляются чрезвычайно актуальными, поскольку продвигают нас к решению таких фундаментальных проблем, как происхождение низших Trochozoa и эволюционные преобразования в пределах типа Nemertea.

Слабая изученность внутреннего строения большинства видов является причиной неудовлетворительного состояния систематики Nemertea, что, в свою очередь, мешает всестороннему исследованию этой группы. В последние десятилетия заметно ослаб интерес к переописанию уже известных видов, что вызывает определенные сомнения в идентификации материала, используемого в молекулярном анализе. Проблема усугубляется тем, что типовой материал большинства видов немертин был утрачен, а хранящиеся в коллекциях экземпляры обычно непригодны для молекулярных исследований. Не меньший кризис переживает систематика немертин на уровне отрядов и семейств, что привело многих исследователей к игнорированию этих категорий. В зарубежной литературе наметилась тенденция отказа от реконструкций вероятных эволюционных преобразований через сравнительно-морфологический метод. Вместо этого преобладают работы, в которых проблема морфологических трансформаций решается посредством анализа «компьютерных кладограмм». При этом построение морфологических рядов либо вообще не проводится, либо становится чисто формальной операцией. Кроме того, в сравнительно-морфологических исследованиях немертин практически не привлекались данные по онтогенезу.

Исследование внешнего и внутреннего строения на сегодняшний день остается единственно доступным методом установления систематического положения любой немертины. Однако зарубежные специалисты прогнозируют, что в ближайшее время традиционные морфологические подходы в систематике немертин отойдут на второй план. И это на фоне того, что за последние 70 лет в области сравнительной морфологии немертин не было проведено никаких значительных обобщений. В последнее десятилетие популярными стали филогенетические и таксономические построения на основе молекулярных данных (Sundberg

et al., 2001, 2009a; Thollesson, Norenburg, 2003, и др.). Параллельно возрос скептицизм в отношении возможностей традиционных сравнительно-морфологических методов. Не вызывает сомнений, что классические работы Бюргера, Бергендаля, Стиасни-Вайнгофф, Бринкманна, Хильбома и других нуждаются в критическом осмыслении, равно как и работы многих современных авторов. Однако вопросы, связанные с происхождением и эволюционным преобразованием тех или иных структур и органов, не могут быть решены одними молекулярными методами. Морфологические признаки остаются основными не только в видовой идентификации, но и в таксономических ревизиях на уровне родов, семейств и отрядов.

Настоящая сводка посвящена главным образом сравнительно-морфологическому анализу органов и структур, которые используются или могут использоваться в систематике и филогенетике немертин. Также будут рассмотрена проблема происхождения немертин, проведен критический анализ имеющихся систем и филогенетических схем на уровне отрядов и семейств.

Автор выражает глубокую благодарность всем коллегам, оказавшим помощь в получении научного материала, литературы и содействовавшим проведению настоящего исследования: Л.Н. Васильевой и М.Г. Пономаренко (Биолого-почвенный институт ДВО РАН), Т.Ю. Магарламову, В.В. Исаевой, Н.И. Заславской, К.А. Луцаенко, Н.В. Мирошниковой, А.А. Реунову, В.В. Юшину, А.А. Астаховой (ИБМ ДВО РАН), Е.М. Чабан, Ю.В. Мамкаеву, О.В. Зайцевой (Зоологический институт РАН), А.В. Чесунову, С.В.Пятаевой (МГУ), Н.П. Токмаковой, Т.В. Черновой, Н.П. Фадеевой (Дальневосточный федеральный университет), А.В. Грищенко (Пермский государственный университет), А.В. Мартынову (Зоомузей МГУ), К.Э. Санамяну (Камчатский филиал Тихоокеанского института географии ДВО РАН), К.В. Регель (Институт биологических проблем севера ДВО РАН), Р. Гибсону (Prof. Emeritus R. Gibson, Великобритания), Ф. Ивата (Prof. Emeritus F. Iwata, Япония), Дж. Норенбургу (Prof. J. Norenburg, Smithsonian Institution), П. Сундбергу (Prof. P. Sundberg, University of Gothenburg), Х. Каджихаре (Prof. H. Kajihara, Hokkaido University), С.А. Маслаковой (University of Oregon), Ф. Крэндэллу (Dr. F. Crandall, Smithsonian Institution), С. Суну (Dr. S. Sun, University of Qingdao), М. Странд (Dr. M. Strand, Sven Lovén Centre for Marine Sciences, Tjärnö), М. Шварц (Dr. M. Schwartz, University of Puget Sound), А.Б. Шипунову (Marine Biological Laboratory, Woods Hole), а также всем сотрудникам лаборатории эмбриологии ИБМ ДВО РАН, Зоологического музея и кафедры зоологии ДВФУ. Выражаю признательность Н.С. Мун за редактирование рукописи, а также О.К. Клишко за помощь в макетировании. Настоящая работа не могла быть написанной без поддержки В.М. Чернышевой и О.В. Потапова. На содержание книги, равно как и на выбор объекта исследований, в разные годы большое влияние оказали Олег Иванович Белогуров (1939–1993), Олег Григорьевич Кусакин (1930–2001) и Владимир Леонидович Касьянов (1940–2005). Работа выполнена при финансовой поддержке грантов РФФИ (№ 09-04-98540 и 10-0400570), ДВО РАН (№ 09-III-A-06-214 и 09-I-П23-14), а также гранта Правительства Российской Федерации для государственной поддержки научных исследований, проводимых под руководством ведущих ученых в российских образовательных учреждениях (№ 11.G34.31.0010).

ГЛАВА 1. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом для настоящей работы послужили сборы автора в Японском, Охотском, Белом и Южно-Китайском морях, на тихоокеанском побережье Камчатки и Курильских островов, в прибрежных водах Калифорнии (США) и о-ва Чеджу (Республика Корея). Были изучены коллекции немертин Зоологического института РАН (г. Санкт-Петербург), Института биологии моря им. А.В. Жирмунского ДВО РАН (г. Владивосток), Камчатского филиала Тихоокеанского института географии ДВО РАН (г. Петропавловск-Камчатский), Дальневосточного государственного университета (г. Владивосток). Материалы по отдельным видам были получены из Университета Хоккайдо (г. Саппоро), Национального музея естественной истории (г. Вашингтон), Орегонского университета, (г. Чарлстон), Университета Гётенбурга (г. Гётеборг). В общей сложности изучено более 5 тыс. экз., относящихся к более чем 260 видам, 89 родам немертин из 7 отрядов.

Для исследования внешней морфологии и некоторых деталей внутреннего строения материал изучали *in vivo*. У живых червей, помещенных между предметным и покровным стеклами, изучали глаза, хоботную, пищеварительную, кровеносную и некоторые другие системы. В ряде случаев проводили анестезию 7%-ным раствором $MgCl_2$, однако при этом происходили изменения естественной формы головного конца тела и «помутнение» покровов. У живых червей наблюдали изменения формы и положения отдельных органов и систем (церебральных органов, слепой кишки, кровеносной системы и др.) в процессе сокращения тела. Это позволило установить не только функциональные особенности некоторых органов и систем, но и выяснить, как они могут изменяться в процессе фиксации. Для изучения вооружения отпрепарированный хобот помещали под покровное стекло в капле морской воды или смеси воды и глицерина (1:1).

Фиксацию немертин для гистологических исследований производили жидкостью Буэна или 4%-ным раствором формальдегида в морской воде, с предварительной анестезией 7%-ным раствором $MgCl_2$. Серийные срезы толщиной 7–8 мкм приготавливали по стандартной методике, выдерживая фрагменты тела в спиртах, ксилоле и заключая в парафин или парапласт. Окраска серийных (поперечных и сагиттальных) срезов проводилась двумя основными способами: по методу Маллори и по методу Крэндалла. Последний метод является модификацией окраски по Маллори и разработан Ф. Крэндаллом (Dr. Frank Crandall, National Museum of Natural History, США). Поскольку он не описан в открытой литературе, приводим краткую схему этой окраски: 1) промытые в дистиллированной воде (д.в.) срезы помещают на 40 мин в жидкость Ценкера; 2) промывка в д.в., после чего 10 мин держат в 5%-ном растворе алюмокалиевых квасцов; 3) промывка в д.в., после чего окраска 40 мин в 0,5%-ном растворе кислого фуксина с добавлением хромотропа 2R (1 г на 100 мл раствора); 4) быстрая промывка в д.в., после чего стекла переносят на 1–2 минуты в раствор фосфомолибденовой и фосфовольфрамовой кислот (каждой по 0,5 г на 100 мл воды); 5) окраска 2 мин в следующем растворе: на 100 мл воды 2 г оранжевого G, 0,5 г анилинового синего, по 0,2 г фосфомолибденовой и фосфовольфрамовой кислот; 6) контрастирование в 85%-ном этаноле, проводка через 95%-ный этанол и ксилол.

На светооптическом уровне материал изучали и фотографировали при помощи микроскопов Leica MZ75 и DM 4500B, а также Polyvar. Фотографирование

производили при помощи видеокамеры Leica DFC300FX и фотоаппарата Canon Power Shot S40.

Исследование мускулатуры проводили, окрашивая материал (фрагменты тела и хобот) фаллоидином (phalloidin-FITC и phalloidin-Alexa). Фиксацию производили 4%-ным раствором параформальдегида на фосфатном буфере (ФБ). Через 6 ч материал промывали в ФБ, помещали на 1 ч в 0,2%-ный раствор «Triton», затем опять промывали в ФБ, в течение 1 ч окрашивали фаллоидином (иногда с добавлением DAPI), промывали в ФБ и заключали в глицерин с добавлением Н-пропилгаллата или в мовиол. Для лучшего проникновения красителя у фиксированных немертин удаляли покровный эпителий. Чтобы избавиться от слизи, выделяемой при фиксации эпителиальными железами (чаще всего это происходит у гоппонемертин), объект на 15-20 мин помещали в 10%-ный раствор гиалуронидазы в ФБ. Для изучения серотонинергической нервной системы фиксированных в 4%-ном параформе немертин окрашивали антителами по следующей схеме: промывали в трех порциях 0,1 М ФБ (pH 7,5), затем помещали в 50 мкл раствора первичных антител к серотонину (1:2000) (Sigma) и инкубировали 48 ч при 4°C, после чего промывали в 3 порциях 0,1 М ФБ с 0,025 % TWEEN 20 и наносили раствор вторичных антител кролика к иммуноглобулинам мыши, меченных флюоресцинизиотиоцианатом (FITC) (1:600) (Invitrogen). Материал инкубировали в течение 24 ч при 4°C, затем отмывали от избытка антител в 0,1 М ФБС (7,5 pH) с 0,025% TWEEN-20. Для изучения внутренней мускулатуры и нервной системы окрашивались фрагменты тела, вырезанные безопасной бритвой или глазным скальпелем. Исследование обработанных фаллоидином и антителами препаратов велось на конфокальном лазерном микроскопе Zeiss LSM 510 Meta.

Сравнительно-морфологический анализ осуществлялся по схеме, которая была обобщена в работах Белогурова (1990) и Мамкаева (1991а), но с привлечением кладистической терминологии и использованием критерия внешней группы. При этом, кроме «классических» сравнительно-морфологических задач (установление гомологий и аналогий, построение морфологических (трансформационных) рядов), параллельно обсуждались гипотезы о синапоморфии. Кладистический анализ проводили в рамках «качественного» подхода, сравнивая полученные данные со схемами, построенными «количественными» методами (Павлинов, 2005). Следует согласиться с Беляевым (2008), что подобная терминология не слишком удачна, и более корректно говорить об аналитических и нумерических методах. В основе первых лежит установление морфологических трансформаций, гипотез о синапоморфиях и родстве без привлечения компьютерных программ (Емельянов, 1989), что в большей степени соответствует хенниговой кладистике (Песенко, 1989) и классической эволюционной морфологии. Сравнение кладограмм, построенных аналитическим и нумерическим методами, является довольно редким подходом, цель которого заключается в выявлении сходств и различий в топологии деревьев (см. Minet, 2002). Если на кладограммах, построенных «ручным» способом, отражены морфологические трансформации, соответствующие прямой схеме реконструкции сегогенезов наиболее значимых признаков, то на компьютерных кладограммах мы имеем дело с непрямой схемой реконструкций, в которой всем признакам придается равный вес (Павлинов, 2005). Более подробно соотношение этих двух методов рассмотрено Беляевым (2008).

ГЛАВА 2. КРАТКАЯ ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ НЕМЕРТИН

2.1. Основные исторические этапы изучения немертин

Первое упоминание о немертинах принадлежит шведскому натуралисту Олу Магнусу (Olaus Magnus, 1555, цит. по: Cedhagen, Sundberg, 1986), который дал краткое описание «очень длинного, зеленовато-голубого червя» – скорее всего, *Lineus longissimus*. Двести лет спустя английский натуралист Уильям Борлас (Borlase, 1758, цит. по: Bürger, 1897–1907) описал и изобразил «длинного морского червя», и не вызывает сомнений, что он также имел дело с *Lineus longissimus*. Именно этот вид первым среди немертин получил бинарное название (*Ascaris longissima* Gunnerus, 1770) и впоследствии был назван Кювье (Cuvier, 1817) *Nemertes borlasii*. Название *Nemertes* образовано от греческого Νεμερτής (имя одной из наяд, дочери Нерея и Дорис, покровительницы истины), и хотя оно оказалось невалидным (Чернышев, 1992a), послужило основой для названия группы Nemertea (= Nemertini, Nemertina, Nemertinea). Другое название группы, Rhynchocoela, предложенное Шульце (Schultze, 1851), употребляется значительно реже.

Описание немертин долгое время базировалось только на признаках внешней морфологии, но, несмотря на использование достаточно бедного комплекса данных, с 1804 по 1878 г. было установлено около 50 родов, из которых валидными к настоящему времени являются лишь 20. В 70-х годах XIX в. вышли три важнейшие сводки (McIntosh, 1873–1874; Hubrecht, 1879, 1887), которые подвели черту под всеми предыдущими работами по систематике и морфологии немертин и значительно сократили число валидных родовых и видовых названий. МакИнтош впервые провел сравнительно-морфологический анализ немертин. А. Губрехт, по-видимому, был первым, кто начал изучение внутренней морфологии немертин на серийных микросрезках, что стало поворотным пунктом в исследованиях этой группы. На основе полученных данных он предложил первую филогенетическую схему немертин (Hubrecht, 1879).

Дальнейшее развитие немертинологии связано с серией блестящих работ немецкого зоолога Отто Бюргера, перу которого принадлежат 4 монографии (Bürger, 1890, 1895, 1897–1907, 1904). Бюргер не только описал и переописал значительное число видов из различных точек Мирового океана, но и свел в синонимы множество названий, которые были предложены предыдущими авторами. Им были проведены наиболее детальные реконструкции внутреннего строения многих видов немертин. В сводке, посвященной систематике немертин, Бюргер (Bürger, 1904) рассмотрел 355 видов из 29 родов – это итог всего многообразия немертин, описанного в XVIII и XIX вв. В вопросе происхождения немертин Бюргер придерживался платонной гипотезы, согласно которой предками немертин были турбеллярии. На протяжении всего XIX и в начале XX в. немертин рассматривали в составе Turbellaria, Plathelminthes, Scolecida или Annelida – как подотряд, отряд или группу без упоминания ее ранга (как, например, это делал О. Бюргер). До сих пор неясно, кто впервые повысил ранг Nemertea до типа, хотя по традиции авторство приписывают Шульце (Schultze, 1851), который возвел немертин до ранга отряда. Вероятно, впервые немертин как самостоятельный тип начал рассматривать Седжвик (Sedgwick, 1898).

Работы Бюргера стимулировали активное изучение немертин в разных направлениях. Особо следует выделить работы Бергендаля (Bergendal, 1900b, 1901,

1902, 1903b) по палеонемертинам Скандинавии, Ку (Coe, 1901, 1904, 1905, 1940, 1943) по немертинам Северной Америки и Паннетта (Punnett, 1900a, b, 1901a, b, 1903a, b) по немертинам тропических и северных морей. Бергендаль (Bergendal, 1900a, 1901, 1902, 1903a) и Стиасни-Вайнгофф (Stiasny-Wijnhoff, 1923a, b) провели ряд эволюционно-морфологических исследований, которые во многом опередили свою эпоху и начали активно обсуждаться лишь несколько десятилетий спустя. Период с 1917 по 1955 г. ознаменовался повышенным интересом к полистилиферным немертинам. Бринкманн (Brinkmann, 1912, 1917a, b) и Ку (Coe, 1926, 1936, 1945, 1954) описали большую часть известных пелагических немертин, подробно изучив их морфологию. Систематикой и морфологией донных Polystilifera плодотворно занималась Стиасни-Вайнгофф (Stiasny-Wijnhoff, 1923b, 1926, 1934, 1936).

Еще до выхода последней монографии Бюргера исследователями из разных стран были опубликованы важнейшие данные по эмбриогенезу и личиночному развитию немертин. Первая работа в этом направлении принадлежит Мюллеру (Müller, 1847), который описал пилидий – личинку гетеронемертин. К 1910 г. вышло не менее 40 работ, посвященных развитию немертин. Большой вклад внесли отечественные эмбриологи: Мечников (Metschnikoff, 1869), Заленский (Salensky, 1886, 1907, 1909), Лебединский (1898), а позже – Шмидт (1940, 1962). Активные исследования в этом направлении продолжались вплоть до 30-х годов XX в., но в дальнейшем интерес к эмбриологии немертин стал угасать. В 50-х годах Ивата (Iwata, 1958, 1960, 1985) сделал серию блестящих работ по сравнению эмбрионального и личиночного развития немертин, результаты которых послужили основой для выделения семейства Cephalotrichidae в новый отряд Archinemertea и объединения гоппло- и бделлонемертин. Кантель (Cantell, 1966, 1969) провел ставшие классическими исследования по развитию некоторых гетеронемертин, а также доказал, что *pididium auriculatum* принадлежит палеонемертине из рода *Hubrechtella*. Большим открытием последних лет стало обнаружение у палеонемертины *Carinoma tremaphoros* трохофорной личинки (Maslakova et al., 2004), что нанесло удар по гипотезе гомологичного сходства пилидиев и личинок Polyclada (Lacalli, West, 1985; Nielsen, 2001). Не менее интересным стали открытие «скрытой» личинки у вооруженных немертин (Маслакова, Малахов, 1999) и исследования этого типа личинок методами конфокальной лазерной сканирующей и электронной микроскопии (Магарламов, Чернышев, 2009, 2010; Maslakova, von Döhren, 2009; Hiebert et al., 2010).

Во второй половине XX в. наметился заметный спад исследований по эволюционной морфологии немертин. В 50-60-х г. вышел ряд важных работ Г. Фридриха, Д. Коррэ, Ф. Иваты, В.С. Короткевич, Р. Хильбома и других авторов. Фридрих осуществил ревизию всех родов моностилиферных немертин (Friedrich, 1955, 1968) и гетеронемертин (Friedrich, 1960a, b). Предложенный им подход в систематике этих групп немертин на родовом уровне стал основой для дальнейших таксономических ревизий. Короткевич (1955, 1964) провела ревизию пелагических немертин и сократила число семейств до 3, а родов до 8. Хильбом (Hulbom, 1957) осуществил сравнительно-морфологические исследования некоторых палеонемертин из прибрежных вод Скандинавии и выдвинул гипотезу о полифилетическом происхождении гетеронемертин.

Начиная с 70-х г. британский немертинолог Р. Гибсон начал публикацию серии работ с описанием новых видов и родов из различных районов Мирового

океана (Gibson, 1979a, b, 1981a, b, 1982b, 1983, 1985a, и др.). В них давалась критическая оценка таксономической ценности многих признаков и как следствие проводились ревизии отдельных родов. Особо следует отметить ревизию сборного рода *Geonemertes* и обоснование гипотезы происхождения наземных немертин от двух разных предков (Moore, Gibson, 1981, 1985, 1988a, b). Также была пересмотрена систематика пресноводных немертин (Gibson, Moore, 1976), некоторых родов гетеронемертин (Gibson, 1979b, 1981a, b, 1985a) и отряда Heteronemertea в целом (Gibson, 1985b).

Важнейшие открытия 80-х годов связаны с исследованиями ультратонкого строения немертин, в результате которых была доказана целомическая природа кровеносной системы, ринхоцеля и половых мешков (Turbeville, Ruppert, 1985; Turbeville, 1986, 1991; Jespersen, Lützen, 1988), а также установлены различия в строении эпидермиса плоских червей и немертин (Norenburg, 1985; Turbeville, 1991). Примечательно, что до сих пор данные электронно-микроскопических исследований практически не используются в систематике немертин, хотя в последней работе по ультратонкому строению хобота немертин показаны различия в строении псевдокнид у представителей разных отрядов Anopla (Turbeville, 2006). В 80-х были описаны две необычные немертины – сегментированная *Annullonemertes minusculus* (Berg, 1985) и бесхоботная *Arhynchonemertes axi* (Riser, 1988), строение которых было использовано для тестирования некоторых гипотез происхождения немертин. Дискуссии о положении типа Nemertea среди низших беспозвоночных не затихали и в 90-х годах (Малахов, 1991; Nielsen, 2001; Старобогатов, 2000; и др.), даже когда их принадлежность к целоматам была подтверждена молекулярным анализом (Turbeville et al., 1992; Sundberg et al., 1998).

В конце 80-х и начале 90-х годов в систематику немертин начинают проникать методы кладистических реконструкций, чему способствовала серия работ Сундберга (Sundberg, 1989a, b, 1990, 1993 и др.). Позднее шведские немертинологи провели филогенетический анализ еще нескольких групп (Sundberg, Nyhlom, 1994; Härlin, Sundberg, 1995; Envall, 1996). К сожалению, практически все перечисленные кладистические построения были сделаны без предварительного сравнительно-морфологического анализа, что приводило к некоторым ошибочным заключениям. Американские немертинологи также начали использовать методы кладистического анализа, однако в их работах основной упор был сделан не на построение кладограмм, а на сравнительно-морфологические исследования. Райзер (Riser, 1993, 1994, 1998) проводит гомологизацию мускульных слоев кожно-мускульного мешка у гетеронемертин и устанавливает новые признаки «родового уровня». В работах Норенбурга осуществлен сравнительный анализ строения эпидермиса разных отрядов немертин (Norenburg, 1985), выделены апоморфные и плезиоморфные состояния для некоторых признаков у моностилиферных немертин и гетеронемертин (Norenburg, 1986, 1993), а также обоснована принадлежность рода *Hubrechtella* к гетеронемертинам (Norenburg, 1993). В более поздних работах (Norenburg, Roe, 1998a, b; Roe, Norenburg, 2001) проведены сравнительно-морфологические исследования некоторых систем и органов у пелагических немертин и выявлены ранее неизвестные структуры. Наконец, совсем недавно была осуществлена ревизия семейства Prosorhochmidae с детальным анализом многих важных признаков (Maslakova, 2005; Maslakova, Norenburg, 2008a, b).

Особое место занимают работы австрийского немертинолога В. Зенца, который декларировал необходимость использования типологических методов в так-

сономии немертин (Senz, 1993a, c; Senz, Tröstl, 1998). Им было описано значительное число новых видов и родов немертин из прибрежных вод Европы и Ближнего Востока (Senz, 1993d, 2000, 2001 и др.) и уделено большое внимание эволюционной морфологии. В частности, он выдвигает оригинальные гипотезы происхождения отдельных слоев мускулатуры (Senz, 1992a, 1993b, 1995) и проводит гомологизацию разных типов головных желез (Senz, 1994). К сожалению, его работы редко цитируются, что во многом связано с чрезвычайно сложными эволюционно-морфологическими интерпретациями и введением новой терминологии.

В самое последнее время вышли две работы с обобщенными сравнительно-морфологическими данными по выделительной системе (Bartolomaeus, von Döhren, 2010) и мускулатуре стенки тела и хобота (Chernyshev, 2010). В последней работе впервые мускулатура взрослых немертин была исследована при помощи фаллоидиновой метки и конфокальной лазерной сканирующей микроскопии, что позволило выявить ранее неизвестные признаки.

В последнее время проведены филогенетические и таксономические построения на основе молекулярных данных (Envall, Sundberg, 1998; Sundberg, Saur, 1998; Sundberg et al., 2001, 2009; Strand, Sundberg, 2005a, b; Strand et al., 2005; Sundberg, Strand, 2007). На фоне этого заметно ослаб интерес к переописанию уже известных видов, что вызывает определенные сомнения в идентификации материала, используемого в молекулярном анализе (см. Kajihara, 2007c; Zaslavskaya, Chernyshev, 2008). К сожалению, типовой материал большинства описанных видов немертин утерян, хранящийся в коллекциях фиксированный материал, как правило, непригоден для молекулярных исследований, а иногда и для морфологических.

Краткий обзор истории изучения немертин показывает, что в ней можно выделить 6 основных периодов: 1) 1758–1858 гг. – натуралистические описания немертин, которые базировались только на признаках внешней морфологии; 2) 1868–1905 гг. – становление классической немертинологии, фундаментом которой стали данные о внутренней морфологии и развитии немертин; 3) 1914–1957 гг. – становление сравнительной и эволюционной морфологии; 4) 1958–1985 гг. – типологические реформы в систематике немертин и становления сравнительной эмбриологии; 5) 1988–2003 гг. – господство кладистических парадигм в систематике немертин; становление сравнительной ультраструктурной морфологии; 6) 2003 г. – начало генофилетической реформы системы немертин.

2.2. Обзор классификаций и филогенетических схем немертин

2.2.1. Системы на уровне классов, отрядов и подотрядов. Начиная с Шульце (Schultze, 1851) немертин принято делить на две большие группы – Anopla (невооруженные немертины) и Enopla (вооруженные немертины). Такое деление сохраняется во многих работах до сих пор, хотя и было отвергнуто Губрехтом (Hubrecht, 1879) и Бюргером (Bürger, 1895). Обычно Enopla и Anopla рассматривают как два класса или подкласса. Короткевич (1972) предложила выделять не два, а три класса – Palaeonemertini, Heteronemertini и Hoplonemertini. Сходную идею высказывала и Стиасни-Вайнгофф (Styasny-Wijnhoff, 1936), однако эти три группы, а также Vdellonemertea она рассматривала как подклассы. Правомочность противопоставления Anopla и Enopla неоднократно ставилась под сомнение, и связано это с тем, что монофилия Anopla не была строго доказанной

(Федотов, 1966; Ах, 1996; Чернышев, 1999в). Данные молекулярного анализа подтвердили эту точку зрения (Thollesson, Norenburg, 2003). На основе этих данных Каджихара (Kajihara, 2007с) разделил немертин на классы Palaeonemertea, Pilidiophora и Hoplonemertea.

Мною (Чернышев, 1995) была предложена система, в которой немертины разделены на классы Rhynchozoela (все хоботные немертины) и Arhynchozoela (с бесхоботной немертиной *Arhynchonemertes axi*).

Основателем современной системы считается Губреخت (Hubrecht, 1879), который разделил немертин на три отряда – Palaeonemertini, Schizonemertini и Hoplonemertini. В отряд Palaeonemertini Губреخت поместил семейства Cephalotrichidae (=Cephalotrichidae), Callineridae (=Tubulanidae), а также Valenciniidae (=Valenciniidae) и Poliidae (=Baseodiscidae). Отряд Schizonemertini включал только два семейства – Lineidae и Langiidae, Hoplonemertea – единственное семейство Amphiporidae, которое объединяло всех известных к тому времени вооруженных немертин, за исключением рода *Malacobdella* (его относили к пиявкам). Позже Веррилл (Verrill, 1892) отнес к немертинам и род *Malacobdella*, выделив его в отряд Bdellomorpha Blanchard, 1847.

Значительные изменения этой системы произвел Бюргер (Bürger, 1895, 1897–1907): он выделил шизонемертин и часть палеонемертин (Valenciniidae и Baseodiscidae) в отряд Heteronemertini, остальных палеонемертин разделил на Protonemertini и Mesonemertini, а гоппло- и бделлонемертин объединил в Metanemertini. Система отрядов Бюргера подверглась критике в работах Бергендаля (Bergendal, 1900a), Ку (Coe, 1905) и Вайнгофф (Wijnhoff, 1913), результатом которой стал частичный возврат к системам Шульце и Губрехта. Были восстановлены классы (или подклассы) Anopla и Eopla, отряды Palaeonemertini (как группа, объединяющая Protonemertini и Mesonemertini) и Hoplonemertini. С другой стороны, был сохранен отряд Heteronemertini и восстановлена группа Bdellonemertini (=Bdellomorpha) в ранге отряда. Деление палеонемертин на Protonemertini и Mesonemertini в дальнейшем принималось только Короткевич (1982).

Ивата (Iwata, 1960) на основе эмбриологических данных выделил семейство Cephalotrichidae в особый отряд Archinemertea, а бделлонемертин рассматривал в составе Hoplonemertea (он использовал окончание '-ea' более целесообразно, поскольку '-ini' делает названия отрядов похожими на названия триб). В системе, которую предложил Сундберг (Sundberg, 1991), Palaeonemertea, Archinemertea, Heteronemertea, Hoplonemertea и Bdellonemertea рассматриваются уже как подклассы. Отряды он приводит только для полистилиферных немертин, выделяя здесь Reptantia и Pelagica. Увы, Сундберг не дает никаких обоснований своей системе, а позже, используя данные молекулярного анализа, отказывается от нее. Обоснованность выделения архинемертин поддерживали многие авторы вплоть до работы Сундберга и Хильбома (Sundberg, Hylbom, 1994), которые поместили семейство Cephalotrichidae в составе Palaeonemertea, априорно принимая палеонемертин как монофилетическую группу.

Самостоятельность архинемертин была поддержана мною (Чернышев, 1995, 1999в), что вполне обоснованно в контексте парафилии палеонемертин. В пределах Palaeonemertea sensu Iwata были выделены три подотряда (Tubulaniformes, Cariniformes и Hubrechtiformes) (Чернышев, 1995), из них первые два подотряда позже возведены в ранг отрядов (Чернышев, 1999в).

Система вооруженных немертин складывалась главным образом в XX в. В XIX в. Бюргер (Bürger, 1892, 1895) неудачно разделил вооруженных немертин (отряд *Metanemertini*) на подотряды *Prorhynchocoelomia* (немертины с коротким ринхоцелем) и *Holorhynchocoelomia* (с длинным ринхоцелем). Вайнгофф (Wijnhoff, 1913), вслед за Ку (Coe, 1905), выделяла два отряда – *Hoploneimertini* и *Bdelloneimertini* (в более поздних работах она (Stiasny-Wijnhoff, 1923b, 1936) использовала название *Bdellomorpha*), и такое деление почти не подвергалось пересмотру вплоть до конца XX в. Бринкманн (Brinkmann, 1917a, b) предложил разделить гоппонемертин на подотряды *Polystilifera* (формы с несколькими центральными стилетами) и *Monostilifera* (формы с одним центральным стилетом), а полистилиферных немертин – на трибы *Pelagica* (пелагические) и *Reptantia* (донные). Эта система оказалось исключительно удачной и легла в основу почти всех последующих монографий по немертинам, включая каталог Гибсона (Gibson, 1995).

Стиасни-Вайнгофф (Stiasny-Wijnhoff, 1923b, 1936) развила систему Бринкманна, выделив внутри трибы *Reptantia* подтрибы *Archireptantia* и *Eureptantia* (последнюю подтрибу она разделила на кледы *Inaequifurcata* и *Aequifurcata*), а в пределах *Pelagica* – подтрибы *Archipelagica* и *Eupelagica*. Следует отметить, что Бринкманн и Стиасни-Вайнгофф неверно использовали категории трибы и подтрибы, и эта номенклатурная неточность была устранена лишь Сундбергом (Sundberg, 1991). Классификация Бринкманна и Стиасни-Вайнгофф более 50 лет не подвергалась основательному пересмотру. Заслуживают внимание лишь работы Иваты (Iwata, 1960), который объединил всех вооруженных немертин в отряд *Hoploneimertea* с тремя подотрядами – *Monostyliferoidea*, *Polystyliferoidea* и *Bdelloneimertoidea*. В другой работе (Iwata, 1967) он выделил только отряды *Polystyliferousnemertea* и *Monostyliferousnemertea*, а бделлонемертин рассматривал как боковую ветвь полистилиферных немертин. Ни первая, ни вторая системы не получили дальнейшего развития.

Новый поворот в систематике *Euploa* связан с работой Гибсона (Gibson, 1988a), который, исследовав неописанную немертину из рода *Nipponnemertes*, выдвинул гипотезу о полифилии *Monostilifera*. Согласно этой гипотезе, моностилиферное вооружение возникало дважды: с одной стороны, у представителей семейства *Cratenemertidae* и группы «2» наземных немертин (в дальнейшем для этой группы было установлено семейство *Plectonemertidae* Gibson, 1990a), а с другой – у всех остальных моностилиферных немертин. В новой классификации *Euploa* подразделены на отряды *Distromatorhynchocoela* (с подотрядами *Monostyliferoidea* и *Bdelloneimertoidea*) и *Urichorhynchocoela* (с подотрядами *Pelagonemertoidea* и *Herponemertoidea*). *Cratenemertidae* и *Plectonemertidae* объединены Гибсоном в трибу *Paramonostilifera* и, вместе с *Reptantia*, помещены в подотряд *Herponemertoidea*. Поводом для таких радикальных перестроек послужило одинаковое строение стенки ринхоцеля у *Cratenemertidae*, *Plectonemertidae* и *Reptantia*, а также значительное сходство в строении церебральных органов и глаз кратенемертид и многих донных *Polystylifera*.

Система Гибсона подверглась серьезной критике (Sundberg, 1990; Senz, 1993c; Чернышев, 1993a). Крэнделл (Crandall, 1993) на основе сравнительно-морфологического анализа поддержал гипотезу Гибсона о родстве *Cratenemertidae* и *Plectonemertidae*, объединив оба семейства в отряд *Micosemia*, а остальных моностилиферных немертин – в отряд *Monoxiphidia*. Группы *Hoploneimertea* и

Bdellonemertea рассматривались им как подклассы, а *Reptantia* и *Pelagica* – как отряды. В системе Крэндэлла нет традиционных названий *Monostilifera* и *Polystilifera*, поскольку монофилия обеих групп не могла быть строго доказанной. Высказываясь критически о системе Гибсона, Крэндэлл отверг и название *Paramonostilifera*, хотя объем этой группы практически полностью соответствует *Micetosemia*. Позднее Крэндэлл (Crandall, 2001) провел кладистический анализ различных групп вооруженных немертин с переплетенной стенкой ринхоцеля. Результаты этого анализа не совпали с предложенной им системой, поскольку группа *Micetosemia* оказалась полифилетической.

В системе вооруженных немертин, предложенной мною, ранг отряда получили группы *Pelagica*, *Reptantia*, *Bdellomorpha*, а моностилиферные немертины разделены на отряды *Cratenemertea* и *Eumonostilifera* (Чернышев, 2003в).

Начиная с 1994 г. *Reptantia* стали своеобразным полигоном для испытания новейших кладистических подходов и разработки иерархической системы без классических линнеевских категорий (Sundberg, Pleijel, 1994; Härlin, 1998; Härlin, Härlin, 2001). Просуществовавшая более полувека система Стиасни-Вайнгофф (*Stiasny-Wijnhoff*, 1936) была признана искусственной. Примечательно, что на основе сходных кладограмм за относительно небольшой промежуток времени были построены разные системы. Например, система Сундберга и Плейяля отвечала принципам ФилоКода (*PhyloCode*) и содержала большое число неназванных (*unnamed*) групп. Группа *Eureptantia* была разделена этими авторами на *Uniporida* (с родом *Uniporus*) и *Tetraophthalmida* (все остальные эурептантные немертины), без указания ранга групп.

Таким образом, к концу XX в. наметился отход от традиционной системы немертин на уровне классов и отрядов, который еще более усилился благодаря работам, содержащим молекулярный анализ типа *Nemertea* (Sundberg et al., 2001; Thollesson, Norenburg, 2003). Однако деление немертин на *Anopla* (с группами *Palaeonemertea* и *Heteronemertea*) и *Enopla* (с группами *Monostilifera* и *Polystilifera*) широко используется до сих пор.

2.2.2. Системы на уровне семейств. В разных отрядах система на уровне семейств развивалась по-разному. Общим можно признать то, что для немертин практически не выделялись группы рангом подсемейства и надсемейства. В монографии МакИнтоша (*McIntosh*, 1873–1874) приведена первая типифицированная система семейств, включающая 4 названия: *Amphiporidae*, *Lineidae*, *Cephalothricidae* и *Carinellidae*. Позже Губрехт (*Hubrecht*, 1879) установил новые семейства *Langiidae*, *Poliidae*, *Valenciniidae* и *Tetrastemmatidae* (два первых в настоящее время являются невалидными). Из наиболее значимых открытий того времени следует отметить описание двух семейств пелагических немертин – *Pelagonemertidae* (*Moseley*, 1875) и *Nectonemertidae* (*Verrill*, 1892). Наконец, Веррилл (*Verrill*, 1892) установил новое семейство *Drepanophoridae*, к которому отнес всех известных донных полистилиферных немертин. В системе Бюргера (*Bürger*, 1890, 1895, 1897–1907, 1904) фигурирует уже 15 семейств, из которых 7 были установлены им. Примечательно, что все 15 семейств сохранили валидность до настоящего времени, хотя и изменили свой состав.

Палеонемертины. Система палеонемертин на уровне семейств полностью сформировалась в начале XX в. В составе данной группы традиционно выделяют семейства *Tubulanidae*, *Carinomidae*, *Cephalothricidae* и *Hubrechtidae*, а иногда и *Callineridae* Bergendal, 1901, признаваемое некоторыми авторами (*Wijnhoff*, 1913;

Senz, 1993d; Чернышев, 2002a; Kajihara, 2006). Поскольку у представителей рода *Hubrechtella* имеется пилидий (Cantell, 1969; Чернышев, 2003б), было высказано предположение о принадлежности Hubrechtidae к гетеронемертинам (Cantell, 1969), что подтвердилось данными молекулярного анализа (Thollesson, Norenburg, 2003). Позже было предложено разделить губрехтиид на два семейства – Hubrechtidae и Hubrechtellidae (Чернышев, 2003б). Семейство Statolitonemertidae, выделенное Короткевич (1982), оказалось младшим синонимом Carinomidae (Чернышев, 1999б, в). Род *Carinomella*, относимый то к тубулянидам (Сое, 1905), то к кариномидам (Gibson, 1982a), был выделен в отдельное семейство Carinomellidae (Чернышев, 1995).

Гетеронемертины. Состав Heteronemertea длительное время ограничивался тремя семействами – Lineidae, Baseodiscidae и Valenciniidae. Гибсон (Gibson, 1972, 1982a), развивая идеи Фридриха (Friedrich, 1960a, b), на основе строения головных щелей выделил пять семейств: Baseodiscidae, Lineidae, Poliopsiidae, Pussylineidae и Valenciniidae. Однако в последующих работах он изменил свои взгляды и разделил гетеронемертин на семейства Cerebratulidae, Lineidae, Mixolineidae, Valenciniidae, Gorgonorhynchidae, Panorhynchidae, Polybrachiorhynchidae (Gibson, 1985b). Эта система базировалась исключительно на строении хобота, и дальнейшие исследования выявили ее искусственность (Чернышев, 1995; Norenburg, 1993; Schwartz, Norenburg, 2001). Тем не менее система Гибсона до сих пор используется при описании новых родов, так как довольно удобна. На наш взгляд, Гибсон не учел то, что в хоботе один из слоев продольной мускулатуры мог редуцироваться или появляться независимо в разных группах. Независимое происхождение и полная редукция продольных головных щелей, напротив, менее вероятны.

По мнению Норенбурга (Norenburg, 1993), боковые горизонтальные щели являются важной синапоморфией группы семейств, которую он называл Lineiformes. На этом основании мною (Чернышев, 1995) было предложено сохранить традиционную систему Фридриха–Гибсона, но, вслед за Гибсоном (Gibson, 1985b), из состава линеид были выделены семейства Gorgonorhynchidae и Panorhynchidae, так как разветвление хобота в обеих группах произошло, вероятно, независимо. Также были объединены семейства Valenciniidae и Baseodiscidae. На основе строения хобота внутри семейств Valenciniidae и Lineidae было выделено несколько подсемейств, из которых позже ранг Baseodiscinae и Paralineaе был поднят до семейств (Чернышев, 1999в).

Вооруженные немертины. Среди вооруженных немертин наиболее сложна и запутана систематика пелагических немертин. Причиной тому является исключительная морфологическая «простота» представителей данной группы, которая при этом сочетается с большим разнообразием формы тела и строения стенки ринхоцеля. Бринкманн (Brinkmann, 1917a, b) предложил очень дробную систему родов и семейств пелагических немертин, которая была дополнена и детализирована в работах Ку (Сое, 1926, 1936, 1954). В последней сводке Ку (Сое, 1954) около 70 видов подотряда Pelagica объединялись в 11 семейств, различия между которыми нередко заключались не столько во внутреннем строении, сколько во внешней морфологии. В некоторые семейства (Planktonemertidae, Dinonemertidae, Chuniellidae) были помещены виды со сходной формой тела, но разным строением ринхоцеля. Классификация, предложенная Короткевич (1955, 1976), напротив, стала примером крайнего объединения: сохранено только 3 семейства, которые выводятся от разных донных предков. Значительно сокращается и число родов –

с 41 до 8. Попыток выстроить компромиссную систему до сих пор не предпринималось.

Система семейств Reptantia была разработана Стиасни-Вайнгофф (Stiasny-Wijnhoff, 1936), которая выделила 8 из 10 известных семейств донных Polystilifera. Хотя такое деление в дальнейшем было подвергнуто основательной критике (Härlin, Sundberg, 1995; Härlin, 1998; Härlin, Härlin, 2001), никаких новых систем на уровне семейств предложено не было. Следует отметить, что, в противоположность пелагическим немертинам, донные Polystilifera имеют довольно разнообразное внутреннее строение, однако именно это обстоятельство стало препятствием на пути филогенетических реконструкций. Последующие авторы пытались слишком упростить сравнительно-морфологический анализ, не обращая внимания на значительную сложность организации кровеносной системы и церебральных органов.

Первые критические обобщения системы семейств моностилиферных немертин были осуществлены в монографиях Бюргера (Bürger, 1895, 1897–1907, 1904). Он разделил моностилиферных немертин на 5 семейств: Emplectonematidae (=Eunemertidae), Ototyphlonemertidae, Prosorhochmidae, Amphiporidae и Tetrastemmatidae (=Prostomatidae). Эта система стала основой для многих таксономических и фаунистических ревизий. Однако, по мере описания новых родов, границы между семействами становились все менее и менее четкими. Первым, кто отказался от использования категории семейства в систематике моностилиферных немертин, был Фридрих, который в своей известной ревизии родов Monostilifera (Friedrich, 1955) заменил семейства на «группы родов» («Gattungsgruppen»): «*Amphiporus*», «*Geonemertes*», «*Tetrastemma*» и «*Emplectonema*». Позднее он все же выделил из группы «*Amphiporus*» новое семейство Cratenemertidae (Friedrich, 1968). Вслед за Фридрихом от упоминания семейств моностилиферных немертин отказались и некоторые ведущие немертинологов (Stiasny-Wijnhoff, 1942; Corrêa, 1954; Kirsteuer, 1965; Мюллер, 1968; и др.). В противовес этому Ку (Coe, 1940, 1943) существенно дополнил определительные ключи для семейств Monostilifera, приведя дополнительные диагностические признаки.

В 80-х годах система семейств Monostilifera обсуждалась в работах Гибсона и Мур. Гибсон (Gibson, 1982a) предпринял попытку распределить все известные роды Monostilifera (к тому времени их было известно более 60) в 7 семействах, для которых он представил более корректные диагнозы, хотя и пересекающиеся по ряду признаков. Позднее Мур и Гибсон (Moore, Gibson, 1988a, b) изменили диагноз и состав семейства Prosorhochmidae и обосновали новое семейство Plectonemertidae. Из состава просорохмид были выведены роды *Oerstedia*, *Antarctonemertes*, *Gononemertes* и другие, причем положение этих родов в системе Monostilifera не обсуждалось. В последующих публикациях Гибсона и других авторов упоминания семейств редки и обычно относятся к таким хорошо очерченным группам, как Ototyphlonemertidae, Carcinonemertidae, Plectonemertidae и Cratenemertidae; значительно реже фигурируют семейства Amphiporidae, Tetrastemmatidae и Prosorhochmidae (Gibson, 1994, 2002). В целом в конце XX и начале XXI вв. становится нормой установление нового рода моностилиферных немертин без обсуждения его принадлежности к какому-либо семейству. На этом фоне необычными выглядят попытки установления новых семейств (Чернышев, 2003в, 2005; Crandall, 2010).

2.2.3. Таксономия на уровне родов. Формирование системы немертин на уровне родов проходило в три основных этапа. Первый охватывает большую часть XIX в., вплоть до таксономических ревизий Губрехта и Бюргера. До 80-х годов XIX в. описания новых видов немертин велось почти исключительно на основе окраски тела и признаков внешней морфологии, поэтому многие родовые и видовые названия старых авторов относятся к *nomina dubia*. Тем не менее именно в этот период были установлены валидные роды *Tubulanus*, *Cephalothrix*, *Baseodiscus*, *Lineus*, *Micrura*, *Cerebratulus*, *Amphiporus*, *Tetrastemma*, *Emplectonema* и др., которые охватывают около 3/4 всех известных видов. Некоторые родовые названия (*Notospermus*, *Ramphogordius*, *Neesia* и др.) были восстановлены лишь в конце XX в.

Второй этап ознаменовался введением в систематику обязательного изучения внутренней морфологии, в результате чего подавляющее большинство родовых названий (более 30) было сведено в синонимы. МакИнтош (McIntosh, 1873–1874) сократил число валидных родов до 12. Губрехт (Hubrecht, 1879) провел ревизию всех родов, описанных из прибрежных вод Европы, из которых 14 были признаны им валидными. В монографии Бюргера (Bürger, 1904) число родов увеличено до 29. В родовой систематике Бюргер проявил себя как консерватор и установил только 5 новых родов (один из них позднее оказался невалидным). В синонимы были сведены даже такие хорошо обособленные роды, как *Zygonemertes* и *Tetrastemma*. В начале XX в. многие немертинологи, находясь под влиянием работ Бюргера, с крайней осторожностью выделяли новые роды, за исключением полистилиферных немертин, развитие системы которых и положило начало третьему этапу в систематике немертин. Если в монографиях Бюргера фигурировало только 4 рода пелагических и 1 род донных Polystilifera, то с 1912 по 1936 г. было описано более сотни видов и около 40 родов полистилиферных немертин. К 1954 г. было известно 41 род пелагических и 17 родов донных Polystilifera, что превышало число родов всех других немертин. Идеи дробной системы пелагических немертин были отвергнуты лишь Короткевич (1955, 1960, 1976), которая сократила число родов до 8.

В 1935 г. выходит важная работа Г. Фридриха, в которой провозглашаются принципы дробной родовой систематики немертин (Friedrich, 1935). Следует отметить, что узкое понимание рода оформилось намного раньше, в работах Монгомери (Montgomery, 1897), Бринкамманна (Brinkmann, 1914–1915, 1917a, b), Стиасни-Вайнгофф (Stiasny-Wijnhoff, 1926) и других авторов. Однако основа для узкого понимания рода у гетеронемертин и моностилиферных немертин была заложена именно Фридрихом. Устанавливая новый род *Heterolineus* (в дальнейшем он был признан невалидным (Чернышев, 2004a)), Фридрих (Friedrich, 1935) недвусмысленно предложил сузить границы рода *Lineus* - самого большого по числу видов. Ревизия родов гетеронемертин с установлением новых таксонов была проведена им позднее (Friedrich, 1960a, b), но до этого Коррэ (Corrêa, 1954, 1956, 1958) описала 3 новых рода (*Evelineus*, *Pussylineus* и *Flaminga*), используя признаки, которым ранее не придавали большого значения (число мускульных слоев и перекрестов в хоботе, наличие клеток неврохорды и строение головной кровеносной лакуны).

Фридрих (Friedrich, 1960a, b) не только установил новые роды, но и перечислил 13 более или менее значимых признаков, которые могут быть использованы в родовой систематике гетеронемертин. Еще более значительными были рефор-

мы родовой системы Monostilifera: Фридрих установил 17 новых родов, подвергнув ревизии роды *Amphiporus*, *Tetrastemma* и *Oerstedia*. Он первым обратил внимание на недопустимость объединения в один род видов с однослойной и двухслойной стенкой ринхоцеля, выделив из состава *Amphiporus* роды *Cratenemertes* и *Nipponnemertes* (Friedrich, 1955, 1968). К сожалению, подавляющее большинство описаний, сделанных Фридрихом, базировалось на изучении фиксированных экземпляров и было крайне скупо иллюстрировано. Поскольку большинство типовых экземпляров описанных им видов было утрачено во время бомбежки 1945 г., статус многих родов до сих пор остается неясным.

Кирштойер (Kirsteuer, 1965, 1967, 1974) впервые предложил использовать расщепление продольной мускулатуры стенки тела для выделения новых родов (*Poseidonemertes*, *Paramphiporus*, *Correanemertes*). Именно он стал иллюстрировать описания новых видов сагиттальными схемами внутреннего строения головного конца. Кирштойер (Kirsteuer, 1973) указал на сборный характер рода *Punnettia* (Reptantia), предположив, что в его составе следует сохранить только типовой вид. После сводки Стиасни-Вайнгофф это была единственная значимая работа по рептантным немертинам.

Долгое время почти всех наземных немертин относили к роду *Geonemertes*, однако Пэнтин (Pantin, 1961, 1969) обратил внимание на значительные различия во внутренней морфологии некоторых видов, особенно в строении стенки ринхоцеля. Его исследования продолжили Мур и Гибсон (Moore, 1973, 1975; Moore, Gibson, 1972, 1973, 1981), которые установили 6 новых родов наземных и полуназемных немертин. В 70-х годах появляются первые работы немертинолога Рея Гибсона, описавшего большое число новых видов и родов морских, пресноводных и наземных немертин. Прежде всего, Гибсон возродил затухающий интерес к систематике гетеронемертин. После ревизии Фридриха (Friedrich, 1960a, b) и вплоть до конца 70-х годов родовая систематика этой группы не претерпела больших изменений. С 1977 по 2002 г. Гибсон описал 23 новых для науки рода гетеронемертин (в работе Фридриха (Friedrich, 1960a) приведено 29 валидных родов). Его подходы в родовой систематике немертин близки к комбинаторному методу в систематике (Васильева, 1990), что позволило привести в определенный порядок родовое разнообразие, в котором до работ Гибсона легко было запутаться. Основной заслугой ревизии Гибсона стала унификация диагнозов родов гетеронемертин по строгому набору признаков (Gibson, 1985b). Позднее набор этих признаков значительно расширился (Riser, 1991, 1993, 1994, 1998; Senz, 1993d, 2001), что привело к появлению еще большего числа монотипических родов и возникновению «хаоса» в родовой систематике, который сохраняется до сих пор.

Унификация диагнозов родов моностилиферных немертин оказалась не столь последовательной из-за неудовлетворительного состояния системы Monostilifera на уровне семейств, хотя и в этой группе за последние два десятилетия было описано большое число новых монотипических родов. Гибсон (Gibson, 1985b) обратил внимание на парадоксальную ситуацию: несмотря на явный прогресс в систематике немертин, более трети видов оставались сосредоточенными в 4 явно искусственных родах – *Lineus*, *Cerebratulus*, *Amphiporus* и *Tetrastemma*, и хотя из состава этих родов было выделено немало видов, коренного перелома в этом «перекосе» так и не произошло.

В последние 20 лет число признаков, которые рассматриваются как «родовые», увеличилось, и в итоге произошел отход от унифицированных диагнозов,

предложенных Гибсоном. К сожалению, введению новых признаков крайне редко предшествовал критический пересмотр прежних подходов. Было описано немало aberrantных родов, отличающихся такими необычными признаками, как, например, сегментированное тело (*Annulonemertes* Berg, 1985), вооружение в переднем отделе хобота (*Heteroenoplus* Wern, 1998), вентральное положение пилоруса (*Thallasionemertes* Gibson et Sundberg, 2001) и др. В некоторых работах традиционные диагнозы были заменены на указание уникальных синапоморфий (Sundberg, Gibson, 1995). Харлин (Härlin, 1998), базируясь на построенной им кладограмме, установил 6 новых родовых названий для Reptantia без каких-либо диагнозов и синапоморфий, что соответствует некоторым современным представлениям о «филогенетической системе». В последнее время наметилась тенденция синонимизации отдельных родовых названий (Envall, Sundberg, 1993; Sundberg et al., 2003) и восстановления валидности забытых родов, установленных в XIX в. (Riser, 1991; Berg, Gibson, 1996; Чернышев, 2004a; Chernyshev, Maslakova, 2011). Однако из-за того, что таксономические ревизии немертин на родовом уровне проводятся крайне редко, система становится все более и более запутанной. К числу обстоятельных ревизий можно отнести недавние работы по систематике Prosorhochmidae (Maslakova, Norenburg, 2008a, b).

2.2.4. Филогенетические построения. Первую филогенетическую схему предложил Губрехт (Hubrecht, 1879): в ней от выделенных им палеонемертин берут начало Schizo- и Hoplonemertini (рис. 1). Почти все последующие филогенетические деревья в той или иной степени отражали взгляды Губрехта.

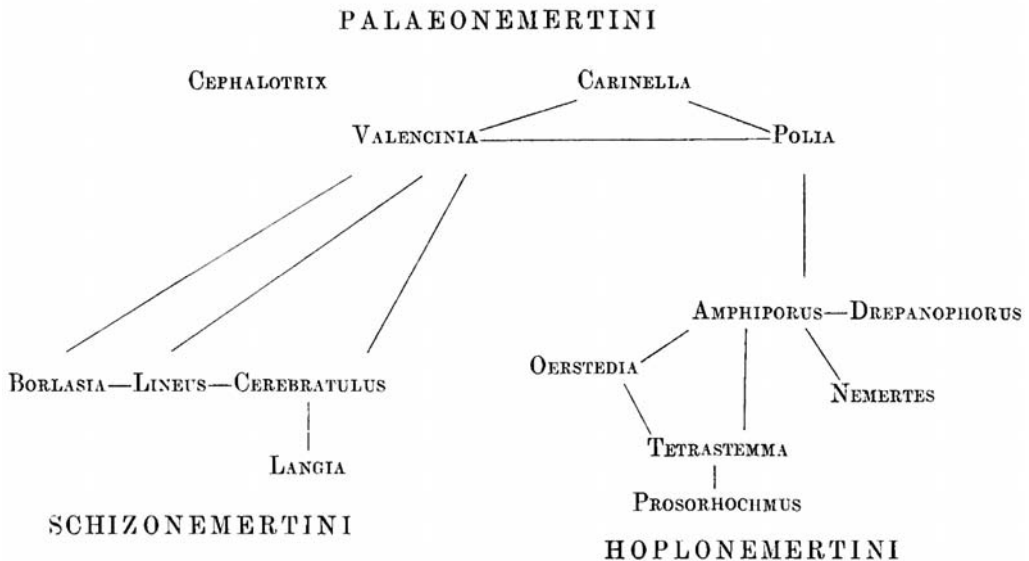


Рис. 1. Филогенетическая схема немертин по Губрехту (Hubrecht, 1879).

Филогенетические схемы, предложенные Бюргером (Bürger, 1895, 1897–1907), имеют ряд существенных отличий от схемы Губрехта. В основании древа он поместил протонемертин из рода *Carinina*, а далее (в этом месте Бюргер (Bürger, 1897–1907) помещает род *Tubulanus*) древо расщепляется на две ветви – одна через *Hubrechtia* идет к гетеронемертинам, а другая через *Mesonemertini* – к

вооруженным немертинам (рис. 2). Вслед за Губрехтом, Бюргер считал, что основным эволюционным трендом у немертин было погружение нервной системы в кожно-мышечный мешок. В основании *Metanemertini* (вооруженные немертины) был помещен род *Pelagonemertes*, в то время как остальные пелагические немертины, род *Drepanophorus*, а также род *Malacobdella* выводились независимо от рода *Amphiporus*. Любопытно то, что Бюргер считал наиболее архаичными вооруженных немертин с коротким ринхоцелем, хотя у *Pelagonemertes* он длинный. Базальное положение данного рода объяснялось отсутствием нормально развитого дорсального сосуда. Связи родов Бюргер практически не раскрывает: вооруженных немертин он выводит двумя «пучками» из родов *Eunemertes* (= *Emplectonema*) и *Amphiporus*. Во всей схеме монофилетическим является только одно семейство – *Lineidae*, но при этом в более поздней схеме в его состав отнесены некоторые немертины, лишённые продольных головных щелей, а род *Micrella* помещается рядом с *Micrura*. В противоположность этому Паннетт (Punnett, 1901a) считал, что *Lineidae* s.str. и *Eupoliidae* (= *Baseodiscidae*) происходят от общего предка, а *Micrella*, хотя и принадлежит линеидной линии, но находится в её основании.

Взгляды Бюргера подверглись основательной критике, однако некоторые из его предположений спустя более 100 лет нашли подтверждение в молекулярно-генетических реконструкциях филогении немертин (см. ниже). Вайнгофф (Wijnhoff, 1913) предложила альтернативную схему родственных связей немертин, в которой *Aporla* и *Eporla* представляют две обособленные ветви, берущие начало от гипотетических *Urnemertinen*. На это, по мнению Вайнгофф, указывают глубокие различия в строении вооруженных и невооруженных немертин.

Следующая филогенетическая схема принадлежит Бринкманну (Brinkmann, 1917b) и отражает его взгляды на отношения в пределах *Polystilifera*. Несмотря на то, что данная схема неоднократно подвергалась критике (Stiasny-Wijnhoff, 1923b; Короткевич, 1955; Härlin, 1998), в ней довольно много здравых предположений. Прежде всего Бринкманн считает, что *Heteronemertini* и *Hoploneimertini* происходят от общего палеонемертоподобного предка, а *Polystilifera* и *Monostilifera* также имеют общего предка и, согласно кладистической терминологии, являются сестринскими группами. Пелагические немертины выводятся из рода *Drepanophorus* s.l., т. е. *Reptantia* оказываются парафилетической группой. Предположение о парафилии рептанций недавно высказали Толлессон и Норенбург (Thollesson, Norenburg, 2003), которые опирались на данные молекулярно-генетического анализа.

Наиболее архаичными среди пелагических немертин Бринкманн признает представителей семейства *Protopelagonemertidae*, от которого независимо берут начало 5–6 эволюционных ветвей. Единую ветвь образуют семейства *Pelagonemertidae* и *Armaueriidae*, оказываясь фактически сестринскими. Бринкманн не отделяет род *Balaenanemertes* от пелагонемертид, как это впоследствии сделал Ку (Coe, 1945), но выводит семейство *Buergeriellidae* из рода *Crassonemertes*, что достаточно спорно. Совершенно иначе выглядят филогенетические связи *Polystilifera* в работе Короткевич (1955). По ее мнению, *Nectonemertidae*, *Pelagonemertidae* и *Armaueriidae* происходят независимо от трех разных донных предков, причем для армауериид даже предполагается связь с палеонемертинами. *Drepanophoridae* s.l., как и нектонемертиды, выводятся из *Amphiporidae*, т. е. моностилиферное вооружение рассматривается как исходное для

предков Polystilifera. Хотя Polystilifera и Pelagica, согласно воззрениям Короткевич, оказываются полифилетическими группами, они фигурируют как триба и подтриба соответственно. Проведенный недавно кладистический анализ Pelagica (Maslakova, Norenburg, 2001) не принес каких-либо обнадеживающих результатов и не подтвердил монофилию большинства семейств (кроме Pelagonemertidae s.l. и Armaueriidae).

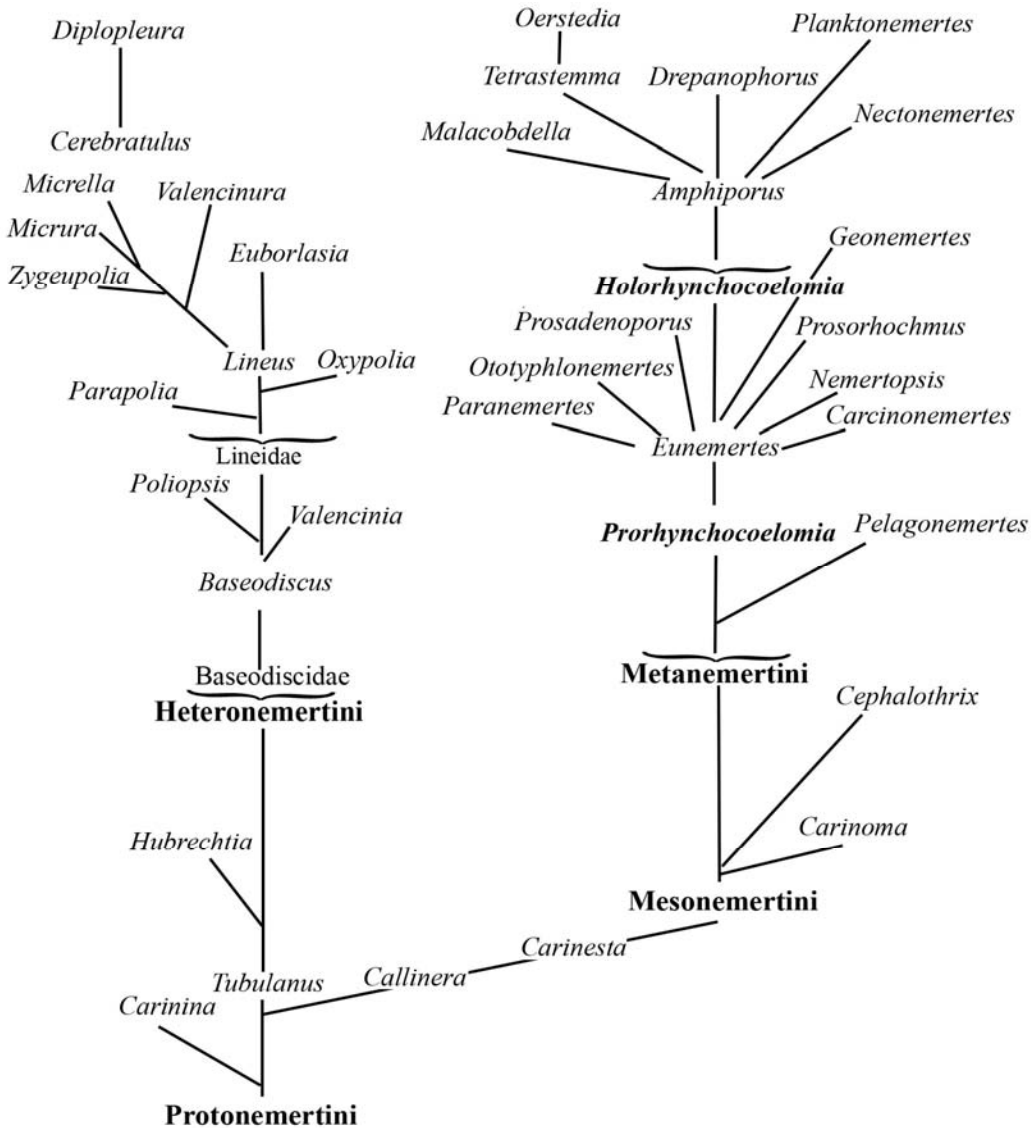


Рис. 2. Обобщенное филогенетическое древо немертин на основе разных работ Бюргера.

Гильбом (Hylbom, 1957) построил филогенетическое древо для палео- и гетеронемертин, на котором оба отряда оказываются полифилетическими. Гетеронемертины выводятся тремя независимыми ветвями из палеонемертин: Lineidae – от общего предка с *Carinoma*, Baseodiscidae – от общего предка с *Hubrechtella*,

a Valenciniidae – от общего предка с *Hubrechtia*. Для нас в этой схеме важно то, что губрехтииды не только сближаются с гетеронемертинами, но рассматриваются как сборная группа (равно как и Tubulanidae s.l.).

Базируясь на данных личиночного развития, Ивата (Iwata, 1960, 1985) отходит от традиционных взглядов и выводит палеонемертин, с одной стороны, и голлонемертин, с другой, из архинемертин, к которым он относит Cephalotrichidae. Гетеронемертины рассматриваются им как потомки палеонемертин.

Оригинальную филогенетическую схему вооруженных немертин приводит Гибсон (Gibson, 1988a) (рис. 3). Она полностью отражает его взгляды на систему Eporla (см. выше) и фактически может рассматриваться как кладограмма. Это древо критически анализирует Зенц (Senz, 1993c), приходя к заключению, что оно чрезвычайно «насыщенно» гомоплазиями. Не менее интересно эволюционное древо семейства Plectonemertidae (Moore, Gibson, 1988a), которое указанные авторы выделили из состава Prosorhochmidae. В пределах семейства обособлены три ветви: 1) род *Plectonemertes*, 2) роды *Argonemertes*, *Antiponemertes* и *Potamonemertes*, 3) роды *Campbellonemertes* и *Acteonemertes*. Хотя данная схема касалась лишь одного небольшого семейства, она вызвала полемику относительно методов систематики и филогенетических реконструкций (Gibson, 1990c; Moore, Gibson, 1993; Sundberg, 1990, 1993; Sundberg, Svensson, 1994). Превосходство шведских зоологов в этом споре было predeterminedено тем, что их подходы базировались на кладистических методах, которые стали к тому времени преобладающими. Однако, несмотря на внушительную теоретическую базу, филогенетические реконструкции Сундберга и соавторов, на мой взгляд, оказались не слишком удачными.

Кладистический анализ Plectonemertidae (Sundberg, 1989a) вначале выглядел убедительным, но привлечение большего числа групп и признаков поставило под сомнение монофилию данного семейства (Crandall, 2001). Кладистический анализ палеонемертин (Sundberg, Hylbom, 1994) исходно базировался на ошибочной гипотезе о монофилии этой группы. Позднее, на основе данных ДНК-анализа, шведские немертинологи (Sundberg et al., 2001) опять вернулись к гипотезе парафилии палеонемертин, что было в дальнейшем подтверждено Толлессоном и Норенбурггом (Thollesson, Norenburg, 2003). Кладистические построения Сундберга и Гильбома во многом были схематичными, поскольку определению состояний признаков не предшествовал сравнительно-морфологический анализ невооруженных немертин, многие состояния не были включены или представлены в упрощенном виде. Так, практически не учитывалось строение церебральных органов и прецеребральной мускулатуры, положение глаз, не проведена гомологизация мускульных слоев стенки тела и различных типов головных желез. В итоге на кладограмме губрехтииды, цефалотрихиды, а также виды рода *Tubulanus* оказались «разорванными» и попали в удаленные друг от друга клады. Чтобы восстановить монофилию Cephalotrichidae, которая подтверждалась молекулярными данными, Сундберг и его соавторы (Sundberg et al., 2003) вынуждены были изъять из анализа значительное число видов, включенных ранее (Sundberg, Hylbom, 1994). При этом был сделан вывод о необходимости объединения родов *Cephalothrix*, *Procephalothrix* и *Cephalotrichella* в единый род *Cephalothrix*. Весьма интересным оказался казус, связанный с родом *Parahubrechtia*, который сначала попал в общую кладу с губрехтиидами (Sundberg, Hylbom, 1994), но в более позднем анализе при том же наборе признаков и с меньшим

числом видов этот род был отнесен к тубулянидам (Gibson, Sundberg, 1999). Подобные манипуляции едва ли позволяют говорить об «объективном» характере кладистических реконструкций.

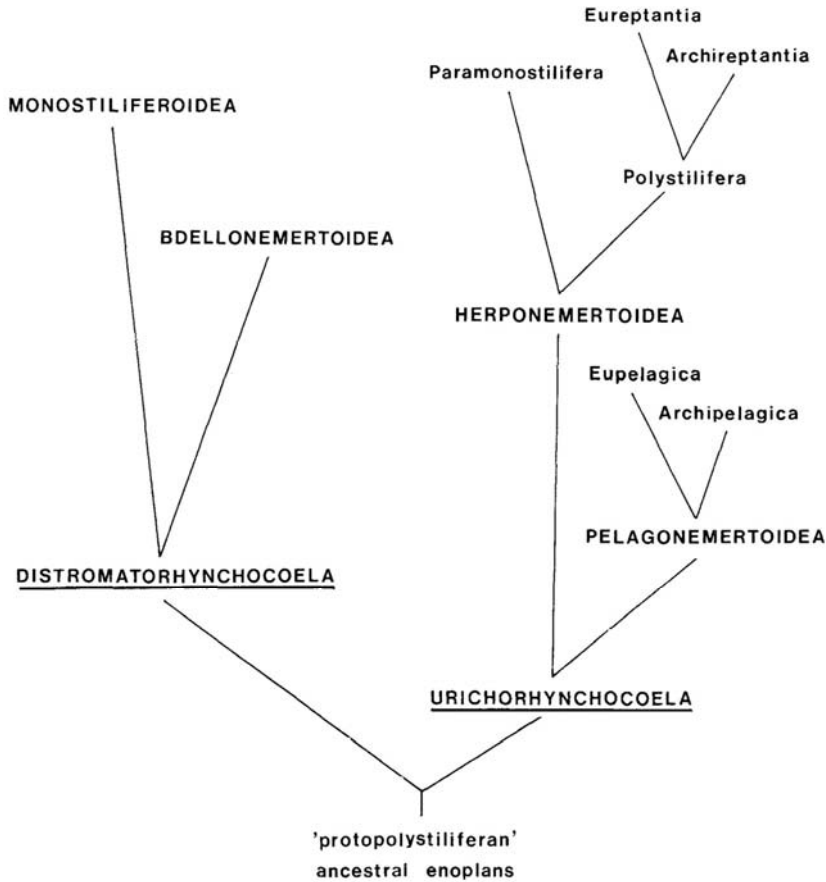


Рис. 3. Филогенетическая схема вооруженных немертин по Гибсону (Gibson, 1988a) с изменениями.

Кладистическому анализу Reptantia посвящено несколько работ (Sundberg, Pleijel, 1994; Härlin, Sundberg, 1995; Härlin, 1998; Härlin, Härlin, 2001), в которых подвергнута критике ранняя классификация этой группы (Stiasny-Wijnhoff, 1936) и вообще иерархическая система с использованием традиционных категорий. Подотряд Aequifurcata, равно как и семейство Drepanophoridae, на всех наиболее экономных кладограммах оказываются парафилетическими или даже полифилетическими группами. В пределах Eurentantia показана ранняя дивергенция Unirotidae и остальных немертин. Однако анализ морфологических рядов фактически не проводился и был сведен к простой демонстрации трансформаций состояний, которые реализованы в консенсусной кладограмме (Härlin, Sundberg, 1995). В этом плане нельзя не отметить работы Стиасни-Вайнгофф (Stiasny-Wijnhoff, 1923b, 1926, 1936), в которых проведен хороший сравнительно-морфологический анализ полистилиферных немертин, хотя и не было построено ни одного филогенетического дерева. Донные полистилиферные немертины имеют довольно сложное строение, позволяющее выделить значительное число

информативных признаков. Харлин и Сундберг использовали лишь 39 признаков (позднее к ним был добавлен еще один), что не отражает морфологического разнообразия в пределах группы и делает их кладистические построения сомнительными.

Наиболее тщательным, с точки зрения подбора признаков, можно признать кладистический анализ вооруженных немертин с переплетенной стенкой ринхоцеля (Crandall, 2001). Крэндэлл сравнивает несколько кладограмм, построенных с разными внешними группами, и приходит к заключению, что выделенная им ранее группа *Micosemia* скорее всего является полифилетической. Семейство *Plectonemertidae* распадается на три самостоятельные клады, в то время как *Cratenemertidae* на большинстве кладограмм оказывается монофилетической группой. Однако анализ Крэндэлла не очень убедителен по той причине, что в него не были включены пелагические немертины, а *Reptantia* представлены в виде одного таксона, базальные состояния признаков для которого определены не всегда корректно.

Шварц и Норенбург (Schwartz, Norenburg, 2001) провели кладистический анализ гетеронемертин, выбрав в качестве внешней группы род *Hubrechtella*. Построенное консенсусное древо оказалось в основном неразрешенным, из чего авторы делают вывод об ограниченности использования морфологических признаков для филогенетических реконструкций *Heteronemertea*. Не была выделена клада *Lineiformes*, а *Baseodiscus* и *Zygeupolia* оказались среди линейид. Кладистический анализ *Pelagica* (Maslakova, Norenburg, 2001) также оказался в большей своей части неразрешенным, но причины этого видятся мне в том, что большинство видов пелагических немертин описано по единичным (часто деформированным и без хобота) экземплярам.

Таким образом, недолгий период увлечения кладистическими построениями на основе морфологических признаков позволил отнестись критически к системе практически всех групп немертин и усомниться в монофилии большинства отрядов и семейств. Прежние системы были поставлены под сомнение, но взамен не было предложено ничего конструктивно нового. Многие авторы видят выход из создавшейся ситуации только в переходе на молекулярно-генетические методы систематики.

2.2.5. Молекулярная филогенетика. Филогенетические деревья *Nemertea*, построенные на основе анализа молекулярных последовательностей ДНК, появились относительно недавно (Envall, 1998; Envall, Sundberg, 1998; Sundberg, Saur, 1998). Первая попытка тестировать родственные связи высших таксонов немертин на основе последовательностей фрагмента 18S рДНК 15 видов подтвердила принадлежность бделлонемертин к гоппонемертинами, а также монофилию гетеронемертин и парафилию палеонемертин и *Anopla* (Sundberg et al., 2001). Любопытно, что в этой работе отношения *Hubrechtella dubia* с другими немертинами были неразрешенными, но позднее эта немертина оказывалась в одной кладе с *Tubulanus* (Gibson, Sundberg, 2002) или с *Cephalotrichidae* (Sundberg et al., 2003).

Наиболее полным на сегодняшний день остается филогенетический анализ, проведенный Толлессоном и Норенбургом (Thollesson, Norenburg, 2003) для 55 видов немертин из всех отрядов. На основе последовательностей 4 генов (ядерные гены 28S рРНК и гистона H3, митохондриальные гены 16S rRNA и COI) было построено консенсусное древо (рис. 4), подтвердившее ранее выдвинутые

гипотезы о полифилии палеонемертин, родственных связях губрехтиид и гетеронемертин, монофилии *Polystilifera* и *Monostilifera*. Была отвергнута гипотеза Гибсона о близком родстве полистилиферных немертин с кратенемертидами. Последние оказались сестринской группой по отношению к остальным *Monostilifera*. Сходные выводы были сделаны мною на основе морфологических признаков (Чернышев, 1996, 2003в). Как и предполагалось ранее, практически все крупные семейства моностилиферных немертин оказались либо полифилетическими, либо парафилетическими. Для рода *Malacobdella* была показана принадлежность к моностилиферным немертинам, что предполагал еще Бюргер (Bürger, 1897–1907). Было подтверждено базальное положение *Riserius pugetensis* среди гетеронемертин. Больших сюрпризов этот анализ не преподнес, за исключением того, что вооруженные немертины оказались сестринской группой по отношению к группе *Hubrechtella* + *Heteronemertea*. Необычным было также положение рода *Carcinonemertes*, обособившегося раньше других *Distromatonemertea*. К наиболее спорным выводам можно отнести предполагаемую монофилию группы *Cephalotrichidae*+*Tubulanidae*, для которой, впрочем, не было предложено названия. Толлессон и Норенбург выделили 4 новые группы без указания их ранга: *Cratenemertea* (*Cratenemertidae*), *Pilidiophora* (*Hubrechtella* + *Heteronemertea*), *Neonemertea* (*Pilidiophora* + *Hoploneemertea*) и *Distromatonemertea* (*Monostilifera* (кроме кратенемертид) + *Malacobdella*). К сожалению, только для *Pilidiophora* была приведена синапоморфия (наличие пилидия).

Некоторые предположения указанных авторов не были подтверждены молекулярно-генетическим анализом моностилиферных немертин (Strand, Sundberg, 2005a, b). Так, роды *Oerstedia* и *Tetrastemma* оказались в разных кладах, и принадлежность их к одному семейству, как предполагали Толлессон и Норенбург, оспаривается. Странд и Сундберг пришли к выводу о монофилии рода *Tetrastemma*, что кажется мне сомнительным, поскольку в анализ не были включены представители близких к *Tetrastemma* родов *Prostomatella*, *Arenonemertes*, *Prostomiopsis* и др. Примечательно, что роды *Prostoma* и *Tetrastemma*, которые долгое время считались очень близкими (Bürger, 1897–1907; Moore, Gibson, 1981), на всех «молекулярных деревьях» находятся в разных кладах, что подтверждает выделение рода *Prostoma* в самостоятельное семейство (Чернышев, 2005).

Наименее выясненными остаются родственные связи палеонемертин. Очевидным является лишь то, что тубулянидные немертины занимают базальное положение. Данные Толлессона и Норенбурга (Thollesson, Norenburg, 2003) свидетельствуют о родстве *Cephalotrichidae* и *Tubulanidae*, однако это не подтверждается более поздним анализом Сундберга с соавторами (Sundberg et al., 2009a). Проблематичными остаются молекулярно-генетические исследования *Pilidiophora*. Как отмечают Шварц и Норенбург (Schwartz, Norenburg, 2009), деревья, построенные на основе последовательностей 16S rDNA и COI, в значительной степени неразрешимы. Даже род *Riserius*, который считают наиболее архаичным среди гетеронемертин (Thollesson, Norenburg, 2003), на некоторых деревьях кластеризуется с *Lineidae* s.str. (Schwartz, 2009). Если конфликт морфологических и молекулярных деревьев был ожидаемым, то явная несогласованность молекулярных деревьев, построенных на основе разных последовательностей, стал неприятным сюрпризом.

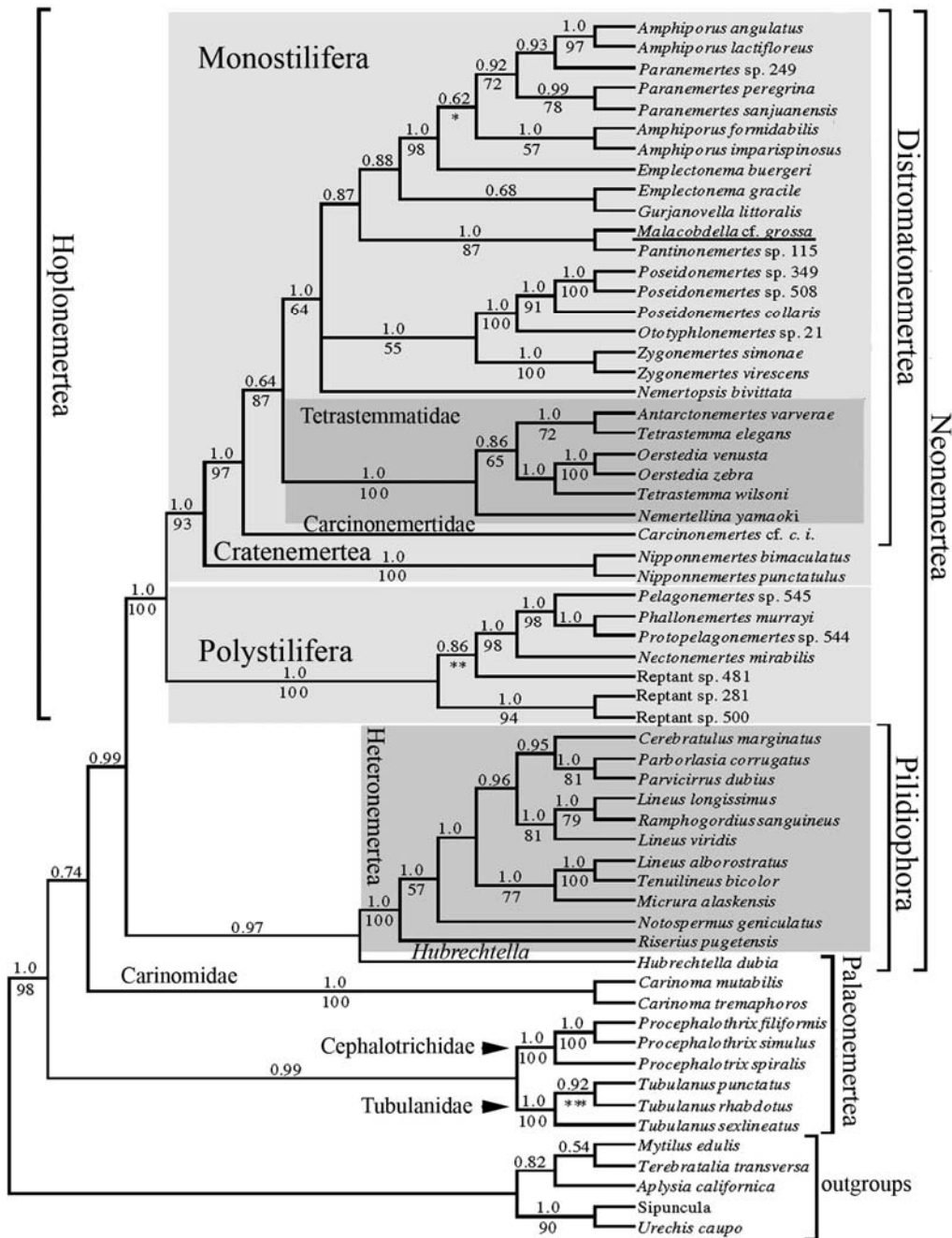


Рис. 4. Древо, построенное на основе последовательностей 4 генов (по: Thollessen, Norenburg, 2003, с дополнениями). *Malacobdella cf. grossa* подчеркнута.

Еще одна проблема, которая стала очевидной в ходе молекулярно-генетических исследований – большое число криптических видов (Strand, Sundberg, 2005a, b; Sundberg et al., 2009b). По мнению указанных авторов, многие криптические виды невозможно различить морфологически. Я не склонен разделять это мнение, поскольку опыт работы с видами-двойниками из родов

Tetrastemma и *Oerstedia* показал, что морфологические различия между ними есть, но могут казаться несущественными. Пример с поспешной синонимизацией двух видов *Oerstedia* (Strand, Sundberg, 2005b; Zaslavskaya, Chernyshev, 2008) показал, что даже специалисты могут ошибаться в определении материала для молекулярно-генетического анализа. Тем не менее существуют «виды», состоящие из нескольких криптических видов, различить которые на морфологическом уровне в настоящее время представляется проблематичным (Sundberg et al., 2009b, c; Chen et al., 2010).

В последнее время в немертинологии наметилась практика установления новых родов на основе данных молекулярного анализа (Sundberg et al., 2007, 2009a; Strand, Sundberg, 2011). Так был установлен род *Raygibsonia*, который по морфологическим данным не дифференцируется от рода *Amphiporus*, но по молекулярным данным близок к *Zygonemertes* (Sundberg et al., 2009a). Проблема подобных таксономических инноваций заключается в том, что молекулярные деревья включают менее 20% известных родов немертин, т.е. предполагаемый новый род сравнивается лишь с небольшим числом родов. Происходит негласное разделение родов и видов немертина на «хорошие», для которых известны какие-то последовательности ДНК, и «сомнительные», для которых таких данных нет. Установление новых родов только на молекулярно-генетических данных, как это имело место с родом *Pseudomicrura* (Strand, Sundberg, 2011) создает еще одну группу «сомнительных» таксонов, для которых неизвестно внутреннее строение и, следовательно, они могут оказаться младшими синонимами родов, для которых еще не получены сиквенсы (в данном случае это может быть род *Micrella*).

Таким образом, молекулярно-генетический анализ на сегодняшний день дал совсем немного для систематики немертин, поскольку работы в этом направлении только начинаются. В дальнейшем следует ожидать, что новые филогенетические гипотезы, полученные молекулярными методами, будут нуждаться в обоснованиях с позиции морфологических данных, которые, увы, остаются фрагментарными и необобщенными. Очевидной также остается проблема корректного определения материала для молекулярно-генетических исследований.

Глава 3. СРАВНИТЕЛЬНО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ НЕМЕРТИН

В этой главе изложен сравнительно-морфологический анализ внешнего и внутреннего строения с акцентом на те структуры и органы, строение которых используется в систематике немертин на уровне родов и выше. Общая морфология немертин представлена на рисунке 5.

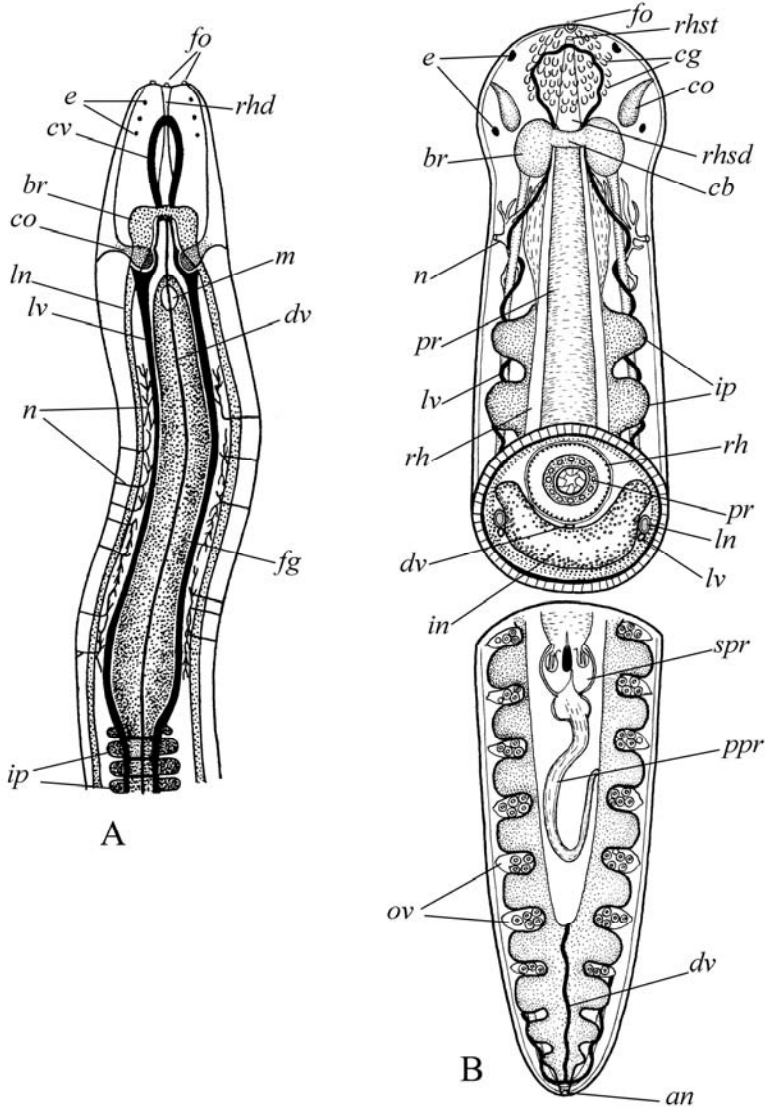


Рис. 5. Схема строения немертин: А – передняя часть тела *Poseidon viridis* (по: Иванов и др., 1981); В - вооруженная немертинея. Сокращения: an – анус, br – мозг, cb – комиссура мозга, cg – головная железа, co – церебральный орган, cv – головной сосуд, dv – спинной сосуд, e – глаза, fg – передняя кишка, fo – фронтальный орган, in – кишечник, ip – карманы кишечника, ln – боковой нерв, lv – боковой сосуд, m – рот, n – нефридии, ov – яичники, ppr – задний отдел хобота, pr – хобот, rh – ринхоцель, rhd – ринходеум, rhsd – ринхостомедеум, rhst – ринхостом, spr – стилетный отдел хобота.

3.1. Внешнее строение

Внешняя морфология немертин, как правило, лишена каких-либо особых деталей, однако некоторые особенности все же нуждаются в рассмотрении. Здесь мы остановимся на форме, размерах и окраске тела, форме головных щелей, а также рассмотрим каудальный циррус.

3.1.1. Форма и размеры тела. Тело многих немертин узкое (табл. I, 9) или тонкое (иногда – нитевидное (рис. 6, А)), слабо уплощенное. Границы между «узким» и «тонким» телом во многом условны. Тонкая форма тела, по-видимому, является исходной для невооруженных немертин, поскольку характерна практически для всех палеонемертин и большинства гетеронемертин. У вооруженных немертин, напротив, тонкое длинное тело встречается в эволюционно продвинутых группах (табл. I, 8). Среди Anopla только у гетеронемертин наблюдаются значительные отклонения от исходного типа. Особо следует отметить уплощение тела от слабого у большинства видов до очень значительного у *Diplopleura*. Уплощенное мускулистое тело с узкими краями позволяет некоторым видам рода *Cerebratulus* (табл. I, 3), а также видам *Gorgonorhynchus* и *Cerebratulina* какое-то время плавать, синусоидально изгибая тело в дорсовентральном направлении. По моим наблюдениям, подобным образом могут передвигаться архинемертины из родов *Cephalotrichella* и *Balionemertes*, имеющие узкое неуплощенное тело. Массивное толстое тело характерно для гетеронемертин рода *Euborlasia*.

Тело вооруженных немертин имеет более разнообразную форму, но у большинства видов его можно назвать узким и немного уплощенным. У донных полистилиферных немертин (Reptantia) и архаичных моностилиферных немертин (семейства Cratenemertidae и Amphiporidae) тело варьирует от умеренно узкого до широкого и уплощенного (рис. 6, С). Некоторые Reptantia и Cratenemertidae, подобно *Cerebratulus*, могут плавать, синусоидально изгибая тело.

У пелагических немертин тело от умеренно узкого до очень широкого (рис. 6, В), от почти цилиндрического до сильно уплощенного, часто с хвостовым плавником (рис. 6, В; см. также рис. 26, А, В), имеющим иногда двулопастное строение. Это единственная группа немертин, в которой форма тела является основным признаком в систематике на уровне родов и даже семейств. У видов из родов *Nectonemertes* (рис. 26, А, В – только самцы) и *Balaenanemertes* (самцы и самки) имеется пара головных придатков (щупалец), благодаря которым были выделены семейства Nectonemertidae и Balaenanemertidae (Brinkmann, 1917a, b; Сое, 1945).

Среди донных немертин виды некоторых родов (преимущественно из семейства Emplectonematidae) имеют тонкое или нитевидное тело (табл. I, 8), что служит внешним отличительным признаком от видов из семейств Amphiporidae и Tetrastemmatidae (рис. 6 Е), хотя среди последних также известны немертины с тонким телом (*Nemertellina*, *Psammamphiporus* и др.). Виды *Oerstedia* и близких родов отличаются от других немертин коротким валикообразным телом (табл. I, 6). Примечательно, что виды с подобной формой тела относительно малоподвижны, часто прикрепляются к субстрату при помощи так называемой вентральной подошвы (немного утолщенного покровного эпителия), образуя вокруг себя слизистую оболочку. У симбиотических немертин рода *Malacobdella* короткое плоское тело имеет на заднем конце присоску – уникальный для немертин признак (рис. 6, F). Многие виды рода *Ototyphlonemertes* имеют каудальную

прикрепительную подошву, однако визуально она не обособлена от остальной части тела.

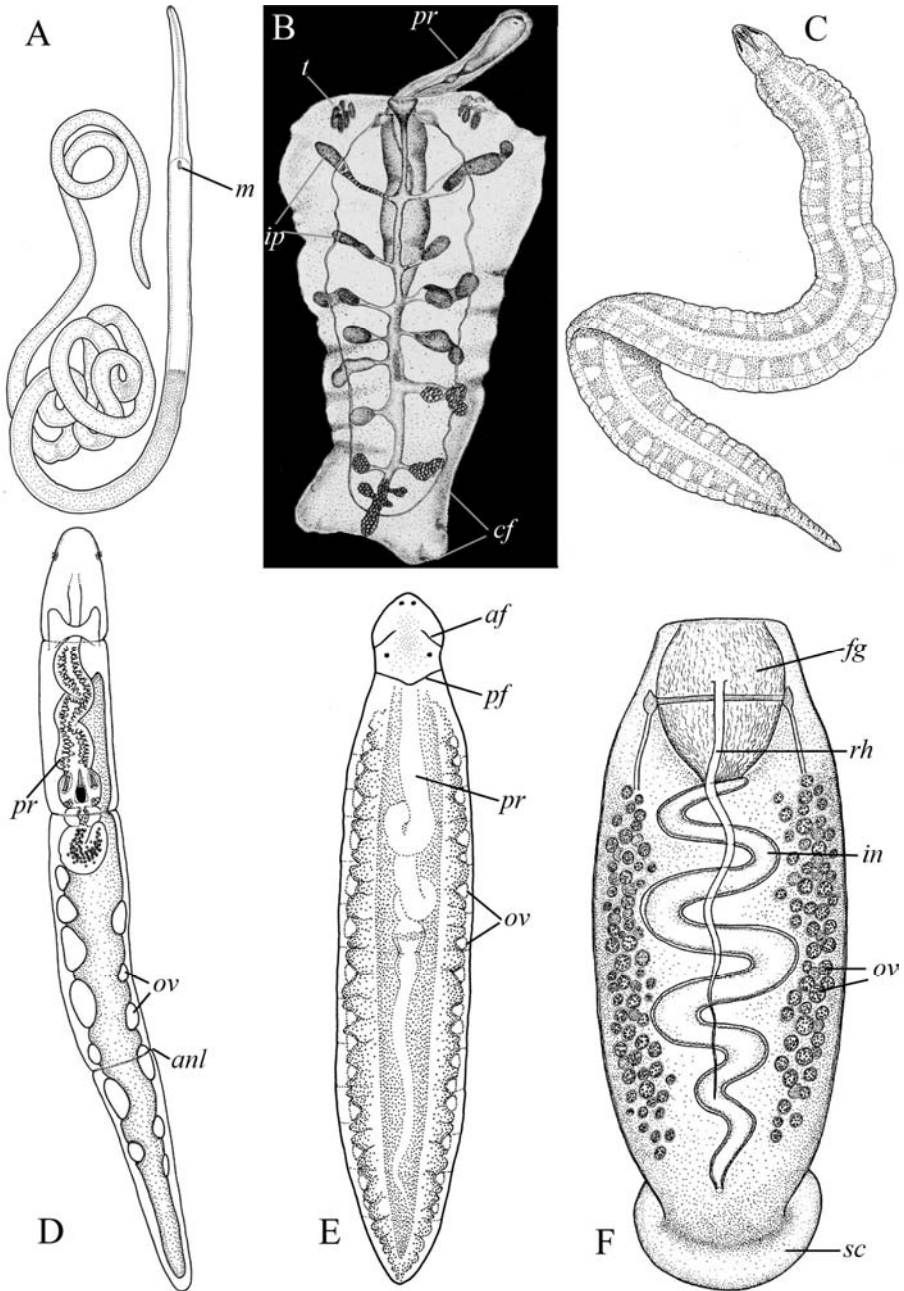


Рис. 6. Внешний вид различных немертин: А – *Cephalothrix linearis*; В – *Pelagonemertes brinkmanni* (по: Сое, 1926); С – *Urichonemertes pilorhynchus* (по: Gibson, 1983); D – *Annulonemertes* sp.; E – *Gurjanovella arctica*; F – *Malacobdella grossa*. Сокращения: af – передние головные щели, anl – перетяжки, cf – каудальный плавник, fg – передняя кишка, in – кишечник, ip – карманы кишечника, m – рот, ov – яичники, pf – шейная борозда, pr – хобот, rh – ринхоцель, sc – присоска, t – семенники.

Тело немертин принято делить на голову и туловище. У невооруженных немертин граница между двумя отделами проходит через рот, в то время как у голплемертин эта граница во многом условна (обычно туловище начинается сразу за мозгом). Головной конец обособлен в разной степени. У большинства представителей Tubulanidae s.l. он расширенный и округлый, но в роде *Callinera* – узкий и заостренный (табл. I, 2). Очень узкий оттянутый головной конец характерен для видов рода *Cephalothrix* (рис. 6, А). Среди гетеронемертин расширенная округлая голова, обособленная от туловища за счет головных щелей, имеется у видов родов *Baseodiscus* (рис. 7, А; табл. II, 1) и *Polyopsis* (рис. 7, Е). У большинства других гетеронемертин голова слабо обособлена от туловища (табл. I, 4, 9). Узкая необособленная голова, по-видимому, является оптимальной при закапывающем и интерстициальном образе жизни.

У вооруженных немертин эволюционные преобразования головного конца шли в нескольких направлениях. Исходной, вероятно, была голова, похожая на таковую у базедискусов – подобную голову имеют представители некоторых (если не большинства) родов в группе Reptantia (рис. 6, С, 7, J), а также виды семейства Cratenemertidae (Monostilifera) (рис. 7, F; табл. I, 7). Во всех этих группах голова отделена от туловища боковыми головными щелями и может в той или иной степени втягиваться в туловище при сокращении тела. У пелагических немертин (рис. 6, В, С) и рода *Malacobdella* (рис. 6, F) головной конец необособлен, что можно связать с редукцией почти всех головных органов чувств. У большинства моностилиферных немертин головной конец расширен и отделен от туловища шейной бороздой, которая лишь условно разграничивает оба отдела (рис. 6, Е, 7, G–I; табл. II, 8). Исчезновение границ между головой и туловищем более всего характерно для моностилиферных немертин, ведущих малоподвижный образ жизни (например, *Oerstedia* – рис. 7, H), живущих в интерстициали (*Ototyphlonemertes* (табл. II, 8)) или являющихся симбионтами (*Carcinonemertes*, *Gononemertes* и др.).

Особого рассмотрения заслуживает феномен появления так называемой сегментации у видов рода *Annulonemertes* (рис. 6, D). Берг (Berg, 1985) показал, что перетяжки *Annulonemertes minuscula* захватывают не только эпидермис, но и кишечник. При этом никаких признаков паратомии у аннулонемертесов не наблюдалось, и это позволило Бергу утверждать, что описанный вид обладает настоящей сегментацией, хотя и негомологичной таковой у аннелид. Сундберг и Странд (Sundberg, Strand, 2007) считают, что «сегменты» аннулонемертеса не имеют всех признаков настоящей сегментации, характерной для аннелид. Функция этих перетяжек остается неясной (см. Чернышев, Миничев, 2004). У *Nemertellina yamaokai* имеется сходная перетяжка, которая удалена от головного конца на расстояние около 1/3 длины тела и располагается в том самом месте, где кольцевая мускулатура образует сфинктер вокруг кишечника (Kajihara et al., 2000) (табл. II, 3).

Размеры тела не играют существенной роли в систематике немертин, но с ними могут коррелировать состояния других признаков. Естественно, что у немертин с маленькими размерами число кишечных карманов и гонад меньше, чем у видов с большими размерами, и особенно хорошо прослеживается такая зависимость у пелагических немертин. Кроме того, уменьшение длины тела у многих немертин часто сопровождается упрощением строения слепой кишки, кровеносной и выделительной систем, уменьшением числа глаз. Подобная корреля-

ция не всегда явная: в пределах рода *Ototyphlonemertes* наибольшее число редукций наблюдается не у видов с длиной тела 5–15 мм, а у более крупных форм длиной 20–50 мм. Тем не менее очень мелкие немертины 2–6 мм длиной не имеют той мощно развитой мускулатуры и периферической нервной системы, как немертины длиной 10 см и более. Среди немертин есть виды с необычайно длинным телом: *Lineus longissimus* – до 25 и, видимо, более метров, *Emplectonema giganteum* – до 4 м. Немертины длиной 1–2 метра известны из родов *Tubulanus*, *Cephalothrix*, *Carinoma*, *Baseodiscus*, *Parbolasia*, *Cerebratulus*, *Neesia*. Удлинение тела более характерно для невооруженных немертин, среди которых очень мало форм с маленькими размерами (менее 10 мм). Вооруженные немертины, напротив, редко достигают длины полуметра, но среди них множество видов, чья длина не превышает сантиметра.

3.1.2. Каудальный циррус. Многие немертины из отряда Heteronemertea на заднем конце тела имеют тонкий «хвостик» – каудальный циррус (табл. I, 4; II, 7), функция которого неизвестна. В основании каудального цирруса находится анус – дорсально или вентрально. За пределами отряда каудальный циррус известен у *Hubrechtella ijimai* (Kajihara, 2006) и *H. juliae* (табл. I, 5). Исследования последнего вида показали, что каудальный циррус в процессе нереста утрачивается вместе с задним концом тела, и поэтому исходно не был описан. Повидимому, он имеется у всех видов рода *Hubrechtella*. Наличие–отсутствие каудального цирруса является признаком родового уровня, но распространена эта структура в пределах отряда Heteronemertea мозаично. Бюргер (Bürger, 1895) считал циррус ювенилизированным задним концом тела, но эта точка зрения не объясняет, почему анус располагается не на конце цирруса, а в его основании. По моему мнению, каудальный циррус появился как исключительно провизорное образование, позволяющее ювенильным особям после метаморфоза прикрепляться к субстрату. Это предположение базируется на наблюдениях за вышедшими из пилидия ювенильными особями линеид и *Hubrechtella juliae*: они способны некоторое время плавать за счет ресничек, но прикрепляются к субстрату при помощи каудального цирруса (табл. II, 6) и могут находиться в таком положении более суток. Сохранение каудального цирруса у взрослых немертин, повидимому, следует рассматривать как педоморфоз. По моему мнению, наличие провизорного или дефинитивного каудального цирруса у *Pilidiophora* может быть синапоморфией этой группы. Однако многие виды гетеронемертин полностью утрачивают это образование и не имеют его даже на ювенильной стадии. Проблема использования наличия–отсутствия каудального цирруса в таксономических целях заключается в том, что он часто утрачивается (нередко вместе с задним концом тела) в ходе сбора и фиксации гетеронемертин.

3.1.3. Головные щели и шейная борозда. В англоязычной литературе все щели и борозды, располагающиеся на переднем конце тела, рассматриваются как головные и разделяются на передние и задние. Такая терминология не может быть признана удачной, поскольку собственно головные щели – это парные образования, с которыми связаны церебральные органы, в то время как борозда, расположенная позади головных щелей, непарная и не связана с какими-либо внутренними сенсорными структурами. Поэтому здесь мы отдельно рассматриваем головные щели и шейную борозду. В литературе нет данных о том, что эти образования могут выполнять сенсорную функцию, однако использование анти-

тел к серотонину позволила нам выявить скопление нервных элементов в эпителии как головных щелей, так и шейной борозды (табл. XXXII, 1).

Головные щели как вооруженных, так и невооруженных немертин служат для сообщения церебральных органов с окружающей средой. Среди невооруженных немертин глубокие головные щели имеются только у гетеронемертин. У Tubulanidae и Hubrechtidae церебральные органы обычно открываются через простые отверстия без щелей, но у некоторых видов, например *Tubulanus punctatus*, имеются короткие поперечные щели (табл. II, 4). У *Hubrechtella juliae* поры церебральных органов поперечно вытянуты и напоминают короткие щели (Чернышев, 2003б). У *Tubulanus lutescens* поперечные щели опоясывают тело (Cantell, 2001), и хотя Кантель указывает, что через них наружу открываются церебральные органы, данный факт нуждается в подтверждении.

Среди гетеронемертин поперечные головные щели встречаются у представителей сборного семейства Valenciniidae (рис. 7, B), но у некоторых видов этой группы церебральные органы открываются наружу через простые поры. Можно предположить, что именно поперечные щели стали исходным состоянием для двух основных направлений в эволюции этих структур – у гетеронемертин и голпонемертин. У большинства гетеронемертин имеется пара латеральных продольных щелей, заходящих в терминальную область (рис. 7, C, D). Церебральные органы у гетеронемертин тесно связаны с задними долями мозга и не способны смещаться вперед, в то время как получение информации о химизме воды около переднего конца головы, вероятно, очень важно для более успешного поиска жертвы, поэтому в этой группе головные щели могут быть столь протяженными. У *Poliopsis* одна продольная щель располагается дорсально, а другая – вентрально (рис. 7, E). Такое состояние, по-видимому, возникло не на основе пары латеральных продольных, а берет начало от пары поперечных щелей, поскольку у полиопсиса продольные щели отходят от опоясывающих тело поперечных щелей (в последние и открываются церебральные органы). Наконец, у *Pussylineus* и, по-видимому, *Mixolineus* кроме пары боковых продольных щелей имеются короткие дорсальная и вентральная бороздки. Исходя из первоописаний (Cottéa, 1956; Müller, Scripcariu, 1971), нет оснований рассматривать эту дополнительную пару бороздок настоящими щелями, как у *Poliopsis*. Скорее всего, эти бороздки функционально связаны с фронтальными органами. У *Baseodiscus* развиты поперечные (опоясывающие голову) щели, эпителий которых обычно имеет вторичные продольные бороздки (рис. 7, A), сходные с таковыми у вооруженных немертин из семейства Cratenemertidae (рис. 7, F). Подобные бороздки обнаружены мною на вентральной стороне головы трех изученных видов (*B. hemprechi*, *B. delineatus*, *B. cf. princeps*).

Первые попытки выделить на основе строения головных щелей семейства гетеронемертин были предприняты Бюргером (Bürger, 1897–1907, 1904). Много позже Гибсон (Gibson, 1982a) предложил более расширенную систему гетеронемертин, также основанную на строении головных щелей. Он различал следующие состояния: 1) щели отсутствуют, поперечные или косые (семейства Valenciniidae и Baseodiscidae) (рис. 7, A, B), 2) пара продольных боковых щелей (семейство Lineidae) (рис. 7, C, D), 3) непарные медиальные дорсальная и вентральная щели (семейство Poliopsiidae) (рис. 3, E), 4) пара продольных боковых щелей и непарные дорсальная и вентральная щели (семейство Pussylineidae). Норенбург (Norenburg, 1993) полагает, что из всех перечисленных состояний

наиболее важно наличие продольных боковых щелей, поскольку оно является синапоморфией обширной группы, названной им Lineiformes. Позже, проведя кладистический анализ гетеронемертин, Шварц и Норенбург (Schwartz, Norenburg, 2001) не поддержали эту гипотезу, хотя и не отвергли её.

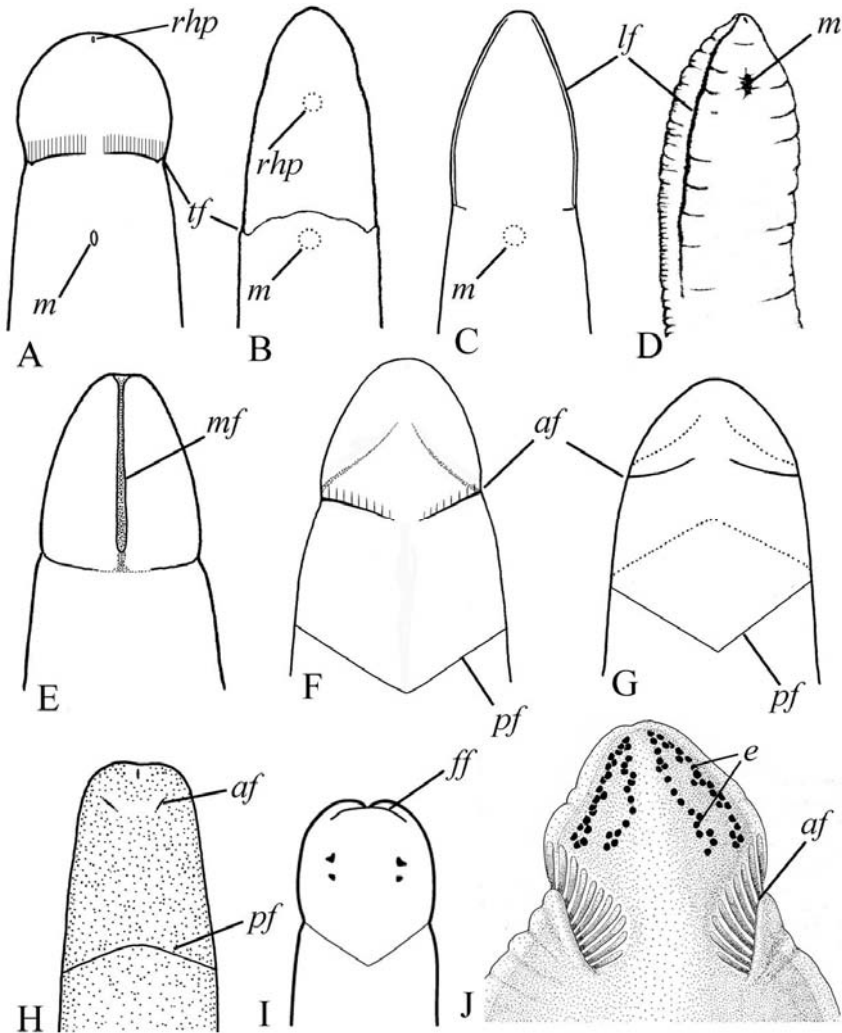


Рис. 7. Передний конец тела: А – *Baseodiscus delineatus*, вентрально; В – *Oxypolella bergendali*, дорсально (по: Cantell, 1972); С – *Cerebratulus* sp., дорсально; D – *Cerebratulus fissuralis*, вентро-латерально (по: Punnett, 1903b); Е – *Poliopsis lacazei*, дорсально (по: Joubin, 1890); F – *Nipponnemertes* sp., дорсально (пунктиром показана форма головных щелей на вентральной стороне); G – *Amphiporus angulatus*, дорсально (пунктиром показана форма головных щелей на вентральной стороне); H – *Oerstedia* sp., вентрально; I – *Prosorhochmus nelsoni*, дорсально (по: Maslakova et al., 2005); J – *Curranemertes natans*, дорсально (по: Kirsteuer, 1973). Сокращения: af – передние головные щели, e – глаза, ff – фронтальная складка, lf – боковые щели, m – рот, mf – медиальная щель, pf – шейная борозда, rhp – ринхопора, tf – поперечные головные щели.

Главная проблема использования головных щелей в систематике гетеронемертин заключается в том, что высока вероятность гомоплазий и реверсий столь простых образований. Однако мы априорно принимаем мнение Норенбурга (Norenburg, 1993) относительно того, что, во-первых, боковые продольные головные щели возникли у гетеронемертин один раз, а во-вторых, их редукция маловероятна. Если первое утверждение пока нельзя ни опровергнуть, ни доказать, то второе вытекает из того факта, что, например, у вооруженных немертин редукция головных щелей связана со значительным уменьшением размеров церебральных органов и смещением их в область перед мозгом (например, у *Oerstedtia*, *Ototyphlonemertes* или *Emplectonema gracile*). Ничего подобного у гетеронемертин не наблюдается, даже у симбиотического *Nemertosclex parasiticus*, длина которого не превышает 5 мм (Berg, Gibson, 1996).

У вооруженных немертин церебральные органы в процессе эволюции смещаются вперед и могут частично или полностью редуцироваться, что отражается и на форме головных щелей. В типичном случае головные щели имеют V-образную форму, при этом дорсальная (внешняя) «ветвь» каждой щели может быть почти поперечной и охватывать тело (рис. 7, F, G). Вентральная (внутренняя) ветвь обычно направлена к ринхостому. Также головные щели могут быть поперечными прямыми, поперечными изогнутыми, J-образными и даже продольными. Последнее состояние описано для родов *Campbelonemertes* и *Potamonemertes* (Moore, Gibson, 1972, 1973) и является уникальным среди Ecnorpha. По строению эти головные щели отличаются от продольных щелей гетеронемертин поверхностным (эпителиальным) положением. Продольные боковые щели также указаны для *Plectonemertes* (Moore, Gibson, 1988a), хотя в первоописании Гибсон пишет, что церебральные органы «...open from short shallow ventrolateral furrows...» (Gibson, 1990a, p. 201).

Если у гетеронемертин наблюдается увеличение длины головных щелей – иногда до необычайно длинных, заходящих далеко за мозг (Gibson, 1985a; Чернышев, 1995) (рис. 7, D), то для невооруженных немертин характерно уменьшение размеров головных щелей и смещение их вперед. У многих рептантных *Polystilifera* и кратенемертид головные щели мощные, внешние ветви охватывают большую часть шейного региона, отделяя голову от туловища (рис. 7, F, J; табл. I, 7). Вероятно, такое строение щелей было исходным для Ecnorpha. У моностилиферных немертин в разных родах вместе с уменьшением церебральных органов и их продвижением в прецеребральную область наблюдается редукция головных щелей вплоть до отдельной поры. Стадии подобной редукции прослеживаются в пределах рода *Oerstedtia*: у *O. venusta* головные щели хорошо заметны, заходят на дорсальную сторону тела, у остальных видов они очень короткие или отсутствуют (рис. 7, H) (Чернышев, 1993б).

Особый интерес представляет наличие у большинства *Reptantia* и *Cratenemertidae* вторичных эпителиальных борозд, связанных с головными щелями (рис. 7, F, J; табл. II, 2). Трактовка этих борозд с таксономических позиций неоднозначна. Если объединять кратенемертид и *Reptantia* в общий таксон *Paramonostilifera* (Gibson, 1988a), то вторичные борозды – синапоморфия этой группы. Однако у архаичных рептанций (*Siboganemertes*, *Uniporus*) и некоторых кратенемертид вторичных борозд нет, поэтому их наличие едва ли может служить синапоморфией *Paramonostilifera*. Более вероятно, что щели с вторичными бороздками либо появились независимо в двух указанных группах, либо были

присущи предкам Ecnorpa, но у моностилиферных немертин (кроме Cratenemertidae) подвергались редукции (равно как и размеры самих щелей). Как уже отмечалось выше, подобные вторичные бороздки имеются также у *Baseodiscus*, и это позволяет предположить, что их возникновение является функционально необходимым этапом в эволюции головных щелей. В пользу независимого возникновения вторичных бороздок свидетельствует их расположение: преимущественно вентральное у *Baseodiscus*, преимущественно дорсальное у *Reptantia*, вентральное и дорсальное у Cratenemertidae.

Термин «шейная борозда» в русской литературе предложен Короткевич (1977a), и, на наш взгляд, он наиболее точно определяет положение борозды, которая обычно располагается на границе между головой и туловищем немертин. В зарубежной литературе встречаются термины «posterior cephalic furrows» и «annular cephalic furrow». Шейная борозда – непарное эпителиальное образование, чаще замкнутое дорсально и вентрально (рис. 7, G; табл. II, 8), а если разомкнутое, то только на одной из сторон (хотя в литературе немало рисунков, на которых шейная борозда изображена как парное образование). Удивительно то, что у *Campbellonemertes johnsi* и *Ammonemertes erseusi* церебральные органы открываются наружу через задние головные щели, т. е. через шейную борозду (Moore, Gibson, 1972; Gibson, 1990b). Более того, у *C. johnsi* задние щели повторяют по форме передние (т. е. имеют продольную форму). Тем не менее, пока нет оснований считать шейную борозду и головные щели гомонимными образованиями, а случаи связи шейной борозды и церебральных органов нуждаются в тщательной проверке. Шейная борозда имеется даже у тех невооруженных немертин, у которых нет головных щелей (например, у низших гетеронемертин и некоторых палеонемертин). Редукция головных щелей у видов рода *Oerstedia* не привела к редукции шейной борозды, а у некоторых *Ototyphlonemertes* с полностью редуцированными церебральными органами шейная борозда хорошо развита (табл. II, 8). Исходя из этого, мы склонны рассматривать ее как не связанное с церебральными органами образование, несущее определенную сенсорную функцию.

Норенбург (Norenburg, 1993) выдвинул гипотезу, что шейная борозда может быть синапоморфией группы Heteronemertea+Hoplonemertea. С этим трудно согласиться, поскольку шейная борозда известна у некоторых тубулянид (табл. II, 4) и у *Carinomella lactea*, занимая при этом посторальное положение. У гетеронемертин шейная борозда (если имеется) преоральная, а у гоппонемертин – посторальная, но из-за того, что рот смещается в прецеребральную область. Следует, однако, обратить внимание, что у большинства гетеронемертин шейная борозда неизвестна и, вероятно, отсутствует. Среди Ecnorpa шейной борозды (как и головных щелей) нет у всех Pelagica и *Malacobdella*. В литературе нет достоверной информации о шейной борозде у *Reptantia*. У 6 изученных мною видов рептанций она отсутствовала. Это указывает на то, что шейная борозда у гоппонемертин могла возникнуть независимо от таковой у невооруженных немертин.

У Cratenemertidae шейная борозда располагается в туловищном отделе (вероятное плезиоморфное состояние), у остальных моностилиферных немертин она смещается на границу между головой и туловищем. Для ряда кратенемертид описана (или изображена – см. Сое, 1905, fig. 117) пара дорсомедиальных борозд, которые, по-видимому, соединяют шейную борозду с головными щелями (табл. I, 7).

Недавно (Maslakova et al., 2005; Maslakova, Norenburg, 2008a, b) у большинства видов из семейства Prosorhochmidae была выявлена специфическая дифференцировка латерального эпителия фронтального органа, которая у живых особей выражается в наличии слегка изогнутой дорсальной складки, именуемой в англоязычной литературе как «smile» (рис. 7, I).

3.1.4. Окраска тела. Прижизненная окраска тела является важнейшим признаком для видовой идентификации немертин, а в последнее время она используется и в кладистическом анализе. Необходимо выделить следующие основные типы окраски: 1) покровы тела без явного пигмента, обычно беловатые, бежевые, бледно-розовые или полупрозрачные (пелагические немертины, многие палеонемертины, некоторые гетеронемертины и гопплонемертины); 2) окраска равномерная на дорсальной и латеральной сторонах и, как правило, более светлая на вентральной стороне (большинство немертин); 3) продольные пигментные полосы или одна медиальная полоса (характерен для некоторых гетеронемертин, а также многих Reptantia и Monostilifera); 4) поперечные пигментные полосы или кольца (характерен для палеонемертин из рода *Tubulanus*, некоторых гетеронемертин и моностилиферных гопплонемертин) (табл. I, 6, 9); 5) пигментное пятно (или два пятна) на голове (характерен для многих моностилиферных немертин) (табл. I, 7); 6) пятна разных размеров на дорсальной стороне туловища (характерен для многих Monostilifera и некоторых Heteronemertea). В одних родах (например, *Baseodiscus*, *Oerstedia*, *Tetrastemma*) встречаются разнообразные паттерны окраски, в то время как в других группах (у Hubrechtiidae, Carinomidae, Valenciniidae и др.) окраска однотипна. Долгое время считалось, что у архинемертин нет каких-либо паттернов окраски, но недавно были описаны два вида, *Balionemertes australiensis* и *Cephalothrix queenslandica*, с паттерном 4 (Sundberg et al., 2003), а еще несколько видов с подобной окраской пока не описаны (Chen et al., 2010). У найденного мною в Южно-Китайском море нового вида *Cephalothrix* пигментация в виде поперечных и продольных полос имеется только на вентральной поверхности тела.

В систематике на уровне родов и выше окраска тела используется крайне редко. Можно отметить наличие особого пигментного кольца в области латеральных органов и нефропор у фиксированных, а иногда и живых особей палеонемертин из семейства Tubulanidae s.l. (табл. I, 1, 2). По-видимому, это кольцо маркирует зону специфической секреторной активности (см. ниже). У гопплонемертин из родов *Zygonemertes*, *Gurjanovella*, *Cyanophthalma* тело фиксированных особей обычно окрашено в зеленоватый цвет.

3.2. Эпидермис, дермис и кутикс

3.2.1. Покровный эпителий. Согласно Норенбургу (Norenburg, 1985), у немертин можно выделить 3 основных типа покровного эпителия. «Палеонемертиновый» эпителий (рис. 8, А) стратифицирован слабо, железы и базальные гранулярные (глиоподобные) клетки интраэпителиальные. «Гетеронемертиновый» эпителий (рис. 8, В; табл. III, 1) отличается от предыдущего типа погружением палочковидных и слизистых желез под эпителий. «Гопплонемертиновый» эпителий (рис. 8, С) отличается от «палеонемертинового» субэпителиальным положением базальных гранулярных клеток и наличием особого неклочного базального слоя («basal-cup zone») в эпителии. Исследование эпителия личинок *Quastettrastemma stimpsoni* показало, что данная зона формируется за счет вакуолей

недифференцированных базальных клеток (Магарламов, Чернышев, 2009). Это подтверждает предположение Норенбурга (Norenburg, 1985) о том, что «basal-cup zone» не является клеточным образованием и не несет секреторной функции.

До сих пор не ясно, принадлежат ли эпидермису так называемые субмускулярные железы, имеющиеся у многих вооруженных немертин и расположенные под эпидермисом. Норенбург (Norenburg, 1985) предполагает, что эти железы происходят от головных желез. Действительно, субмускулярные железы располагаются в головной части тела среди продольной мускулатуры или под ней, что заставляет предполагать их связь с комплексом головных желез. Проведенные нами исследования эпидермиса личинок вооруженной немертины *Quasitetrastemma stimpsoni* не выявили субэпителиальных желез (Магарламов, Чернышев, 2009). Не были они обнаружены и у личинок *Carcinonemertes epialti* (Stricker, Reed, 1981). Это косвенно свидетельствует в пользу того, что их связь с эпидермисом формируется на более поздних стадиях развития.

В отдельный тип можно выделить «кариноmidный» эпителий (имеется только у палеонемертин семейства Carinomidae), который явно стратифицирован (железистые клетки располагаются в нижней части эпителия) и имеет в передней части тела развитую сеть мышечных волокон (табл. IV, 1).

Эпидермальная мускулатура была описана у всех видов *Carinoma* (Bergendal, 1903b; Turbeville, Ruppert 1983), *Statolitonemertes sachalinensis* (Чернышев, 1999б), *Carinomella lactea* (Coe 1905), *Carinina wijnhoffae* (Куликова, 1984) и *Ramphogordius sanguineus* (= *Lineus socialis*) (Turbeville, 1991), однако только у кариномид эта мускулатура образует сеть. Эту сеть описывают как состоящую из продольных и кольцевых мускульных волокон (Turbeville, Ruppert 1983), но наши исследования показали наличие не кольцевых, а диагональных волокон (Chernyshev, 2010) (табл. IV, 1). Единичные диагональные эпидермальные мышечные волокна выявлены нами также у *Callinera* sp. (табл. IV, 2), но они занимают более базальное положение, нежели мускульная сеть кариномид.

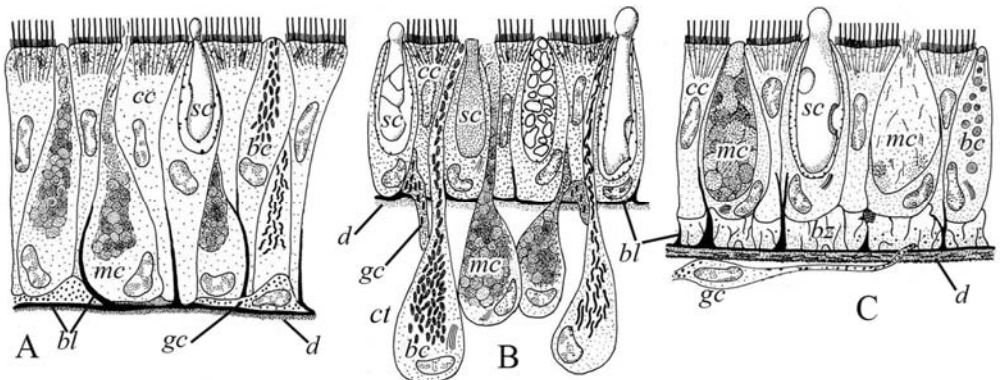


Рис. 8. Схемы организации эпидермиса (по: Norenburg, 1985): А – «палеонемертино-вый»; В – «гетеронемертиновый»; С – «гоплонемертиновый». Сокращения: bc – палочковидные железы, bl – базальная пластина, bz – базальная зона, cc – реснитчатые клетки, ct – кутикула, d – дермис, gc – гранулярные клетки, mc – слизистые клетки, sc – серозные железы.

В передней части тела остальных изученных палеонемертин и гетеронемертин выявлены только радиально расположенные мышечные волокна, которые проходят сквозь мускулатуру стенки тела, дермис (или кутикс) и слепо оканчиваются в эпидермисе (рис. 9, А, В). Ранее подобные волокна были описаны у *Carinoma armandi* (Bergendal, 1903b), *C. patriciae* (Gibson, 1979a), *C. tremaphoros* (Turbeville, Ruppert, 1983), *Cerebratulus marginatus* (Bergendal, 1903b) и *Ramphogordius sanguineus* (Turbeville, 1991). Имеются они и у *Carinoma mutabilis*, причем берут начало от слоев диагональной и внутренней кольцевой мускулатуры стенки тела, а некоторые радиальные волокна проходят и через мозг (табл. IV, 4). Среди изученных нами палеонемертин радиальные эпидермальные волокна наиболее многочисленны у *Carinina* sp. (табл. IV, 6). У *Callinera* sp. радиальные волокна очень редки, но с латеральными органами связан пучок мышц (табл. IV, 3). У *Tubulanus punctatus* эпидермальная мускулатура выявлена только в прецеребральной области и около мозга. *Cephalothrix simula* имеет немногочисленные радиальные волокна, берущие начало от внутренней кольцевой мускулатуры и проходящие сквозь мозг и боковые нервные стволы (табл. IV, 5). У личинки *Cephalothrix* выявлена пара волокон, которые проходят через мозг и оканчиваются в эпидермисе в том месте, где располагаются латеральные цирри (Chernyshev, 2010, fig. 1F).

Радиальные эпидермальные и интраганглиозные мышечные волокна также обнаружены у изученных нами гетеронемертин и пилидиофорной палеонемертины *Hubrechtella juliae* (табл. V, 5, 6). Эти волокна берут свое начало от слоя наружной кольцевой мускулатуры стенки тела и мускулатуры передней кишки (табл. IV, 9). Особенно многочисленные пучки радиальных эпидермальных мышц развиты у *Cerebratulus marginatus* (табл. IV, 7), причем не только в передней, но и в средней части тела. Поскольку стенка кишечника не имеет развитых мышц, эпидермальные мускульные волокна связаны с пучками дорсовентральной мускулатуры (табл. IV, 8). У гоппонемертин эпидермальная мускулатура отсутствует.

По мнению Турбевиля (Turbeville, 1991), наличие радиальной эпидермальной мускулатуры является синапоморфией Carinomidae и Heteronemertea. С этим нельзя согласиться, поскольку такие же мускульные волокна есть и у других палеонемертин. Более вероятно, что их наличие – исходное для немертин состояние, в то время как отсутствие эпидермальной мускулатуры у гоппонемертин – синапоморфия этой группы.

Характерная особенность некоторых немертин – пространственная дифференцировка эпидермальных желез. Так, у представителей рода *Hubrechtella* некоторые типы эпидермальных желез располагаются только на определенных участках тела (Hylbom, 1957). У многих видов рода *Oerstedia* эпителий на вентролатеральных участках немного утолщен, формируя так называемую прикрепительную подошву. Каудальная прикрепительная подошва, состоящая из толстого железистого эпителия, имеется у некоторых видов рода *Ototyphlonemertes* (Kirsteuer, 1977). Наибольший интерес представляет дифференцировка желез у многих видов палеонемертин, имеющих пигментное кольцо в области нефропор и латеральных органов. Обычно это кольцо хорошо заметно у фиксированных в формалине особей и имеет светло-бурую или бордовую окраску, но оно может быть и молочно-белым, в то время как покровы перед ним полупрозрачные

(табл. I, 2). Соотношение ацидо- и базофильных желез в области кольца и позади него сильно различается (в области кольца в эпителии больше ацидофильных желез, а перед ним преобладают базофильные железы) (табл. III, 7). Как показали наши наблюдения, эпителий кольца *Callinera* sp. выделяет секрет, за счет которого образуется прозрачная трубка. В подобных трубках живут многие тубуляниды. Наличие пигментного железистого кольца – одна из немногих синапоморфий группы Tubulaniformes (Чернышев, 1999в, 2002а).

У некоторых моностилиферных немертин в эпителии располагаются минеральные включения. Наиболее известны эпидермальные гранулы у видов рода *Prostoma* (табл. XXXVI, 12) и С-образные спикулы у видов из родов *Zygonemertes* и *Quequenina* (табл. III, 6). Наличие С-образных спикул у *Emplectonema echinoderma* в комплексе с другими признаками свидетельствует о близости этого вида к роду *Zygonemertes*, а не к *Emplectonema*. Эпидермальные включения также описаны у *Tetrastemma bilineatum*, *Cephalothrix ocellata* и некоторых других (см. Stricker, Cavey, 1988).

3.2.2. Дермис и кутис. Под покровным эпителием располагается соединительно-тканый слой или дермис, который иногда ошибочно именуют базальной мембраной. На ранних стадиях личиночного развития *Qasitetrastemma stimpsoni* дермис формируется как экстрацеллюлярный матрикс между отдельными пучками наружной кольцевой мускулатуры и базальной пластинкой (Магарламов, Чернышев, 2009). Толщина дермиса учитывается при описании немертин, тем более что у некоторых видов он может быть толще не только слоя наружной кольцевой мускулатуры, но даже покровного эпителия (табл. XXXVIII, 6). Следует, однако, иметь в виду, что толщина дермиса зависит от способа фиксации. Под дермисом у гоплонемертин располагаются базальные гранулярные клетки (рис. 8, С), которые у невооруженных немертин занимают преимущественно интраэпителиальное положение (рис. 8, А, В). Предполагают, что данные клетки связаны с нервной системой (Norenburg, 1985).

У гетеронемертин под эпидермисом находится особый соединительно-тканый слой – кутис, в котором заключены многочисленные субдермальные железы и мышечные волокна (табл. III, 1, 2). У большинства гетеронемертин кутис и наружная продольная мускулатура обособлены друг от друга, но у многих видов часть субдермальных желез погружается в глубь наружной продольной мускулатуры, иногда достигая наружной кольцевой мускулатуры (Riser, 1993). Кутис является новообразованием и не гомологичен дермису, о чем неоднократно писали разные авторы (Punnett, 1903b; Riser, 1993; Senz, 1992a; Чернышев, 1999в). В пользу этого говорит тот факт, что у *Amorphonemertes kuberzensis* между кутисом и покровным эпителием имеется хорошо развитый дермис (Cantell, 1998). У гетеронемертин из родов *Riserius* и *Colemaniella* кутис отсутствует. Норенбург (Norenburg, 1993) не обнаружил в эпителии *Riserius* слизистых желез, которые у других гетеронемертин располагаются в кутисе. Это послужило достаточным основанием считать, что субдермальные железы вместе с кутисом у *Riserius* редуцировались. У немертин из семейства Hubrechtidae s.l. в передней части тела (преимущественно в головном отделе) имеется особый субдермальный невральный слой, в котором располагаются единичные железы (табл. III, 4). Бюргер (Bürger, 1895) рассматривал этот слой как зачаток кутиса, однако в современной литературе он фигурирует под названиями «nervous layer» и «neuro-fibrous layer». Наличие нервной ткани в этом слое не препятствует его

гомологизации настоящему кутису, поскольку у гетеронемертин *Kohnia rotnestensis* имеется и субэпидермальная невральная прослойка, и развитый кутис (Sundberg, Gibson, 1995). Окраска фаллоидином позволила нам найти в невральной прослойке преоральной области *Hubrechtella juliae* кольцевые мускульные волокна (табл. V, 4, 5), а наличие субэпителиальной мускулатуры характерно именно для кутиса.

В дистальной части кутиса располагаются тонкие слои мускульных волокон, образуя так называемую дермальную мускулатуру (мускулатура кутиса). Дермальная мускулатура обнаружена почти у всех гетеронемертин, даже у не имеющего кутис *Riserius pugetensis* (Norenburg, 1993), и за пределами этой группы она выявлена только у губрехтиид (табл. V, 4). Лишь для *Zygeupolia* указано отсутствие дермальной мускулатуры (Schwartz, Norenburg, 2001), что представляется сомнительным.

Характер расположения слоев дермальной мускулатуры с недавних пор используется в филогенетическом анализе гетеронемертин (Schwartz, Norenburg, 2001). Указанные авторы выделяют 5 состояний этого признака: 1) наружная кольцевая + внутренняя продольная, 2) смешанная, 3) только кольцевая, 4) только продольная, 5) наружная продольная + внутренняя кольцевая в головном конце с инверсией слоев в постцеребральной области. Для большинства анализируемых видов гетеронемертин Шварц и Норенбург приводят состояние 1.

Исследование дермальной мускулатуры с использованием фаллоидиновой метки и лазерного конфокального микроскопа показало, что у всех изученных нами видов гетеронемертин имелась диагональная и продольная мускулатура (табл. V, 1–3), но не у всех была кольцевая (табл. V, 3) (табл. 1). Диагональная (наряду с кольцевой и продольной) мускулатура выявлена нами и в кутисе *Baseodiscus* cf. *princeps* на гистологических срезах (табл. III, 5). Ранее диагональная мускулатура отмечалась в базальной части кутиса некоторых видов рода *Cerebratulus*, а также у *Tharrhomyos luridus* (Riser, 1993). У изученных нами экземпляров *Cerebratulus marginatus* диагональная мускулатура была развита как в базальной, так и в дистальной зонах кутиса. Из полученных данных видно, что имеющиеся в литературе описания мускульных слоев кутиса неточны и требуют пересмотра.

Как уже отмечалось выше, у *Hubrechtella juliae* в области мозга была выявлена кольцевая мускулатура, которую мы трактуем как мускулатуру рудиментарного кутиса. Субэпителиальная кольцевая мускулатура без явного кутиса описана также у архаичной немертин *Riserius pugetensis* (Norenburg, 1993). Вероятно, такое состояние является исходным для гетеронемерти, а диагональная и продольная мускулатура в кутисе появились позже. Необходимо отметить, что у *H. juliae* субэпителиальная мускулатура в области комиссур мозга соединяется с наружной мускулатурой стенки тела (табл. V, 5), и это может свидетельствовать в пользу того, что мускулатура кутиса происходит от мускулатуры стенки тела.

Обособленность кутиса от продольной мускулатуры является важным признаком в родовой систематике гетеронемертин. Здесь учитывается наличие-отсутствие соединительно-тканной прослойки в базальной части кутиса (Gibson, 1985b), а также степень погружения субэпителиальных желез в продольную мускулатуру стенки тела (Riser, 1993). По мнению Бюргера (Bürger, 1895), полностью обособленный от наружной продольной мускулатуры кутис *Baseodiscus* (табл. III, 1) исходен для гетеронемертин. Паннетт (Punnett, 1903b), напротив,

считал, что диффузная организация кутиса в эволюционном и морфологическом плане более примитивна. Сходного мнения придерживается Зенц (Senz, 1992a, 1997a), считая, что дермальная мускулатура гетеронемертин является всего лишь частью наружной продольной мускулатуры. Эта точка зрения не объясняет, почему почти у всех гетеронемертин в кутисе кроме продольных мускульных волокон присутствуют кольцевые и диагональные мышцы. У *Riserius pugetensis* кутиса нет вообще, но имеется субдермальная кольцевая мускулатура (Nogenburg, 1993), как и у изученной нами *Hubrechtella juliae* (табл. V, 4). Все это позволяет предположить, что мускулатура кутиса не является производной наружной продольной мускулатуры. Возможно, однако, мускулатура кутиса имеет гетерогенное происхождение: продольная мускулатура кутиса связана с наружной продольной мускулатурой стенки тела, а диагональная и кольцевая мускулатура кутиса имеет эпителиальное или какое-то иное происхождение. К сожалению, практически ничего не известно о формировании мускулатуры кутиса в ходе онтогенеза. По-видимому, это происходит у ювенильных червей, поскольку у только что вышедших из пилидиев особей мускулатура кутиса не развита.

Таблица 1. Дермальная мускулатура некоторых гетеронемертин

Вид	Область передней кишки	Прецеребральная область
<i>Cerebratulus marginatus</i> *	CM+DM+LM**	CM+DM+LM
<i>C. signatus</i>	DM+LM	CM+DM+LM
<i>Lineus alborostratus</i>	DM+LM	DM+LM
<i>L. torquatus</i>	DM+LM	CM+DM+LM
<i>L. binigrilineatus</i>	DM+LM	CM+DM+LM
<i>Poseidon viridis</i>	CM+DM+LM	CM+DM+LM**
<i>Micrura kulikovae</i>	CM+DM+LM	CM+DM+LM
<i>M. callima</i>	CM+DM+LM	CM+DM+LM
<i>Micrura</i> sp.	DM+LM	CM+DM+LM
<i>Nipponomicrura uchidai</i>	CM+DM+LM	CM+DM+LM
<i>Notospermus tricuspидatus</i>	CM+DM+LM	CM+DM+LM
<i>Baseodiscus delineatus</i>	CM+DM+LM	? CM+DM+LM
Valenciiniidae gen. sp.	DM+LM	CM+DM+LM

Сокращения: CM – кольцевая мускулатура; DM – диагональная мускулатура; LM – продольная мускулатура. * Ранее (Chernyshev, 2010) для этого вида ошибочно указывалось отсутствие диагональной мускулатуры в прецеребральной области; ** в дистальной части кутиса, т.к. в базальной части расположение мускулатуры иное.

По моему мнению, преобразования кутиса в каждой конкретной группе гетеронемертин следует анализировать отдельно. Если рассмотреть организацию стенки тела гетеронемертин, не имеющих продольных щелей (именно их принято считать наиболее архаичными), то для них более характерен слабо стратифицированный кутис без соединительно-тканной базальной прослойки. Вероятно, именно такой кутис следует считать исходным, по крайней мере для линеид. Сосредоточение всех субэпителиальных желез в кутисе, по-видимому, эволюционно продвинутое состояние, поскольку у таких архаичных немертин, как *Paralineaopsis*, *Paralineus*, *Sundbergia* и другие, эти железы погружены в наружную продольную мускулатуру стенки тела. Однако здесь вполне возможны и ревер-

сии, т.е. переход стратифицированного кутиса в диффузный, иначе трудно объяснить мозаичное распределение обоих состояний в пределах Lineidae s.l. Так или иначе вопрос о том, какой тип кутиса следует считать исходным, напрямую связан с проблемой происхождения дермальной и наружной продольной мускулатуры. Эта проблема будет затронута в разделе, посвященном наружной продольной мускулатуре.

3.3. Мускулатура стенки тела¹

Гомологизация мускульных слоев кожно-мускульного мешка – достаточно сложная и в то же время важная задача. Немертин отличается большим разнообразием строения соматической мускулатуры, которое давно используется в систематике этой группы. Здесь нами будут рассмотрены слои наружной и внутренней кольцевой, наружной и внутренней продольной мускулатуры, диагональная, центральная продольная, дорсовентральная мускулатура, мускульные перекрестья, а также висцеральная и прецеребральная мускулатура, которые являются производными мускулатуры стенки тела. Оральная (околоротовая) мускулатура нами отдельно не выделяется, так как, по нашим данным, она не представлена обособленными циркуморальными мышцами, а связана либо с мускулатурой кутиса (гетеронемертины), либо с мускулатурой стенки тела (другие Anopla).

3.3.1. Наружная кольцевая мускулатура. Первый мышечный слой, расположенный у архи-, палео- и гоплонемертин под дермисом, называется наружной кольцевой мускулатурой (рис. 9, А, С). Наличие этого слоя во всех трех группах не вызывает сомнения. Наружная кольцевая мускулатура гетеронемертины *Riserius pugetensis* не гомологична настоящей наружной кольцевой мускулатуре: у этой немертины, скорее всего, редуцировался кутис, а кольцевая мускулатура кутиса осталась в виде отдельного слоя. У остальных гетеронемертин под кутисом располагается продольная мускулатура. Находящаяся под ней кольцевая мускулатура (рис. 9, В) гомологична наружной кольцевой мускулатуре остальных немертин. В пользу этого говорят нижеследующие данные.

1. Боковые нервные стволы и мозг располагаются снаружи этого слоя и у гетеронемертин, и у большинства палеонемертин, в том числе в области передней кишки у видов семейства Carinomidae, у которых имеется слабо развитая наружная продольная мускулатура;

2. Наружную кольцевую мускулатуру гетеронемертин окружает тонкий слой внеклеточного матрикса – точно такого же, как и дермис. По-видимому, мощное развитие субдермальных структур (кутиса и наружной продольной мускулатуры) сдвинуло или расщепило исходный дермис, остатки которого сохранились вокруг кольцевой мускулатуры;

3. У губрехтиидной немертины *Sundbergia albula* наружная продольная мускулатура развивается в задней половине тела (Gibson, 2002), в то время как наружная кольцевая мускулатура в передней половине тела располагается под дермисом, поэтому она, безусловно, гомологична наружной кольцевой мускулатуре остальных губрехтиид.

¹ Эпидермис и кутис, а, следовательно, их мускулатура также относятся к стенке тела, однако здесь мы рассматриваем мускулатуру стенки тела в более узком смысле.

Некоторые авторы именуют наружную кольцевую мускулатуру гетеронемертин как среднюю (Norenburg, 1993) или внутреннюю (Riser, 1993) кольцевую мускулатуру, что едва ли следует приветствовать.

Сундберг и Гильбом (Sundberg, Hylbom, 1994) указывают для *Carinina wijnhoffae* наличие двух слоев наружной кольцевой мускулатуры, разделенных слоем диагональной мускулатуры. Однако Куликова (1984) описала иное состояние: «Наружная кольцевая мускулатура состоит из двух слоев – внешнего и равного ему по толщине внутреннего с отдельными диагональными мускульными волокнами» (с. 1093). Такое строение более корректно толковать как наличие слоя диагональной мускулатуры.

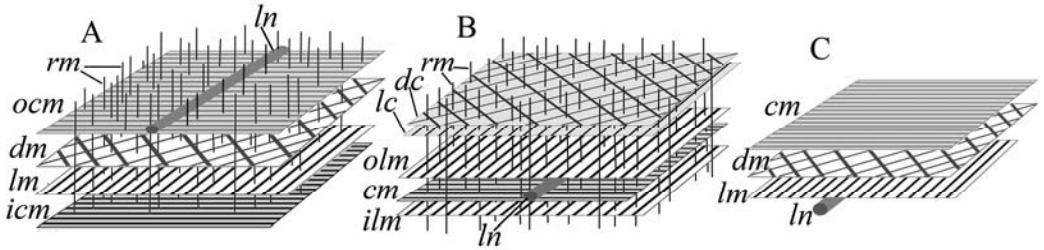


Рис. 9. Схемы организации мускулатуры стенки тела: А – Tubulanidae; В – Heteronemertea; С – Hoplonemertea. Сокращения: dc – диагональная мускулатура кутиса, dm – диагональная мускулатура, cm – кольцевая мускулатура, icm – внутренняя кольцевая мускулатура, ilm – внутренняя продольная мускулатура, lc – продольная мускулатура кутиса, lm – продольная мускулатура, ln – продольный нервный ствол, ocm – наружная кольцевая мускулатура, olm – наружная продольная мускулатура, rm – радиальная мускулатура.

В строении наружной кольцевой мускулатуры нет заслуживающих внимания особенностей. Отметим лишь то, что кольцевые мышечные волокна палеонемертин, в отличие от гетеро- и гоппонемертин, как правило, заметно разрежены в средней и задней частях тела, и толщина слоя кольцевой мускулатуры здесь может не превышать одно-два волокна. У *Sephalotrichidae* в области погруженных боковых нервных стволов наблюдается расщепление наружной кольцевой мускулатуры (табл. X, 3; XXX, 5). Сходное расщепление есть и у *Carinoma*, но оно отчетливо только в передней части тела (табл. XI, 5).

3.3.2. Внутренняя кольцевая мускулатура. Слой внутренней кольцевой мускулатуры расположен под внутренней продольной мускулатурой стенки тела и охватывает пищеварительный тракт и ринхоцель. Этот слой известен у всех палеонемертин, большинства архинемертин, некоторых гетеро- и гоппонемертин. У *Carinomidae* в области нефридиев эта мускулатура достигает значительной толщины (табл. XV, 3), в то время как у большинства немертин в толщину она редко превышает слой наружной кольцевой мускулатуры. У большинства тубулянидных немертин, а также у кариномид (табл. XV, 3) боковые кровеносные сосуды располагаются снаружи внутренней кольцевой мускулатуры, в то время как у палеонемертин из рода *Carinina* боковые примыкают к внутренней стороне этого слоя (табл. XXIX, 5; XXX, 6). Поскольку кровеносные сосуды немертин – видоизмененный целом, их расположение снаружи внутренней кольцевой мускулатуры может послужить основанием для интерпретации последней как мышечной обкладки кишечника и ринхоцеля, не имеющей отношения к

мускулатуре стенки тела. Напротив, внутренняя кольцевая мускулатура *Carinina* по своему положению соответствует внутреннему слою кожно-мускульного мешка, т.е. теоретически может быть негомологичной внутренней кольцевой мускулатуре других тубулянид. Такая точка зрения была высказана А.Б. Цетлиным (МГУ) в рецензии на одну из моих статей (Чернышев, 1999в). По мнению Зенца (Senz, 1997b), внутренняя кольцевая мускулатура стенки тела происходит от внутренней кольцевой мускулатуры ринхоцеля. Обе гипотезы не лишены оснований, однако не объясняют, почему у большинства тубулянид и кариномид внутренняя кольцевая мускулатура связана с наружной кольцевой при помощи дорсального и вентрального «перекрестов» (тонких соединительно-тканых прослоек с отростками мышечных клеток). Перекресты имеются и у тубулянидов, кровеносные сосуды которых располагаются изнутри внутренней кольцевой мускулатуры (*T. polymorphus* и *T. linearis*).

Наличие связи между двумя слоями кольцевой мускулатуры независимо от того, как располагаются кровеносные сосуды, позволяет предполагать не только гомологию внутренней кольцевой мускулатуры всех Tubulanidae и Carinomidae, но и исходную связь этого слоя с кожно-мускульным мешком. В дальнейшем могло происходить обособление внутренней кольцевой мускулатуры и перемещение кровеносных сосудов. Последнее подтверждается наличием «промежуточных» состояний в положении кровеносной системы: у некоторых тубулянидных немертин (*Carinomella lactea*, виды рода *Callinera*) кровеносные сосуды в передней части располагаются изнутри внутренней кольцевой мускулатуры (табл. XVII, 1), а затем – снаружи (табл. XVII, 3).

Если гомология внутренней кольцевой мускулатуры у тубулянид и кариномид вызывает мало сомнений, то происхождение внутренней кольцевой мускулатуры у архинемертин остается не столь определенным. Причина заключается в том, что, как считается, у некоторых цефалотрихид, в том числе архаичных родов *Cephalotrichella* и *Balionemertes*, внутренней кольцевой мускулатуры нет. Из кладистического анализа, сделанного Сундбергом и его соавторами (Sundberg et al., 2003), следует, что внутренняя кольцевая мускулатура у Cephalotrichidae возникла независимо от таковой у остальных немертин. Однако недавно Каджихара (Kajihara, 2010) обнаружил внутреннюю кольцевую мускулатуру у *Cephalothrix rififrons*, у которого ранее никто ее не находил. Мною внутренняя кольцевая мускулатура найдена у *Cephalotrichella* cf. *alba* (табл. X, 2) и *Balionemertes* sp. Несомненно, что более тщательные исследования позволят найти данную мускулатуру у всех цефалотрихид. Более вероятно, что наличие внутренней кольцевой мускулатуры – исходное состояние (по крайней мере, для Rhynchozoela), в то время как её отсутствие – следствие редукции. Эта редукция прослеживается у двух изученных нами видов *Cephalothrix* и *Cephalotrichella* cf. *alba* (табл. X, 2), у которых внутренняя кольцевая мускулатура не образует единого слоя и прерывается в области ринхоцеля. Как у *C. spiralis*, так и у *C. simula* внутренняя кольцевая мускулатура отсутствует в области мозга и позади него до передней кишки. В области рта кольцевые мышечные волокна появляются как обкладка стенки передней кишки, но среди них могут присутствовать продольные мышечные волокна. «Замкнутый» дорсально (т.е. над ринхоцелем) мускульный цилиндр из внутренней кольцевой мускулатуры (как у тубулянид и кариномид) для архинемертин не характерен. Внутренняя кольцевая мускулатура

архинемертин напоминает висцеральную мускулатуру гетеронемертин, однако такое ее строение может быть производным.

Среди гетеронемертин внутренняя кольцевая мускулатура описана у видов рода *Oxypolella*, *Valencinura bahusiensis* и *Zygeupolia rubens* (Thompson, 1901; Bergendal, 1902; Cantell, 1972, 2005), относящихся к низшим представителям этой группы. Дорсально прерывающаяся внутренняя кольцевая мускулатура известна у *Paramicrura borborophila* (Gibson, Sundberg, 1992). К сообщениям об обнаружении этой мускулатуры у линеид (см. Cantell, 1972) необходимо относиться с осторожностью, так как за нее ошибочно может быть принята дорсовентральная или висцеральная кольцевая мускулатура (обе прилегают к стенкам передней кишки и не охватывают ринхоцель). Согласно Райзеру, эта висцеральная мускулатура связана с дермальной и, по-видимому, происходит от нее в процессе инвагинации (Riser, 1993). У некоторых гетеронемертин кольцевая висцеральная мускулатура в области рта действительно соединяется с дермальной мускулатурой (табл. IX, 3). Однако висцеральная мускулатура есть и у вооруженных немертин, у которых нет дермальной мускулатуры.

По мнению Зенца (Senz, 1996, 1997a), кольцевая мускулатура передней кишки является дериватом внутренней кольцевой мускулатуры стенки тела. Зенц (Senz, 1995, 1997a) демонстрирует, каким образом внутренняя кольцевая мускулатура гетеронемертин могла обособиться и частично трансформироваться в радиальную, но не находит убедительных объяснений, почему наряду с кольцевой мускулатурой (или вместо нее) вокруг передней кишки нередко располагаются еще и продольные мышечные волокна. На мой взгляд, висцеральная мускулатура передней кишки может иметь смешанное происхождение, усложненное у гетеронемертин связью с дермальной мускулатурой. Примечательно то, что висцеральная мускулатура появляется в тех группах, где происходит редукция внутренней кольцевой мускулатуры – *Hubrechtellidae*, *Heteronemertea* и *Notoploneumertea*.

Дериватом внутренней кольцевой мускулатуры у гетеронемертин следует считать дорсовентральную мускулатуру. Впервые это предположила Стиасни-Вайнгофф (Stiasny-Wijnhoff, 1923b), к таким же выводам пришел Зенц (Senz, 1993b, 1995), который считает, что и поперечные мускульные тяжи, обнаруженные у многих гетеронемертин, также происходят от внутренней кольцевой мускулатуры. Он ввел термин «Zentralraum» (Senz, 1995) – центральный комплекс, в который входят пищеварительный тракт и ринхоцель, т.е. те органы, которые окружены внутренней кольцевой мускулатурой. В случае формирования дериватов внутренней кольцевой мускулатуры нарушается ее целостность, и тогда закрытый «Zentralraum» становится открытым (Senz, 1995).

Среди вооруженных немертин внутренняя кольцевая мускулатура отсутствует у всех *Pelagica* и подавляющего большинства *Monostilifera*. Внутренняя кольцевая мускулатура в щупальцах *Nectonemertes* происходит от наружной кольцевой мускулатуры (Coe, 1926), поэтому негомологична настоящей внутренней кольцевой мускулатуре. Последняя описана у ряда *Reptantia* (Stiasny-Wijnhoff, 1926, 1936) и моностилиферных немертин из родов *Ischironemertes* и *Parischironemertes* (Gibson, 1990b, 2002). О гомологии этого слоя внутренней кольцевой мускулатуры *Anopla* высказывалась Стиасни-Вайнгофф (Stiasny-Wijnhoff, 1923b, 1936), которая описала у *Reptantia* различные стадии трансформации закрытого кольцевого «мускульного цилиндра» в дорсовентральную мус-

кулатуру. Зенц (Senz, 1993с, 1997с) признает наличие настоящей внутренней кольцевой мускулатуры лишь у *Malacobdella*. Наши исследования показали, что передняя кишка *M. grossa* окружена слоем мускулатуры, которая похожа на внутреннюю кольцевую мускулатуру (табл. IX, 1; X, 7;), но на самом деле является дорсовентральной мускулатурой. Лишь единичные кольцевые волокна проходят по передней кишке (табл. X, 8), т.е. образуют кольцевую обкладку. Дорсовентральная мускулатура, безусловно, является дериватом внутренней кольцевой мускулатуры, которая в ряде случаев отличается от кольцевой мускулатуры лишь тем, что прерывается под кишечником и над ринхоцелем. У видов родов *Ischironemertes* от внутренней кольцевой мускулатуры в толщу продольной мускулатуры отходят радиальные волокна так, что под передней кишкой остается несколько кольцевых мускульных волокон (Gibson, 1990b). Такая морфология внутренней кольцевой мускулатуры характерна и для некоторых гетеронемертин (Cantell, 1972). Нарушение компактности («закрытости») внутренней кольцевой мускулатуры и появление дорсовентральных и радиальных дериватов можно рассматривать как апоморфное состояние. По этой причине достаточно трудно провести границу между внутренней кольцевой и дорсовентральной мускулатурой.

Таким образом, постсептальная внутренняя кольцевая мускулатура, окружающая кишку и ринхоцель, у всех немертин, скорее всего, гомологична. Протяженность этого слоя может быть различной. У тубулянидных палеонемертин внутренняя кольцевая мускулатура развита в области передней и средней кишки. Такая же картина наблюдается у *Tetramys ramicerebrum*, некоторых *Cephalothrix*, а также у вооруженных немертин рода *Ischironemertes*. У *Hubrechtia desiderata*, кариномид и архинемертин, а также у некоторых гетеронемертин и *Reptantia* внутренняя кольцевая мускулатура развита в области передней кишки, хотя у гетеронемертин и рептанций в той или иной степени выражена трансформация этого слоя в дорсовентральную мускулатуру. Мною было высказано предположение, что плезиоморфным следует считать состояние, когда внутренняя кольцевая мускулатура развита только в области передней кишки (Чернышев, 1999в). Исходно этот слой, по-видимому, играл важную роль в сокращении стенок передней кишки и передней части ринхоцеля. Дальнейшие преобразования внутренней кольцевой мускулатуры шли в двух направлениях: 1) у гоппонемертин и гетеронемертин внутренняя кольцевая мускулатура редуцируется, преобразуясь в дорсовентральную, 3) у тубулянидных немертин внутренняя кольцевая мускулатура развивается в области средней кишки.

3.3.3. Внутренняя продольная мускулатура. Этот слой располагается под наружной кольцевой мускулатурой и имеется у всех немертин. «Внутренним» его называют только у гетеронемертин и кариномид, у которых также имеется и наружная продольная мускулатура. Интерес представляют расщепление и вторичная структура продольной мускулатуры.

Расщепление продольной мускулатуры стенки тела у моностилиферных немертин было описано еще в работах Ку (Сое, 1901, 1905), но только Кирштейнер (Kirsteuer, 1965, 1967) впервые стал использовать этот признак для выделения новых родов. В настоящее время известно около 30 родов вооруженных немертин, для которых описано частичное или полное расщепление продольной мускулатуры в передней части тела. Однако никто не обращал внимания на то, что это расщепление существенно отличается в разных группах. У большинства ро-

дов между двумя слоями внутренней продольной мускулатуры находятся головные и субэпителиальные железы (табл. VIII, 5), в то время как у *Poseidonemertes*, *Tetranemertes*, *Paramphiporus*, *Correanemertes*, *Fasciculonemertes* и некоторых других родов эти слои разделены прослойкой внеклеточного матрикса (табл. VIII, 6). Различия между этими двумя состояниями становятся более существенными, если проследить связь продольной мускулатуры с прецеребральной септой (рис. 10).

У многих немертин при мощном развитии головных желез место прикрепления прецеребральной септы к продольной мускулатуре стенки тела смещается назад. Если место прикрепления септы к стенке тела смещается за мозг, то принято говорить о расщеплении продольной мускулатуры (рис. 10, B, D). Действительно, в таких случаях можно утверждать об обособлении внутреннего слоя продольной мускулатуры, который связан с мускулатурой прецеребральной септы. Такое расщепление свойственно родам *Paranemertes*, *Neesia*, *Prosadenoporus*, *Eonemertes*, *Cryptonemertes*, *Plectonemertes* и некоторым другим. Для всех этих родов указывается отсутствие прецеребральной септы, однако на самом деле септа имеется и соответствует церебральной (т.е. расположенной в области мозга) части внутренней продольной мускулатуры. Точно определить, где заканчивается прецеребральная септа и начинается внутренняя продольная мускулатура, невозможно. Подобный тип расщепления известен в нескольких семействах моностилиферных немертин и, несомненно, возникал в этих группах независимо.

Совершенно иная картина наблюдается у *Poseidonemertes* и близких к нему родов. Для этих немертин пока невозможно указать причину расщепления продольной мускулатуры, поскольку головные железы у них обычно оканчиваются перед мозгом, а у некоторых родов (*Paramphiporus*, *Poseidonemertes*) имеется еще и радиальная прецеребральная септа (рис. 10, E). Таким образом, только у *Poseidonemertes* и близких к нему родов мы наблюдаем настоящее расщепление продольной мускулатуры, не связанное с изменением места прикрепления радиальных волокон прецеребральной септы к стенке тела. Следует, однако, отметить, что у большинства представителей из этой группы родов прецеребральная септа частично или полностью редуцируется. Связь расщепления продольной мускулатуры с прецеребральной септой более подробно будет рассмотрена в главе, посвященной хоботному аппарату.

У архинемертин в результате погружения боковых нервных стволов наблюдается локальное расщепление продольной мускулатуры, связанное с расщеплением наружной кольцевой мускулатуры (табл. X, 1–3). Это расщепление особенно хорошо выражено у *Cephalotrichella* (табл. X, 2).

У некоторых моностилиферных немертин наблюдается дифференцировка продольных мускульных волокон на тонкие наружные и более толстые внутренние (Чернышев, 1998б). Толщина последних зависит от степени сокращения тела в процессе фиксации и может превышать диаметр наружных мускульных волокон в 2–4 раза. Иногда между слоями этих двух типов волокон появляется небольшой промежуток из экстрацеллюлярного матрикса (табл. X, 3), что может рассматриваться как начальный этап расщепления продольной мускулатуры. У некоторых видов *Hubrechtella* внутренние продольные волокна не только толще наружных, но и беспорядочно изгибаются (табл. V, 6). Такая мускулатура получила название «зигзагообразной» (zigzad) и ее наличие-отсутствие используется для разграничения видов рода (Gibson, 1979a).

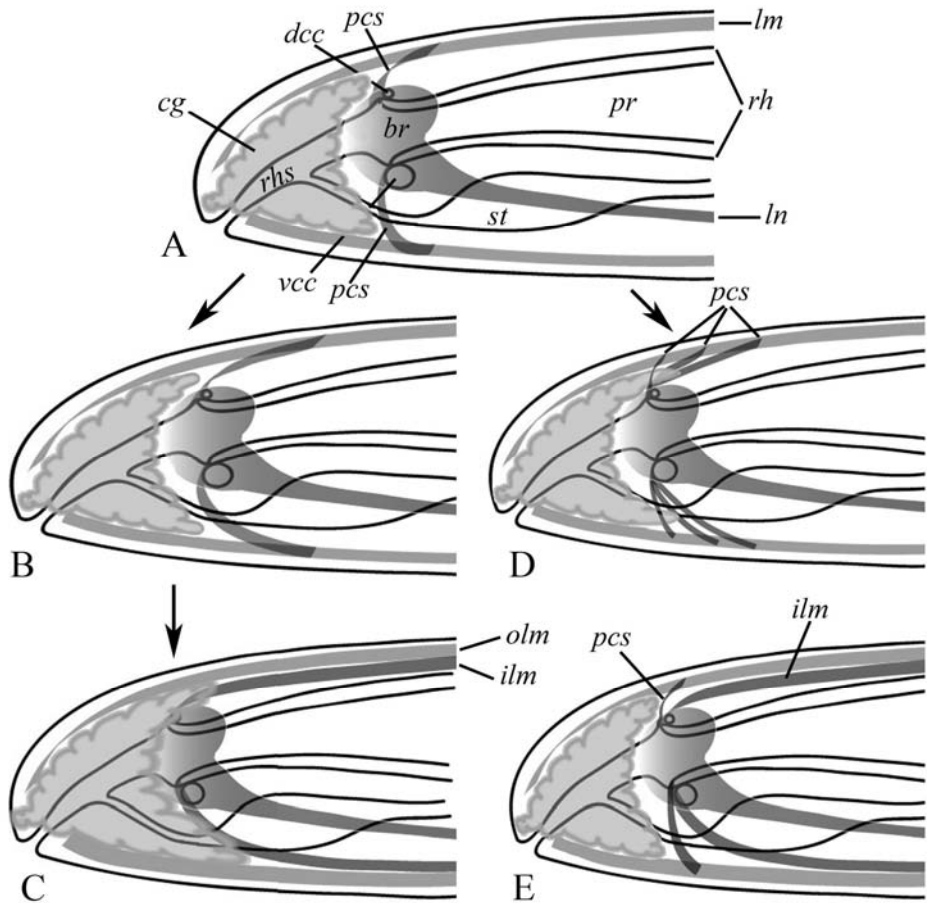


Рис. 10. Схемы расщепления продольной мускулатуры стенки тела (стрелками показаны эволюционные трансформации): А – отсутствие расщепления (радиальная септа); В – начальные этапы расщепления (пологая септа); С – полное расщепление (продольная септа); D – частичное расщепление (смешанная септа); Е – расщепление, без изменения септы. Сокращения: dcc – дорсальная комиссура мозга, cg – головные железы, br – мозг, ilm – внутренняя продольная мускулатура, lm – продольная мускулатура, ln – продольный нервный ствол, olm – наружная продольная мускулатура, pcs – прецеребральная септа, pr – хобот, rh – ринхоцель, rhs – ринхостоматеум, st – желудок, vcc – вентральная комиссура мозга.

Специфические преобразования продольной мускулатуры описаны у пелагических немертин, для которых характерны усиление ее дорсовентральных частей и частичная или полная редукция на латеральных участках (табл. VII, 4). Нередко редукция заходит так далеко, что на определенных участках продольная мускулатура представлена единичными волокнами или отсутствует вообще. Стиасни-Вайнгофф (Stiasny-Wijnhoff, 1936) предложила использовать этот признак раз деления пелагических немертин на Archipelagica и Eupelagica, что едва ли оправдано, так как редукция латеральной продольной мускулатуры могла происходить неоднократно.

В последнее время некоторые авторы (Crandall, Gibson, 1998; Crandall, 2001) начали обращать внимание на структуру продольной мускулатуры у воо-

руженных немертин, а точнее – на то, в какой тип тяжей группируются продольные волокна. Крэндэлл (Crandall, 2001) выделяет следующие состояния организации продольной мускулатуры: 1) без явных субструктур; 2) состоит из несвязанных тяжей (табл. VII, 4, 5); 3) состоит из инкапсулированных тяжей по типу пчелиных сот (табл. VII, 1; VIII, 3; XXXIV, 4); 4) состоит из инкапсулированных пластинчатых тяжей (табл. VII, 2). У пелагических полистилиферных немертин (табл. VII, 3) и некоторых моностилиферных немертин (табл. XXVII, 4) структура продольной мускулатуры может занимать промежуточное состояние между типами 3 и 4. Понятие «капсулы» Крэндэллом определено не было. Капсула – некоторая субструктура, состоящая из продольных мускульных волокон, заключенных внутри фасции (тонкой мембраны, состоящей из уплотненного экстрацеллюлярного матрикса и имеющей такую же волокнистую структуру, как и дермис). Внутри капсулы могут находиться капсулы второго порядка. Капсулы могут группироваться в крупные мускульные ленты, между которыми вклинивается дорсовентральная мускулатура (табл. VII, 1). В капсулах располагается не только продольные мышечные волокна, но и мышцы кольцевой мускулатуры стенки тела (Cowe, 1952), а также продольная мускулатура хобота (табл. XX, 2).

Крэндэлл (Crandall, 2001) придает структуре продольной мускулатуры большое значение и использует этот признак в филогенетическом анализе голонемертин. Однако структура мускулатуры, по-видимому, может упрощаться, что особенно хорошо прослеживается у пелагических немертин и мелких моностилиферных немертин (представители родов *Tetrastemma*, *Oerstedia* и др.). У невооруженных немертин картина еще сложнее, и здесь вообще трудно указать, какая организация продольной мускулатуры была исходной. У палеонемертин встречаются 3 первых состояния, у гетеронемертин инкапсуляция наблюдается не столько во внутренней, сколько в наружной продольной мускулатуре (табл. III, 2). Тем не менее весьма интересен тот факт, что, например, только у донных полистилиферных немертин имеются так называемые «пластинчатые тяжи» (состояние 4 – табл. VII, 2; X, 6), хотя форма их тела и характер движения сходны с таковыми у многих кратенемертид. Сходная «пластинчатая» субструктура продольной мускулатуры, но с менее упорядоченным расположением капсул, характерна для архинемертин (табл. X, 4; XXX, 5). Это позволяет предположить, что структура продольной мускулатуры может иметь некоторое значение в филогенетическом анализе.

Так называемая внутренняя продольная мускулатура у губрехтииды *Tetratrus* не имеет отношения к настоящей внутренней продольной мускулатуре и заслуживает отдельного рассмотрения в разделе, посвященном висцеральной мускулатуре.

3.3.4. Наружная продольная мускулатура. Наружная продольная мускулатура, расположенная между эпидермисом и наружной кольцевой мускулатурой, обнаружена в трех группах: отряд Heteronemertea (рис. 9 В) и семействах Hubrechtellidae (род *Sundbergia*) и Carinomidae (табл. III, 5). Разрозненные тяжи наружной продольной мускулатуры, примыкающие к мозгу, были описаны у *Tubulanus hylbomi* и *T. longivascularis* (Gibson, Sundberg, 1999). Только у гетеронемертин наружная продольная мускулатура развита на протяжении всего тела (лишь у *Bennettiella* наблюдается ее частичная редукция на латеральных участках). Эта мускулатура, безусловно, является новообразованием, но её происхож-

дение остается неясным. По мнению Паннетта (Punnett, 1903b), предки гетеронемертин имели кариномидный эпителий, усиление стратификации которого привело к погружению желез и эпителиальных продольных мускульных волокон. Так произошло формирование слоя наружной продольной мускулатуры и субдермальных желез, под которым оказались дермис и боковые нервные стволы. Примером начальной стадии формирования субэпидермального слоя может служить организация наружной продольной мускулатуры у гетеронемертины *Paralineopsis taki* (Iwata, 1993): под эпидермисом находится тонкий слой из кольцевых мускульных волокон, далее – продольные волокна, а под ними залегают железы, т. е. расположение волокон и желез напоминает стратификацию эпидермиса кариномид. Однако трудно согласиться с гипотезой Паннетта, поскольку у кариномид имеется наружная продольная мускулатура, не связанная с эпителиальными мышечными волокнами.

У кариномид продольные субдермальные (некоторые волокна располагаются непосредственно в дермисе) мускульные волокна образуют новый мускульный слой, который в той или иной степени развит в области мозга и передней кишки (Чернышев, 1999б, в), хотя отдельные продольные мускульные тяжи имеются и в области кишечника. Можно предположить, что и у гетеронемертин наружная продольная мускулатура имеет субдермальное (связанное с дермисом), а не эпителиальное происхождение. Такой сценарий нашел отражение в работе Зенца (Senz, 1992a), по мнению которого развитие продольной мускулатуры в толще дермиса (Зенц называет его «базальным слоем») сначала привело к его разделению на два слоя (дистальный и проксимальный), а в дальнейшем произошло обособление кутиса. Действительно, у гетеронемертин соединительно-тканная прослойка имеется не только под эпителием, но и в базальной части наружной продольной мускулатуры (табл. III, 2), и, если следовать Зенцу, обе эти прослойки являются остатками первичного дермиса. Единственный нюанс, который был упущен в этой схеме, относится к изображению «стадии *Carinoma*» («*Carinoma-stage*»): у кариномид кроме субдермальных мускульных волокон есть еще и эпителиальные. Зенц не обратил на эту особенность большого внимания, поскольку считал, что наружная продольная мускулатура кариномид не гомологична таковой у гетеронемертин. Тем не менее, можно принять предложенную им схему, несколько изменив ее: наружная продольная мускулатура у гетеронемертин формируется за счет развития субдермальной мускулатуры, а погружение эпителиальных желез и мускульных волокон приводит к появлению мускулатуры кутиса. В пользу этой гипотезы говорит тот факт, что и эпидермальная мускульная сеть *Carinoma mutabilis*, как и, мускулатура кутиса гетеронемертин, состоит из продольных и диагональных волокон. Но и эта гипотеза не объясняет, почему у *Hubrechtella* дермальная мускулатура только кольцевая и при этом соединяется с наружной кольцевой мускулатурой стенки тела. Таким образом, вопрос о происхождении дермальной и наружной продольной мускулатуры стенки тела далек от окончательного решения.

У *Paralineopsis taki* и *Paralineus elisabethae*, как предполагает Ивата (Iwata, 1993), нет настоящей наружной продольной мускулатуры, поскольку многочисленные продольные волокна сгруппированы между протоками субдермальных желез и соответствуют продольной мускулатуре кутиса. Однако более логичной кажется иная трактовка организации кожно-мускульного мешка этих немертин:

наружная продольная мускулатура стенки тела гомологична таковой у других гетеронемертин, но не обособлена от базальной части кутиса и его мускулатуры.

У губрехтииды *Sundbergia albula* наружная продольная мускулатура развита только в задней половине тела. У другой губрехтииды, *Tetramys ramicerebrum*, в области передней кишки имеются два слоя продольной мускулатуры (Iwata, 1957), но я не разделяю мнения некоторых немертинологов (Sundberg, Hylbom, 1994; Gibson, 2002), что у этой немертины есть мышечный слой, гомологичный наружной продольной мускулатуре гетеронемертин. Такой вывод очевиден, поскольку боковые нервные стволы у тетрамиса находятся между эпидермисом и наружной кольцевой мускулатурой, а под наружной кольцевой мускулатурой располагается слой, гомологичный внутренней продольной мускулатуре остальных немертин. Более того, по моему мнению, внутренняя продольная мускулатура тетрамиса не относится к мускулатуре стенки тела, поскольку окружает только стенку кишечника (Iwata, 1957).

3.3.5. Диагональная мускулатура. Термин «диагональная мускулатура» используется к той мускулатуре стенки тела немертин, которая ориентирована иначе, чем кольцевая, продольная и радиальная. Наравне с этим термином существуют и другие: косая, тангентальная и спиральная мускулатура. До сих пор не получено трехмерных моделей распределения диагональных мускульных волокон у взрослых немертин, поэтому нельзя точно определить, прерываются ли эти волокна или образуют спираль. У личинок *Quasitetrastemma stimpsoni* эти волокна, по-видимому, располагаются по спирали (табл. XL, 11).

По литературным данным слой диагональной мускулатуры в стенке тела выявлен во всех основных группах немертин, за исключением Archinemertea и Hubrechtidae. В то же время создавалось впечатление, что этого слоя нет у большинства палеонемертин и многих гоппонемертин. Окраска фаллоидином показала, что диагональная мускулатура развита у всех изученных палео- и гоппонемертин, включая 6 видов архинемертин и *Hubrechtella juliae* (табл. VI, 1-5, 7, 8), и это означает, что наличие данного мускульного слоя является плезиоморфным состоянием. Волокна диагональной мускулатуры образуют неправильную решетку, причем угол пересекающихся мышц варьирует в пределах одной особи. У *Carinina* sp. диагональные волокна расположены менее упорядоченно (табл. VI, 1), чем у других тубулянидных палеонемертин (*Tubulanus punctatus*, *Carinomella* cf. *lactea*, *Callinera* sp.). У тубулянид, кариномид, губрехтиид и вооруженных немертин слой диагональных мускульных волокон располагается между наружной кольцевой и внутренней продольной мускулатурой (рис. 9, А, С), что совпадает с положением подобного слоя у большинства турбеллярий (Tyler, Hooge, 2004). У изученных нами видов архинемертин диагональные волокна располагаются между дермисом и наружной кольцевой мускулатурой (табл. VI, 3). Подобная диагональная мускулатура ранее была выявлена лишь у некоторых бескишечных турбеллярий (Semmler et al., 2008).

У гетеронемертин слой диагональной мускулатуры (не считая диагональную мускулатуру кутиса) описан у некоторых видов из родов *Euborlasia* и *Cerebratulus*, у которых она располагается между наружной продольной и наружной кольцевой мускулатурой (Bürger, 1895; Gibson, 1990a). Диагональная мускулатура между слоями наружной кольцевой и внутренней продольной описана у *Micrura ingnae* (Schwartz, Norenburg, 2005). Используя окраску фаллоидином, нам не удалось выявить подобную диагональную мускулатуру у изученных ге-

теронемертин, хотя у *Cerebratulus signatus* единичные косорасположенные мускульные волокна лежат между кольцевой и наружной продольной мускулатурой. В то же время у всех этих немертин в кутисе имелась развитая диагональная мускулатура. Вероятно, именно ее развитие привело к редукции диагональной мускулатуры в мускульной стенке тела большинства гетеронемертин. Примечательно, что у ювенильных особей неизвестной гетеронемертины, вышедших из пилидиев (материал был собран в Южно-Китайском море), снаружи от кольцевой мускулатуры были обнаружены расставленные диагональные мускульные волокна (табл. VI, 9).

Используя окраску фаллоидином, мы выявили диагональную мускулатуру у всех изученных моностилиферных немертин (представители родов *Tetrastemma*, *Oerstedia*, *Protetrastemma*, *Quasitetrastemma*, *Poseidonemertes*, *Saccinemertopsis*, *Collarenemertes*, *Ototyphlonemertes*, *Zygonemertes*) (табл. VI, 5, 7, 8), а также у *Malacobdella grossa*. Примечательно, что у многих из изученных видов диагональная мускулатура практически незаметна даже на косых гистологических срезах (например, у видов из родов *Oerstedia* и *Ototyphlonemertes*). Тем не менее у *Oerstedia* и *Ototyphlonemertes* она хорошо развита, хотя их образ жизни и подвижность сильно различаются: представители первого рода малоподвижны, прикрепляются к водорослям и не способны скручиваться в спираль, в то время как ототифлонемертесы являются очень подвижными обитателями интерстициали, со способностью скручиваться в спираль или образовывать клубки. Наиболее хорошо диагональная мускулатура развита у *Reptantia* (табл. VI, 4) и донных *Statenemertidae*, в то время как у пелагических кратенемертид этот слой более тонкий (табл. VII, 6). Среди пелагических немертин диагональная мускулатура выявлена лишь у нескольких видов (Brinkmann, 1917b; Norenburg, Roe, 1998b), хотя ее достоверное отсутствие у какого-либо вида пока нельзя считать доказанным.

Крэнделл (Crandall, 1993) выделяет два основных типа диагональной мускулатуры у вооруженных немертин (невооруженных он не рассматривает): с соединительно-тканной оболочкой (*fasciated*) и без оболочки (*non-fasciated*). Первый тип мускулатуры характерен для кратенемертид и обычно хорошо развит, соединительно-тканная оболочка при этом образует «решетку» (табл. VI, 6). Второй тип диагональной мускулатуры часто настолько тонок, что может быть выявлен лишь на продольных и косых срезах или на тотальных препаратах, окрашенных фаллоидином. Крэнделл придает определенное значение углу, под которым пересекаются диагональные мышцы. По нашим данным, этот угол может варьировать в пределах одной особи и зависит от способа фиксации.

В онтогенезе диагональная мускулатура появляется позже продольной и кольцевой (Maslakova, von Döhren, 2009; наши данные), и это может косвенно свидетельствовать, что и в филогенезе имело место то же самое. Однако, как уже отмечалось выше, наличие диагональной мускулатуры между слоями наружной кольцевой и внутренней продольной – широко распространенное среди немертин состояние, и его, по-видимому, следует считать плезиоморфным. Несомненно другое: исходно диагональная мускулатура у немертин располагалась только в передней части тела. Именно такое положение свойственно всем палеонемертинам, в то время как у гоппонемертин диагональная мускулатура развита вдоль всего тела, хотя в задней половине мускульные волокна более разреженные (вплоть до единичных около заднего конца). Как у палео-, так и у гоп-

лонемемертин диагональная мускулатура развита в прецеребральной области (табл. VI, 8).

Изучая мускулатуру турбеллярии *Meara strichopi*, Вестблад (Westblad, 1949) предположил, что ее диагональная мускулатура происходит главным образом от продольной. Этот вывод может быть применим и в отношении немертин, хотя, как мы видели на примере эпителиальной мускулатуры *Carinoma* и дермальной мускулатуры гетеронемемертин, диагональную мускулатуру принимали за кольцевую, а не за продольную. У архинемемертин расположенная снаружи диагональная мускулатура может быть связана только с кольцевой мускулатурой.

3.3.6. Центральная продольная мускулатура. Этот термин впервые предложила Вайнгофф (Wijnhoff, 1914) для слоя продольной мускулатуры, который у многих палеонемемертин расположен вокруг стенки ринхоцеля (табл. IX, 6; XVII, 3; XXIX, 5). Идея Вайнгофф о том, что данная мускулатура представляет собой самостоятельное мускульное образование, практически не обсуждалась и была забыта. Райзер (Riser, 1993) называет эту мускулатуру субринхоцельной и считает ее производной внутренней продольной мускулатуры. Эту точку зрения можно принять лишь частично, признав, что обособление центральной продольной мускулатуры от стенки тела произошло на ранних этапах эволюции хоботных немертин и не связано с процессом стоматогенеза, как это предполагает Райзер. В пользу данной точки зрения говорят следующие факты. Центральная продольная мускулатура у палеонемемертин может быть развита не только в области передней кишки, но и позади нее (табл. IX, 6; XVII, 3). У кариномид наибольшее развитие эта мускулатура получает в области кишечника, в то время как в области передней кишки она представлена тонким субринхоцельным слоем. В отличие от гетеронемемертин, у *Carinoma mutabilis* этот слой представлен не столько продольными, сколько переплетенными мускульными волокнами (табл. XI, 4). У представителей семейств Callineridae и Carinomellidae, а также некоторых Tubulanidae, центральная мускулатура окружает ринхоцель сплошным слоем или в виде 3–4 пластов (табл. IX, 6). На этом основании можно предположить, что центральная мускулатура изначально была связана не с передней кишкой, а с хоботной системой. Вайнгофф считает такую связь вторичной, хотя и высказывает мысль о том, что центральная мускулатура – не новообразование, а дополнительный мышечный слой.

Центральная мускулатура палеонемемертин, как правило, обособлена от продольной мускулатуры стенки тела слоем внутренней кольцевой мускулатуры. У видов рода *Callinera* околоринхоцельная продольная мускулатура берет свое начало от продольной мускулатуры, окружающей ринходеум (табл. XVII, 4) и формирующей вокруг него некоторое подобие «мускульного цилиндра». У большинства гетеронемемертин в области передней кишки нет внутренней кольцевой мускулатуры, поэтому для этой группы возможна связь центральной мускулатуры с внутренней продольной мускулатурой, хотя такая связь является вторичной. Прилегающие к стенке передней кишки продольные мускульные волокна во многих случаях слабо обособлены от внутренней продольной мускулатуры, а у *Cerebratulus niveus* субринхоцельная и внутренняя продольная мускулатура формируют мускульный цилиндр вокруг ринхоцеля (табл. IX, 4). В то же время центральный мускульный пласт у гетеронемемертин тянется вперед и связан с продольной мускулатурой, прилегающей к ринходеуму или субринходеальной

лакуне. Хотя основу мускульного цилиндра вокруг ринходеума составляет внутренняя продольная мускулатура, присутствие здесь дериватов центральной мускулатуры несомненно для некоторых (если не большинства) гетеронемертин.

По моему мнению, центральная продольная мускулатура в своем происхождении связана с ринходеумом. В свою очередь, продольная мускулатура ринходеума связана с прецеребральной внутренней продольной мускулатурой кожно-мускульного мешка. Простираясь в постцеребральную область, ринходеальная мускулатура образовала то, что называют центральной мускулатурой. По мере развития в стенке ринхоцеля собственной продольной мускулатуры центральная мускулатура редуцировалась. У гетеронемертин она сохраняется в виде субринхоцельного мускульного пласта, который нередко слабо обособлен от внутренней продольной мускулатуры или висцеральной продольной мускулатуры передней кишки, причем оба состояния я рассматриваю как апоморфные, связанные с редукцией внутренней кольцевой мускулатуры. У вооруженных немертин центральная мускулатура отсутствует.

3.3.7. Дорсовентральная мускулатура. Как уже говорилось выше, эта мускулатура, по всей видимости, является производной внутренней кольцевой мускулатуры. Такая трактовка позволяет объяснить, почему у немертин развитие дорсовентральной мускулатуры коррелирует с исчезновением внутренней кольцевой. Вполне допустима и реверсия, т.е. переход от дорсовентральной мускулатуры к кольцевой, что может стать объяснением наличия внутренней кольцевой мускулатуры у таких эволюционно продвинутых немертин, как *Ischyronemertes* и *Parischyronemertes*. В качестве промежуточного состояния подобного перехода можно привести организацию дорсовентральной мускулатуры у *Digonemertes australiensis* (Gibson, 1990b), когда мускульные волокна лишь немного не соединяются под передней кишкой. То же наблюдается и у *Malacobdella grossa* (табл. X, 7), но у этой немертины единичные волокна могут проходить под передней кишкой (табл. X, 8).

Отсутствие дорсовентральной мускулатуры у палеонемертин является плезиоморфным состоянием, поскольку у них развита внутренняя кольцевая мускулатура. У Hubrechtidae s.l. дорсовентральная мускулатура развита слабо или отсутствует, и такое состояние свойственно некоторым гетеронемертинам (например, *Riserius* и *Paralinoopsis*), однако непонятно, является ли это состояние первичным. У гоплонемертин отсутствие дорсовентральной мускулатуры – апоморфное состояние. У Reptantia (табл. VII, 2), Pelagica и Cratenemertidae (наиболее архаичные группы Enopla) дорсовентральная мускулатура хорошо развита, и, видимо, это обстоятельство позволяет многим видам данных групп передвигаться, синусоидально изгибая тело. Дорсовентральная мускулатура хорошо развита практически у всех гоплонемертин с длиной тела более 8–10 см (табл. XXVII, 3).

В систематике вооруженных немертин используется признак «наличие-отсутствие дорсовентральной мускулатуры», хотя и степень развития (сильная или слабая) этой мускулатуры может включаться в диагнозы родов. Редукция дорсовентральной мускулатуры более всего характерна для малоподвижных немертин, которые ведут симбиотический (*Carcinonemertes*, *Gononemertes* и др.) или свободноживущий образ жизни (*Oerstedia*, *Friedrichia* и др.). Редукции также способствует уменьшение размеров тела, что особенно хорошо прослеживается у представителей семейства Tetrastemmatidae s.l. Среди пелагических не-

мертин дорсовентральная мускулатура слабо развита у видов с явно редуцированной продольной мускулатурой стенки тела (многие Armaueriidae и Pelagonemertidae) (табл. VII, 4).

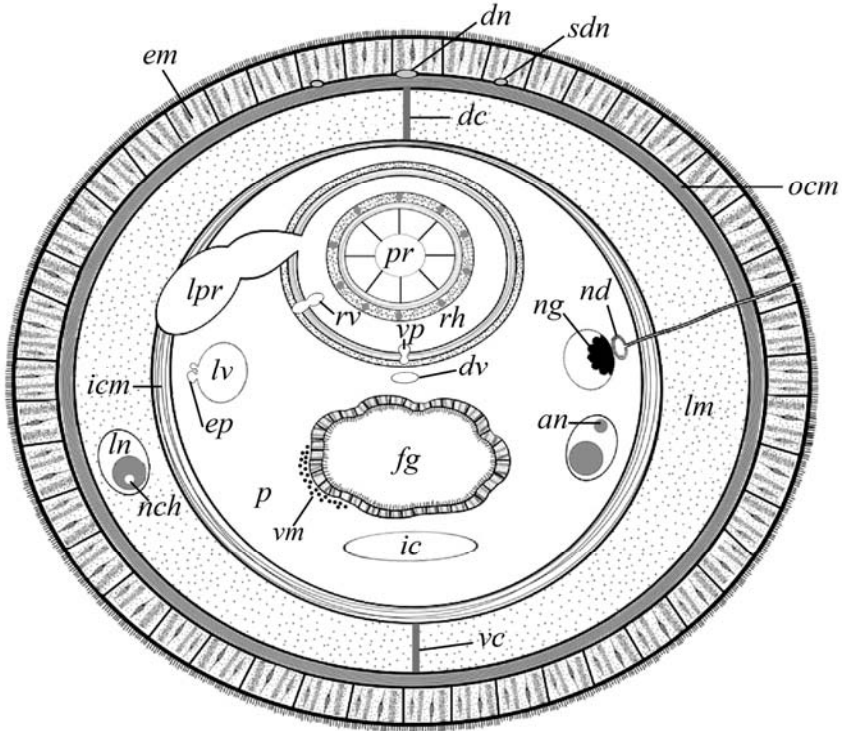


Рис. 11. Схема внутреннего строения с учетом морфологии разных немертин (по: Sundberg et al., 2009a, с изменениями). Сокращения: an – дополнительный нерв, em – эпидермис, dc – дорсальный переключатель, dn – дорсальный нерв, dv – дорсальный кровеносный сосуд, em – эпидермис, ep – экстравакулярный карман, fg – передняя кишка, ic – слепая кишка, icm – внутренняя кольцевая мускулатура, lm – продольная мускулатура, ln – продольный нервный ствол, lpr – латеральный карман ринхоцели, lv – боковой кровеносный сосуд, nch – неврохорда, nd – нефридиальный канал, ng – нефридиальные железы, ocm – наружная кольцевая мускулатура, p – паренхима, pr – хобот, rh – ринхоцель, rv – ринхоцельный кровеносный сосуд, sdn – субдорсальный нерв, vc – вентральный переключатель, vm – висцеральная мускулатура, vp – вхождение дорсального сосуда в стенку ринхоцели.

3.3.8. Висцеральная мускулатура. Этим термином у немертин называют мускулатуру, примыкающую к стенкам пищеварительного тракта (рис. 11), а также к другим внутренним органам (кроме ринхоцели), но не относящуюся к стенке тела. Иногда ее именуют внутренностной (splanchnic) мускулатурой. К висцеральной мускулатуре мы не относим центральную продольную мускулатуру, в том числе субринхоцельный мускульный пласт. Мускулатура, связанная с гонадами и боковыми нервными стволами, будет рассмотрена в разделах, посвященных половой и нервной системам.

Остановимся на висцеральной мускулатуре, связанной со стенкой передней кишки, поскольку ее строение используется в систематике гетеронемертин (табл. XI, 1, 2). Она может быть представлена продольными, кольцевыми и спи-

ральными мускульными волокнами в разных сочетаниях, а может полностью отсутствовать. У *Eupora* со стенкой пищевода и желудка связана продольная мускулатура, но может присутствовать и кольцевая (табл. XI, 3; XXIX, 3). У *Malacobdella* висцеральная мускулатура передней кишки образует сеть волокон и особенно хорошо развита в папиллах глотки (табл. X, 7).

Гибсон (Gibson, 1985b) предлагает использовать строение мускулатуры передней кишки в качестве родового признака в систематике гетеронемертин, однако следует отметить, что серийные гистологические срезы не всегда позволяют точно установить состав мускульных волокон. Использование методов лазерной конфокальной микроскопии показало, что мускульные волокна могут образовывать у стенок передней кишки значительно более сложные переплетения (табл. XI, 1, 2), чем это кажется на обычных серийных срезах.

Если принять точку зрения Райзера (Riser, 1993), что висцеральная мускулатура гетеронемертин связана с субдермальной мускулатурой стенки тела, то становится понятным разнообразие ее строения. Однако существует мнение, что примыкающая к передней кишке мускулатура происходит за счет дериватов мускулатуры стенки тела (Senz, 1995, 1996, 1997a). Зенц (Senz, 1996) отмечает наличие явной связи между дериватами внутренней кольцевой мускулатуры и кольцевой висцеральной мускулатуры. У некоторых гетеронемертин трудно разграничить продольную мускулатуру стенки тела и висцеральную продольную мускулатуру, примыкающую к передней кишке. Нельзя исключать связь продольной висцеральной мускулатуры с субринхоцельным мускульным пластом: у некоторых гетеронемертин и губрехтиид между этими двумя типами мускулатуры нет четкой границы. Особенно хорошо это видно у *Tetramys ramicerebrum* (Iwata, 1957). У этой немертины продольная мускулатура, окружающая кишечник, отделена от продольной мускулатуры стенки тела слоем внутренней кольцевой мускулатуры, а поскольку субдермальная мускулатура отсутствует, то продольная висцеральная мускулатура может быть связана только с продольной субринхоцельной. Иное строение висцеральной мускулатуры описано у гетеронемертины *Gastropion sanmatiensis*: мощный сфинктер кольцевой мускулатуры окружает переднюю кишку в области ее перехода в кишечник и напоминает внутреннюю кольцевую мускулатуру (Moretto, 1998).

Скорее всего, мускулатура, окружающая переднюю кишку, имеет гетерогенное происхождение, что затрудняет возможность использования этого признака в филогенетическом анализе. Важным является то обстоятельство, что мускулатура вокруг стенок передней кишки характерна для гетеронемертин, губрехтиид и вооруженных немертин – групп, у которых редуцируется внутренняя кольцевая мускулатура стенки тела. Следует, однако, отметить, что у пелагических *Polystilifera* висцеральная мускулатура пока не выявлена. У палеонемертин висцеральной мускулатуры вокруг передней кишки, как правило, нет (субринхоцельный пласт продольной мускулатуры не принимается во внимание), однако необходимы более тщательные исследования с применением методов сканирующей лазерной конфокальной микроскопии. Немногочисленные мышечные волокна обнаружены мною в стенке передней кишки *Carinina* sp. (табл. X, 1). У архинемертин внутренняя кольцевая мускулатура по своей организации напоминает висцеральную мускулатуру (см. раздел, посвященный внутренней кольцевой мускулатуре).

Итак, наличие висцеральной мускулатуры, связанной с передней кишкой, следует рассматривать как апоморфное состояние. У гетеронемертин нами выявлена сеть мускульных волокон, окружающая церебральные органы (табл. XXIX, 1), в то время как у *Hubrechtella juliae* и гоплонемертин подобная мускулатура не обнаружена. Также у разных немертин имеется мускулатура, связанная с кровеносными сосудами, а у *Eopora* – с кишечником.

3.3.9. Мускульные перекресты. Соединение между наружной и внутренней кольцевой мускулатурой обычно называют перекрестом (cross) (рис. 11; табл. X, 2, 4, 5; XVII, 3), хотя мускульные волокна в них могут не перекрещиваться. Различают дорсальный и вентральный перекресты, однако последний не всегда выражен. Ультраструктура перекрестов слабо изучена, известно лишь, что они состоят из внеклеточного матрикса и мышечных волокон (Turbeville, Ruppert, 1985). Последние могут быть единичными и заметны лишь на отдельных срезах, но обычно выявляются при помощи лазерной конфокальной микроскопии и окраской фаллоидином (табл. X, 4, 5). У изученных нами немертин вентральный перекрест (если он имелся) содержал меньше мускульных волокон, чем дорсальный.

Перекресты характерны для архи- и палеонемертин (включая *Carinomidae*). Они отсутствуют у видов рода *Carinina* (если не считать дорсального перекреста в области ринходеума у некоторых видов - см. Hylbom, 1957), некоторых *Tubulanidae*, а также у вооруженных немертин. У *Cephalotrichidae* дорсальный перекрест соединяет наружную кольцевую мускулатуру со стенкой ринхоцеля (табл. X, 2, 4), поскольку внутренняя кольцевая мускулатура отсутствует дорсально или сливается со стенкой ринхоцеля настолько, что становится неразличимой. У гетеронемертин часто наблюдается некое подобие дорсального перекреста между наружной кольцевой мускулатурой стенки тела и кольцевой мускулатурой ринхоцеля (или ринходеума) (табл. V, 7). По-видимому, это образование гомологично дорсальному перекресту палеонемертин. У двух видов *Callinera* происходит раздвоение дорсального перекреста (как следствие раздвоения дорсального нерва) (табл. XVII, 6).

Происхождение этих образований остается неясным, однако дорсальный перекрест всегда связан с дорсальным нервом. У многих палеонемертин имеется два дорсальных нерва, наружный и внутренний, соединенные перекрестом. Можно предположить, что перекрест – это своеобразный «след» погружения одной из ветвей дорсального нерва внутрь. В пользу данной гипотезы говорит то обстоятельство, что у цефалотрихид и кариномид погруженные в толщу продольной мускулатуры боковые нервные стволы соединяются с наружной кольцевой мускулатурой сходными с перекрестами образованиями – двумя соединительно-тканными перемычками с кольцевыми мышечными волокнами (табл. X, 2, 3; XI, 5). Вероятно, то же самое применимо и к вентральному перекресту. По крайней мере, Турбевилль и Рупперт (Turbeville, Rupert, 1985) на схеме основного плана строения немертин, созданного при помощи ультрамикроскопических исследований, изображают два вентральных нерва, соединенных перекрестом. Однако вследствие того, что вентральный нерв у палеонемертин развит слабо и нередко вообще не прослеживается, вентральный перекрест может отсутствовать даже тогда, когда имеется дорсальный перекрест. Вероятно, наличие перекрестов – плезиоморфное состояние, поскольку они имеются во всех основных группах невооруженных немертин.

У некоторых гетеронемертин (виды из родов *Craticulineus*, *Micrurides*, *Micrurinella*) наблюдается переплетение кольцевой мускулатуры ринхоцеля с внутренней продольной мускулатурой стенки тела, что отчасти напоминает множественные диффузные перекресты. Такое переплетение не связано с дорсальным нервом и не гомологично настоящим перекрестам.

3.3.10. Мускулатура прецеребральной области. Эту мускулатуру редко упоминают в описаниях немертин, тем не менее она представлена разнообразными мышцами. Прежде всего, необходимо отметить мускулы-ретракторы головы, которые имеются у гоппонемертин. У видов с расщепленной продольной мускулатурой связь мускулов-ретракторов головы с прецеребральной септой и мускулатурой стенки тела используется в качестве родового признака (Kirsteuer, 1974). У невооруженных немертин часто развита поперечная (горизонтальная) мускулатура (табл. IX, 5), которая проходит над и под ринходеумом. В систематике ей не придают какого-либо значения, однако Зенц (Senz, 1993b, 1997a) рассматривает различные варианты строения горизонтальной мускулатуры и ее связь с мускулатурой стенки тела. По-видимому, эта мускулатура является производной внутренней кольцевой мускулатуры стенки тела. Прецеребральная внутренняя кольцевая мускулатура, как полагают некоторые авторы (Stiasny-Wijnhoff, 1923a; Senz, 1993b), не имеет отношения к настоящей (т.е. постсептальной) внутренней кольцевой мускулатуре, а происходит от наружной кольцевой и поперечной мускулатуры. В прецеребральной области ряда палеонемертин (например, некоторых видов *Carinina*, *Tubulanus* и *Carinoma*) имеется дорсовентральная мускулатура, отсутствующая в постцеребральной области.

У гетеронемертин прецеребральная наружная кольцевая мускулатура стенки тела обычно переплетается с наружной продольной мускулатурой за счет многочисленных радиальных мышечных волокон (табл. XI, 6) – еще один довод в пользу того, что кольцевая мускулатура может трансформироваться в радиальную и дорсовентральную. Наружная кольцевая мускулатура у многих гетеронемертин окружает головные лакуны, ринходеум и связанную с ними мускулатуру, образуя так называемый центральный цилиндр. Различные варианты организации центрального цилиндра рассмотрены Зенцем (Senz, 1996, 2005). Им же введен труднопереводимый на русский язык термин «Muskelzapfen» (Senz, 1996), обозначающий центральное переплетение радиальных мускульных волокон, которое имеется у многих гетеронемертин. Обычно оно начинается в области перед ринхопорой и располагается над передней частью ринходеума.

3.4. Хоботной аппарат

Хоботной аппарат немертин – специфическое для данного типа образование, которое отсутствует лишь у *Arhynchonemertes axi*. Этот аппарат состоит из ринходеума, ринхоцеля и хобота; последний через ринходеум и ринхопору выворачивается наружу и является органом нападения и защиты. У некоторых гоппонемертин (прежде всего наземных и полуназемных) хобот также используется для передвижения (Gibson, 1972; Moore, Gibson, 1981).

3.4.1. Ринхопора. У всех невооруженных немертин ринхопора обособлена ото рта и обычно занимает субтерминальное положение. Только у немногих гетеронемертин из семейств Valenciniidae (роды *Valencinia*, *Valencinina*, *Oxypolella*) и Lineidae (*Cerebratulus ventriporis*) ринхопора смещена на вентральную сторону головы (рис. 7, B), что является апоморфным состоянием. У вооружен-

ных немертин ринхопора располагается субтерминально и отделена ото рта (рис. 12, А), или, что более распространено, открывается вместе с передней кишкой в ринхостомадеум (рис. 12, В). Последнее состояние, безусловно, является апоморфным. Апоморфным также следует считать нестабильное положение ринхопоры, когда она при сокращении тела может сдвигаться на дорсальную сторону тела. Такое состояние присуще некоторым пелагическим немертинам, особенно из семейства *Armaueriidae* (Brinkmann, 1917b; Чернышев, 1992б). У рептантных немертин из группы *Aequifurcata* ринхопора располагается на вентральной поверхности головы впереди рта.

3.4.2. Ринходеум и ринхостомадеум. Ринходеумом принято называть отдел, расположенный между местом прикрепления передней части хобота к стенке ринхоцеля и ринхопорой (рис. 12, А). Такое определение полностью справедливо для всех *Aporla*, но вызывает некоторые вопросы в отношении *Eporla*, поскольку у большинства вооруженных немертин ринходеум и передняя кишка открываются в общую полость, которая в свою очередь открывается на переднем конце (рис. 12, С). Если эта полость неглубокая и небольшая, то её называют атриумом (рис. 12, В), и тогда передней границей ринходеума считается место его впадения в атриум. Однако если полость длинная, то большинство немертинологов называет ее ринходеумом, хотя эта полость выполняет функции еще и переднего отдела пищеварительной системы. Короткевич (1955, 1977а) любую полость, в которую открываются ринхопора и пищевод, называет атриумом, а Мюллер (1968) – либо атриумом, либо пищеводом. Все это создает некоторую терминологическую путаницу. Нами (Chernyshev et al., 1998) предложено считать ринходеумом только ту часть трубки гоппонемертин, которая располагается между местом прикрепления хобота и местом впадения передней кишки в общую полость (т.е. «погруженным» ртом). Полость, в которую впадают передняя кишка и ринходеум, следует именовать ринхостомадеумом; этот термин предложил Заленский (Salensky, 1909), но с тех пор его практически никто не использовал. Ринхостомадеум открывается наружу отверстием, которое следует называть не ринхопорой, а ринхостомапорой или ринхостомом (рис. 12, С).

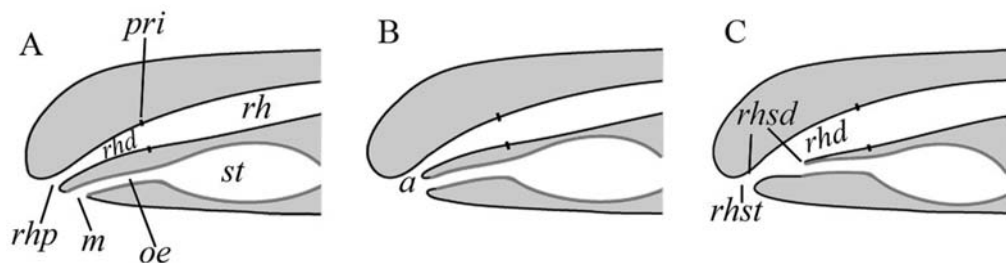


Рис. 12. Схемы связи хоботной и пищеварительной систем в передней части тела: А – ринхопора и рот разделены; В – ринхопора и рот объединены в атриум; С – ринхопора и рот открываются в ринхостомадеум. Сокращения: а – атриум, м – рот, ое – пищевод, ргi – место прикрепления хобота, rh – ринхоцель, rhd – ринходеум, rhp – ринхопора, rhst – ринхостомадеум, rhst – ринхостом, st – желудок.

Ринходеум невооруженных немертин – длинное трубковидное образование с эпителием и мускульной стенкой. Несомненна связь мускулатуры передней части ринходеума с мускулатурой кожно-мускульного мешка в терминальной

области головы (табл. XII, 1). Происхождение сфинктера кольцевой мускулатуры, который имеется в задней части ринходеума многих немертин (см. рис. 25, В; табл. XIV, 2), остается неясным.

Поскольку ринходеум имеет эктодермальное происхождение, нет сомнений, что он представляет собой впячивание фронтальной части кожно-мускульного мешка. Произошло это, по-видимому, уже после того, как сформировались хобот и ринхоцель. В пользу этого говорит тот факт, что у некоторых невооруженных немертин (в частности, у представителей рода *Hubrechtella* – Чернышев, 2001) на самых ранних постларвальных стадиях ринходеума еще нет, хотя хоботная система уже развита. По мнению Стиасни-Вайнгофф (Stiasny-Wijnhoff, 1936), ринходеум отсутствует у многих *Pelagica*, с чем мы не можем согласиться.

Наиболее архаичным следует считать такую организацию ринходеума, в которой прослеживаются признаки прецеребрального кожно-мускульного мешка: железистый эпителий, наличие нервов, слабо развитая мускулатура, не имеющая резкой дифференцировки (т.е. нет сфинктеров, продольных тяжей и т. д.). Все это в той или иной степени мы находим у палеонемертин, в меньшей степени – у гетеронемертин, и практически не находим у гоппонемертин, за исключением пелагических немертин (табл. XIII, 3). Среди палеонемертин необычно устроен ринходеальный эпителий каллинерид (табл. XIII, 4) и некоторых тубулярид (табл. XIII, 1; XIV, 1), который настолько мощно развит и содержит такое количество базофильных желез, что в сокращенном состоянии ринходеум не имеет просвета. Столь ярко выраженная секреторная функция ринходеального эпителия, по предположению Зенца (Senz, 1994), связана с наличием в нем головных желез. Зенц высказал предположение, что присутствие в ринходеуме головных желез – плезиоморфное состояние, с чем следует согласиться в свете гипотезы эктодермального происхождения части этих желез (см. ниже). Примечательно, что мощный железистый эпителий имеется в ринходеуме некоторых пелагических немертин (табл. XIII, 3) – группы, у которой головных желез нет вообще.

Еще одна особенность эпителия ринходеума многих низших палеонемертин – это его тетрадиальное строение, при котором эпителий разделен на 4 валика. Обычно имеются два левых и два правых валика одинаковых размеров (табл. XIII, 2; XVII, 4), реже валики различаются размерами и (или) располагаются иначе (табл. XIII, 1). У каллинерид в одном из передних отделов хобота эпителий и продольная мускулатура также имеют тетрадиальное строение (табл. XV, 5; XVII, 5). У некоторых гетеронемертин эпителий ринходеума имеет неявное тетрадиальное устройство, но валики эпителия уже проявляют дорсовентральную дифференцировку, как у *Carinina*. Вероятно, на самых ранних этапах формирования хобота и ринходеума разделение эпителия и мускулатуры на ленты было обусловлено и функциональным несовершенством хоботной системы, и очень высоким железистым эпителием ринходеума, который в случае сплошной выстилки мешал бы выворачиванию хобота наружу. Не исключено, также, что тетрадиальное строение ринходеума способствовало плотному замыканию просвета, что было необходимо для резких изменений гидростатического давления внутри ринходеума (и, возможно, хобота). Расширяясь, такой ринходеум мог способствовать более быстрому выворачиванию хобота наружу или его втягиванию внутрь. По мере развития мускулатуры ринхоцеля и выхода

головных желез из ринходеума, эпителиальная выстилка становилась тонкой и сплошной.

Таким образом, тетрадиальное строение ринходеума хотя и не является исходным для предков немертин состоянием, однако отражает функциональное «несовершенство» хоботной системы палеонемертин.

У вооруженных немертин, как мы уже отмечали выше, кроме ринходеума имеется еще и ринхостомадеум (рис. 12, С). В зависимости от строения можно выделить следующие типы ринхостомадеума: 1) атриальный (по типу атриума) – неглубокий, без специальной мускулатуры (рис. 12, В); 2) ринходеальный (по типу ринходеума) – длинный, с тонким эпителием, часто с кольцевой или продольной мускулатурой (рис. 12, С); 3) эзофагальный (по типу пищевода) – длинный, с эпителием как у пищевода. У бделлонемертин нет ринхостомадеума: ринхопора открывается в складчатую переднюю кишку, которую многие авторы называют глоткой (табл. XIII, 5).

Атриальный ринхостомадеум имеется у многих *Polystilifera* и некоторых *Monostilifera* (*Atrionemertes*, *Koinoporus*, *Sanjuannemertes* и др.). У моностилиферных немертин атриум может быть не только начальным этапом объединения рта и ринхопоры (как у *Achoronemertes*), но и следствием упрощения ринходеального ринхостомадеума. Морфологических критериев для доказательства вторичного упрощения организации ринхостомадеума, по-видимому, нет. Можно лишь предполагать, что у таких относительно высокоспециализированных немертин, как пресноводные *Koinoporus tapochi* и *Prostoma communipore*, атриум возник из ринходеального ринхостомадеума. Нельзя не учитывать то обстоятельство, что при сильном сокращении тела в процессе фиксации часть передней кишки может выворачиваться наружу, что создает иллюзию атриальной организации ринходеума. Подобное наблюдается у некоторых представителей семейства *Cratenemertidae*, для которых характерен короткий ринхостомадеум (табл. XII, 6).

Возникновение ринхостомадеума – это еще одна достаточно сложная проблема. То, что объединение рта и ринхопоры происходило неоднократно, не вызывает сомнений. Однако остается неясным, сколько раз имел место данный процесс и были ли реверсии (т.е. полная редукция ринхостомадеума). Несомненно, что у *Pelagica*, *Reptantia* и *Monostilifera* ринхостомадеум возник независимо. Согласно кладограммам в работе Харлина и Сундберга (*Härlin, Sundberg, 1995*), раздельное положение рта и ринхопоры у *Eureptantia* является следствием реверсии, хотя никаких морфологических доказательств этому они не приводят. Личиночное развитие «*Drepanophorus spectabilis*» (под этим названием ранее определяли различных дрепанофорид) показало, что рот и ринходеум не объединяются ни на одной из стадий онтогенеза (рис. 27, G) (Лебединский, 1898), т.е. их раздельное положение у взрослых форм, по-видимому, первично.

Заслуживает дальнейших исследований интересный факт, отмеченный Стиасни-Вайнгофф (*Stiasny-Wijnhoff, 1936*): у некоторых *Reptantia* (*Aequifurcata*) эпидермис между ртом и ринхопорой гистологически отличается от окружающего эпидермиса, образуя «железистую полоску». Пока неясно, является ли такое состояние следствием «разъединения» рта и ринхопоры или же демонстрирует начальные этапы их объединения.

Большой интерес представляет организация передней кишки бделлонемертин, в которую открывается ринхопора. Фактически, у *Malacobdella* нет ринхо-

стомадеума, однако следует обратить внимание на то, что и у некоторых моностилиферных немертин (роды *Nemertopsis*, *Africanemertes*, *Divanella* и др.) имеется ринхостомадеум эзофагального типа. В описаниях таких немертин обычно констатируют, что ринходеум впадает в пищевод (Kirsteuer, 1965; Gibson, 1973; Kajihara, 2007b). Возникновение эзофагального ринходеума, скорее всего, связано с замещением собственного эпителия ринхостомадеума на эпителий пищевода. Следовательно, состояние, описанное для малакобделл, может быть следствием замещения эпителиальной выстилки ринхостомадеума на складчатый эпителий передней кишки.

3.4.3. Ринхоцель. Ринхоцель (ринхоцёлль или влагалище хобота) имеется у всех немертин, кроме *Arhynchonemertes axi*, у которого нет и хобота. Многие признаки, связанные с ринхоцелью, давно используются в систематике и эволюционных построениях типа Nemertea.

3.4.3.1. Длина ринхоцеля. Еще в XIX в. исследователи обращали внимание на относительную длину ринхоцеля. Ринхоцель, длина которого составляет не более 1/2 длины тела, считается коротким, а более 2/3 длины тела – длинным. Относительная длина ринхоцеля – признак родового и даже семейственного уровня среди вооруженных немертин. Так, для *Emplectonematidae* и *Carcinonemertidae* характерен короткий ринхоцель (иногда – менее 1/10 длины тела), в то время как для *Amphiporidae* и большинства *Tetrastemmatidae* – длинный. По мнению Бюргера (Bürger, 1895, 1897–1907), исходным для немертин вообще и вооруженных немертин в частности следует считать короткий ринхоцель. Эта точка зрения хотя и не отвергалась последующими авторами, но и не поддерживалась безоговорочно. Очевидно, что у пелагических немертин наиболее архаичные роды имеют длинный ринхоцель (Brinkmann, 1917b; Stiasny-Wijnhoff, 1923b). У «стволовых» групп вооруженных немертин (кратенемертиды, рептантные *Polystilifera*) ринхоцель простирается до заднего конца тела. Хорошо известно уменьшение длины ринхоцеля у симбиотических и интерстициальных моностилиферных немертин, особенно у видов рода *Ototyphlonemertes*. В то же время, если исходить из того, что ринхоцель и хобот в начале своего формирования располагались лишь в передней части тела, то именно короткий ринхоцель должен быть плезиоморфным состоянием. Такое несоответствие объяснить достаточно трудно, тем более что у невооруженных немертин длина ринхоцеля варьирует, хотя в этой группе он никогда не бывает таким коротким, как у некоторых видов из родов *Ototyphlonemertes* и *Carcinonemertes*, ринхоцель которых не заходит в область кишечника. У некоторых *Callinera* ринхоцель оканчивается в области пигментного пояса, но при этом в роде есть виды с длинным ринхоцелью (Chernyshev, 2008). Следует отметить, что у *Anopla* длина ринхоцеля не является «родовым» признаком, как это имеет место у *Eopla*, и обычно его не включают в диагноз рода.

3.4.3.2. Мускулатура ринхоцеля. Расположение мускульных слоев в стенке ринхоцеля используется в систематике вооруженных немертин более 80 лет, поскольку именно у *Eopla* этот признак имеет наиболее разнообразные состояния. Строение стенки ринхоцеля у невооруженных немертин учитывалось при выделении только нескольких родов линеид. Описаны следующие основные типы стенки ринхоцеля:

1) ринхоцель не имеет собственной мускулатуры, её заменяет внутренняя кольцевая мускулатура стенки тела (табл. XV, 3);

2) мускулатура состоит из кольцевых волокон (однослойная стенка ринхоцеля) (рис. 13, А; табл. IX, 6; X, 1; XVII, 3; XIX, 6) (Carinomidae, Callineridae и некоторые Tubulanidae). Указание на то, что мускулатура ринхоцеля у *Oerstedia* состоит только из слоя кольцевой мускулатуры (Sundberg, 1988), не подтверждается другими исследователями (Junoy, Gibson, 1992; Чернышев, 1993б);

3) мускулатура состоит из наружного кольцевого и внутреннего продольного слоев (двуслойная стенка ринхоцеля) (рис. 13, В; табл. IX, 4; XV, 2; XVIII, 4). К отдельному типу, возможно, следует отнести двуслойную стенку ринхоцеля *Pelagica* (см. ниже);

4) мускулатура состоит из наружного продольного и внутреннего кольцевого слоев (двуслойная инвертированная стенка ринхоцеля). Такой ринхоцель имеют представители пелагических немертин (*Buergeriella*, *Tononemertes* и *Alexandronemertes*) (рис. 13, D);

5) мускулатура состоит из наружного и внутреннего кольцевых и промежуточного продольного слоев (трехслойная стенка ринхоцеля). Подобный ринхоцель имеется у пелагических немертин из семейств Dinonemertidae и Armaueriidae (рис. 13, С; табл. XVIII, 1, 3), хотя могут наблюдаться небольшие переплетения;

6) продольные и кольцевые волокна частично или полностью переплетены (переплетенная стенка ринхоцеля) (рис. 13 Е–Н; табл. XIV, 6, 8; XV, 4; XVI, 3, 6; XVIII, 2, 6; XIX, 2, 3).

При выделении этих основных типов следует учитывать, по крайней мере, два обстоятельства.

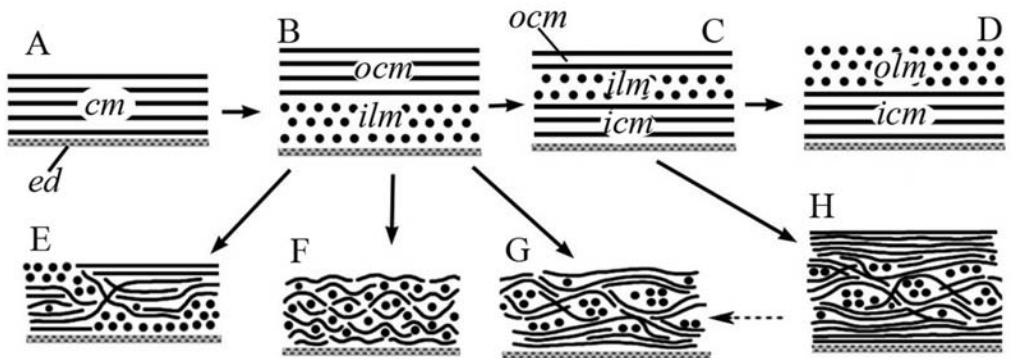


Рис. 13. Схемы строения стенки ринхоцеля на поперечном разрезе (стрелками показаны эволюционные трансформации): А – однослойная; В – типичная двуслойная; С – трехслойная; D – двуслойная с инверсией слоев; Е – с частичными инверсиями и переплетениями; F – с полным равномерным переплетением; G – с неравномерным переплетением; H – трехслойная с частичным переплетением. Сокращения: cm – кольцевая мускулатура, ed – эндотелий, icm – внутренняя кольцевая мускулатура, ilm – внутренняя продольная мускулатура, ocm – наружная кольцевая мускулатура, olm – наружная продольная мускулатура.

Во-первых, как показали исследования Норенбурга и Ру (Norenburg, Roe, 1998b), так называемые кольцевые мускульные волокна стенки ринхоцеля у некоторых *Pelagica* (виды из родов *Nectonemertes* и *Phallonemertes*) на самом деле

являются диагональными. Ранее спиральные (диагональные) мускульные волокна отмечались для пелагических немертин с переплетенной стенкой ринхоцеля (Сое, 1926). Учитывая всю сложность дифференцировки кольцевых и диагональных мускульных волокон на поперечных срезах, можно предполагать, что и у других пелагических немертин будет обнаружена диагональная мускулатура в стенке ринхоцеля. Исследования с использованием окраски фаллоидином и конфокальной микроскопии позволили установить, что у всех изученных нами палео-, архи-, гетеронемертин, а также у моностилиферных гоплонемертин диагональной мускулатуры в ринхоцеле нет. Не была она выявлена и в однослойной стенке *Reptantia* и *Malacobdella* (табл. XIV, 7). Вероятно, ее наличие у *Pelagica* – уникальная синапоморфия этой группы.

Во-вторых, переплетенная стенка ринхоцеля представляет собой не одно, а несколько состояний. Это обстоятельство практически не учитывается в таксономических и филогенетических построениях. Проведенный мною анализ срезов различных немертин, а также литературные данные показали, что переплетенная стенка ринхоцеля в разных группах имеет 7 разных типов строения:

6-1) мускульные волокна ринхоцеля переплетаются только в области вхождения спинного сосуда в его стенку. Наблюдается у некоторых гетеронемертин (например, у *Uricholemma* (Sundberg, Gibson, 1995));

6-2) сходно с предыдущим состоянием, но в переплетении участвуют слои субринхоцельной продольной и ринхоцельной кольцевой мускулатуры (табл. XV, 1). Наблюдается у некоторых (если не у большинства) гетеронемертин;

6-3) переплетение лишь частичное, прослеживаются фрагменты отдельных слоев, может наблюдаться их инверсия (рис. 13, E). Это состояние описано у некоторых *Pelagonemertidae* (табл. XVIII, 5, 6);

6-4) переплетение наблюдается лишь в слое продольной мускулатуры, в то время как слой (или слои) кольцевой мускулатуры отчетлив (рис. 13, H). Например, у пелагических немертин рода *Mononemertes* имеются наружный и внутренний слой кольцевой мускулатуры, между которыми располагается слой, состоящий из переплетенных кольцевых и продольных волокон;

6-5) полное, но неравномерное переплетение, когда отчетливо видны небольшие группы или прослойки продольных мускульных волокон (рис. 13, G); характерно для многих *Pelagica* (табл. XVI, 6; XVIII, 2). Сходное состояние недавно описано у *Carinina plecta* (Kajihara, 2006) и выявлено нами у *Malacobdella grossa* (табл. XIV, 6), однако у этих немертин, в отличие от *Pelagica*, в ринхоцеле нет спиральных волокон;

6-6) полное и равномерное переплетение; характерно для всех *Reptantia* (табл. XIV, 8; XVI, 3), *Cratenemertidae* (табл. XIX, 2, 3), *Plectonemertidae* и, видимо, некоторых *Pelagica*;

6-7) переплетаются кольцевые мускульные волокна ринхоцеля с продольными волокнами мускулатуры стенки тела (но не с субринхоцельной мускулатурой). Это состояние наблюдается у *Carinomidae* (табл. XV, 4) и некоторых гетеронемертин (*Craticulineus*, *Micrurides* и др.). У кариномид ринхоцель не имеет собственной продольной мускулатуры.

У недавно описанной моностилиферной немертины *Cinclidonemertes mooreae* стенка ринхоцеля столь тонкая, что на гистологических препаратах не удается установить тип переплетения (Crandall, 2010).

Нетрудно видеть, что, например, состояние 6-7 негомологично остальным состояниям, а состояние 6-4 может быть производным от трехслойной стенки ринхоцеля.

Рассмотрим, каким образом могли происходить эволюционные трансформации мускулатуры стенки ринхоцеля. Для невооруженных немертин эта проблема была затронута лишь в работе Вайнгофф (Wijnhoff, 1914). Однако и Вайнгофф, и некоторые другие немертинологи (см. Senz, 1997b) исходили из ошибочных представлений о происхождении ринхоцеля. По их мнению, ринхоцель, как и хобот, образовался путем инвагинации переднего конца головы. Необычным в этой гипотезе является то, что исходное впячивание в дальнейшем расщепилось, дав начало хоботу и ринхоцелю. Из этого делался вывод, что стенка ринхоцеля происходит от мускулатуры стенки тела. Действительно, в ходе онтогенеза хоботная система обычно закладывается как впячивание эктодермы переднего конца тела (Лебединский, 1898; Hammarsten, 1918; и др.), однако в данном случае корректно говорить о том, что такой характер закладки рекапитулирует происхождение хобота, а не ринхоцеля.

Нам более обоснованной представляется целомическая природа ринхоцеля (Turbeville, Ruppert, 1985). Тем не менее, даже в контексте вышеуказанных ошибочных заключений большой интерес представляют рассуждения о том, какой тип стенки ринхоцеля является исходным. Вайнгофф склоняется в пользу двуслойной стенки, что было поддержано многими авторами. К сходным выводам приходит Зенц (Senz, 1997b), который выдвинул гипотезу происхождения внутренних слоев мускулатуры стенки тела от мускулатуры ринхоцеля.

Гипотеза о плезиоморфности двуслойной стенки ринхоцеля в полной мере справедлива для вооруженных немертин, но не подходит к невооруженным. По моему мнению, плезиоморфным для Anopla является такое устройство ринхоцеля, когда он не обладает развитой мускулатурой. По-видимому, на начальных стадиях эволюции сжатие ринхоцеля происходило за счет внутренней кольцевой и, возможно, центральной продольной мускулатуры стенки тела. Подобное строение сохранил ринхоцель некоторых палеонемертин (табл. XV, 3), но уже в пределах этой группы происходило обособление кольцевой мускулатуры ринхоцеля от внутренней кольцевой мускулатуры тела (однослойная стенка ринхоцеля *Carinina* и некоторых *Tubulanus*). Однослойная стенка ринхоцеля известна не только у палеонемертин (всех *Carinina*, *Callineridae* и многих *Tubulanus*), но и у некоторых архинемертин и губрехтиид (*Hubrechtia*). У *Callinera* кольцевая мускулатура в стенке ринхоцеля может состоять из одного слоя разрозненных кольцевых волокон, что свидетельствует о её малой функциональной нагрузке. У представителей этой группы выталкивание хобота наружу происходит за счет мощного мускульного утолщения в конце ринхоцеля (табл. XVII, 2).

У кариномид в области передней кишки стенка ринхоцеля либо не обособлена от внутренней кольцевой мускулатуры тела (табл. XV, 3), либо обособлена крайне слабо и состоит только из кольцевых волокон. Лишь в области средней кишки, где внутренняя кольцевая мускулатура отсутствует, ринхоцель имеет хорошо развитую мускульную стенку, в которой преобладают кольцевые волокна и нередко имеются беспорядочно расположенные продольные волокна (переплетенная стенка ринхоцеля – табл. XV, 4). У вооруженных немертин переплетенную стенку ринхоцеля выводят из двуслойной (Stiasny-Wijnhoff, 1923b; Gibson, 1988a). Для кариномид такой сценарий неприемлем, так как в передней час-

ти ринхоцель состоит только из кольцевой мускулатуры. Происхождение продольных мускульных волокон в ринхоцеле кариномид может быть прослежено у некоторых видов кариномид: во внутреннюю кольцевую мускулатуру стенки тела из прилегающей снаружи внутренней продольной мускулатуры внедряются многочисленные продольные волокна. Поскольку внутренняя кольцевая мускулатура связана со стенкой ринхоцеля, то в последнюю также проникают единичные продольные волокна. Таким образом, стенка ринхоцеля кариномид во всех отделах тела не может быть выведена из обычной двуслойной стенки.

Происхождение двуслойной стенки у *Anopla* представляется проблематичным. Можно выдвинуть 4 гипотезы: 1) внутренняя продольная мускулатура ринхоцеля происходит от продольных волокон внутренней продольной мускулатуры, которые прошли сквозь кольцевую мускулатуру стенки ринхоцеля; 2) внутренняя продольная мускулатура происходит от центральной мускулатуры; 3) внутренняя продольная мускулатура происходит от продольной мускулатуры ринходеума; 4) внутренняя продольная мускулатура происходит от внутренней продольной мускулатуры хобота.

Первая и вторая гипотезы не имеют каких-либо убедительных доказательств, поскольку среди палеомертин лишь у кариномид выявлено вхождение продольных мускульных волокон стенки тела в стенку ринхоцеля, да и то в задней части тела. У остальных невооруженных мертин с двуслойной стенкой ринхоцеля оба мускульных слоя обособлены друг от друга. Связь продольной мускулатуры ринходеума со стенкой ринхоцеля более вероятна, но развитию этой мускулатуры по направлению к ринхоцелю будет мешать хобот, присоединяющийся к ринхоцелю. В то же время связь продольной мускулатуры ринхоцеля и хобота хорошо прослеживается. Более того, продольные слои в ринхоцеле и хоботе у многих мертин имеют одинаковое положение – субцелотелиальное. Поэтому гипотеза хоботного происхождения продольной мускулатуры представляется наиболее правдоподобной.

Частичное переплетение продольных и кольцевых мускульных волокон в области дорсомедиального сосуда Сундберг и Гибсон (Sundberg, Gibson, 1995) рассматривают в качестве уникального состояния и на его основе выделяют новый род *Urhicholemma*. У другой линеиды, *Kukumia solomonensis*, отмечено частичное переплетение кольцевой мускулатуры ринхоцеля и субринхоцельной продольной мускулатуры (Gibson, Sundberg, 2002). Подобное состояние присуще и некоторым другим гетеромертинам (Cantell, 1993; Schwartz, 2009; наши данные), в частности видам рода *Cerebratulus* (табл. XV, 1), и едва ли имеет большую таксономическую ценность. Более того, не всегда возможно четко разделить оба состояния и разграничить продольные волокна субринхоцельной мускулатуры и собственной мускулатуры ринхоцеля. Тем не менее переплетение мускулатуры ринхоцеля в области вхождения спинного сосуда недавно было включено в диагнозы родов *Cerebratulus* и *Notospermus* (Schwartz, 2009).

Переплетение продольных и кольцевых мускульных волокон ринхоцеля широко распространено только у вооруженных мертин. До сих пор нет единого мнения относительно происхождения этого типа (или типов, согласно нашей классификации) стенки ринхоцеля. Начиная с Бринкманна (Brinkmann, 1917b) популярна гипотеза об архаичности переплетенной стенки ринхоцеля, по крайней мере, у вооруженных мертин. Основные аргументы этой гипотезы следующие: 1) переплетение мускульных волокон – это отсутствие дифференци-

ровки слоев, что может рассматриваться как исходное состояние для всех остальных типов ринхоцеля; 2) переплетенная стенка ринхоцеля выявлена во всех основных группах Ecnopla, причем в двух группах (Reptantia и кратенемертины) ринхоцель только такого типа; 3) переплетенная стенка ринхоцеля известна и у кариномид, которых некоторые авторы рассматривают в качестве наиболее архаичных немертин (Sundberg, Hylbom, 1994) или сестринской группы по отношению к кладе Pilidiophora+Ecnopla (Thollesson, Norenburg, 2003).

Гипотезу происхождения переплетенной стенки ринхоцеля из двуслойной или трехслойной отстаивала Стиасни-Вайнгофф (Stiasny-Wijnhoff, 1923b), однако её доказательства базируются на ошибочных представлениях о происхождении мускулатуры стенки ринхоцеля. В свете новых данных доказательства в пользу апоморфности переплетенной стенки ринхоцеля могут быть сформулированы в 4 пунктах.

1. Среди невооруженных немертин (внешней группе по отношению к Ecnopla) настоящее переплетение мускулатуры в стенке ринхоцеля известно лишь у *Carinina plecta* (с поправкой на то, что происхождение продольных мускульных волокон стенки ринхоцеля остается неясной: нельзя исключать, что они являются остатками центральной мускулатуры); у некоторых гетеронемертин переплетение носит локальный характер (см. выше) и является апоморфным состоянием.

2. У пелагических немертин переплетение мускульных слоев носит неупорядоченный, а иногда и незавершенный характер; у представителей Pelagica, имеющих дву- или трехслойную стенку ринхоцеля, наблюдаются локальные переплетения (табл. XVIII, 1, 3, 4). Явно вторично частичное переплетение мускульных слоев, которое выявлено у ряда наиболее специализированных Pelagonemertidae (*Pelagonemertes* s. str., *Obnemertes*) (табл. XVIII, 5, 6).

3. Признание переплетенной стенки ринхоцеля первичным состоянием предполагает независимое возникновение практически неотличимой двуслойной стенки ринхоцеля в нескольких группах: у Ecnopla, Monostilifera и, по меньшей мере, в двух семействах Pelagica; конкурирующая гипотеза предполагает неоднократное возникновение переплетенной стенки ринхоцеля, однако это переплетение носит различный характер у Carinomidae, Heteronemertea, Reptantia и даже в разных семействах Pelagica (см. выше), что может служить доказательством его независимого происхождения. Только в трех группах переплетение мускульных волокон однотипное (состояние 6-6) – Reptantia, Cratenemertidae и Plectonemertidae.

4. Если принять гипотезу исходности переплетенной стенки ринхоцеля, неизбежно возникает вопрос: какое из 7 выделенных состояний будет первичным? Согласно филогенетической схеме Бринкманна, выводящего Pelagica из Reptantia, исходным является состояние 6-6. Другие авторы косвенно предполагают исходность состояния 6-5. Какое бы состояние не было бы выбрано, все остальные типы переплетений должны быть выведены из него (причем независимо и параллельно возникновению двуслойной стенки). Такой сценарий делает картину морфологических преобразований слишком громоздкой по сравнению с альтернативной гипотезой, которая предполагает лишь одно направление в эволюции стенки ринхоцеля: от дву- или трехслойной к переплетенной.

Все эти аргументы позволяют утверждать, что в эволюционных преобразованиях стенки ринхоцеля имел место переход от упорядоченного состояния

(двуслойной стенки) к неупорядоченному (хаотичному) переплетению, которое в дальнейшем опять приобрело черты упорядоченности за счет правильного чередования продольных и кольцевых (спиральных) мускульных волокон.

Особый интерес представляет строение переплетенной стенки ринхоцеля у пелагических немертин. Исследование различных представителей показало, что многим видам с двуслойным ринхоцелем свойственны элементы переплетения. У многих видов с двуслойным ринхоцелем в области мозга наблюдаются частичные переплетения и инверсии слоев (табл. XIX, 4). У видов из родов *Pelagonemertes* и *Obnemertes* отмечаются локальные инверсии и переплетения слоев за мозгом, хотя еще прослеживается исходное двуслойное состояние (табл. XVIII, 5, 6). У *Mononemertes* мускульные волокна переплетаются между двумя слоями – наружным и внутренним кольцевыми. Наличие внутренней кольцевой мускулатуры дает основание сравнивать такой тип переплетения с трехслойной стенкой, имеющей также два слоя кольцевой мускулатуры. По мнению Стиасни-Вайнгофф (Stiasny-Wijnhoff, 1923b), трехслойная стенка является результатом погружения внутренней продольной мускулатуры ринхоцеля в толщу наружного кольцевого слоя. Я разделяю эту гипотезу, хотя не считаю такой сценарий единственно возможным. Ринхоцель многих пелагических немертин в области мозга имеет внутреннюю кольцевую мускулатуру, развитие которой могло привести к появлению этого слоя в постцеребральной части ринхоцеля.

Стиасни-Вайнгофф также предположила, что из трехслойного ринхоцеля можно вывести переплетенный ринхоцель части Pelagica. У представителей рода *Dinonemertes* прослеживаются явные признаки начальных стадий переплетения продольных и кольцевых мускульных волокон. У *Mononemertes* переплетение заходит еще дальше, но оба слоя кольцевой мускулатуры сохраняются. Дальнейшее переплетение должно привести к состоянию, которое не будет обладать какими-либо специфическими чертами, позволяющими сделать вывод, что данная стенка ринхоцеля происходит не из дву-, а из трехслойной стенки. Наличие внутренних кольцевых волокон не может служить доказательством того, что они являются остатками слоя внутренней кольцевой мускулатуры. Так, у *Cratenemertidae* gen. sp. из Японского моря (неописанный род) имеются внутренние кольцевые мускульные волокна (табл. XIX, 3), хотя предковая группа всех кратенемертид не могла обладать трехслойной стенкой ринхоцеля. Сходная группировка кольцевых волокон обнаружена мною и у *Uniporus borealis* (табл. XVI, 3, 4). С другой стороны, в переплетенном ринхоцеле некоторых Pelagica и Reptantia может наблюдаться группировка наружных кольцевых волокон в более или менее отчетливый слой (табл. XIV, 8; XVI, 6). Этот слой, по-видимому, соответствует наружной кольцевой мускулатуре двуслойного ринхоцеля.

Двуслойная инвертированная стенка ринхоцеля, по-видимому, происходит из трехслойной вследствие редукции наружной кольцевой мускулатуры. Это предположение, высказанное Стиасни-Вайнгофф (Stiasny-Wijnhoff, 1923b), в дальнейшем нашло подтверждение в строении *Plionemertes constricta*: передняя часть ринхоцеля этого вида трехслойная, но в задней части наружная кольцевая мускулатура редуцируется (Сое, 1954). Любопытно, что у видов с обычной двуслойной стенкой ринхоцеля в области мозга она может становиться трехслойной или двуслойной инвертированной (табл. XIX, 4).

3.4.3.3. Карманы ринхоцеля. Еще один важный в систематике немертин признак – наличие разнообразных карманов ринхоцеля. Среди невооруженных немертин наибольший интерес представляет так называемый мускульный слепой мешок у видов рода *Callinera* (табл. XVII, 2; XXIII, 1). Хотя это образование и называется мешком, его правильнее трактовать как особый задний отдел ринхоцеля, имеющий мощный мускульный вентральный валик. Мускулатура валика представлена поперечными волокнами, которые могут принимать вид незамкнутой кольцевой мускулатуры. У *C. zhirmunskyi* внутри этого валика располагается узкий вентральный карман ринхоцеля (Чернышев, 2002a). За пределами рода *Callinera* подобных образований не известно. Формирование такого мускульного утолщения у форм с неразвитой мускулатурой ринхоцеля может быть связано с тем, что у *Callinera* появляется настоящее вооружение хобота.

Непарные карманы ринхоцеля описаны у некоторых тубулянид, но не исключено, что эти образования являются следствием жесткой фиксации немертин (Sundberg, Hylbom, 1994). У *Tubulanus frenatus*, *T. cingulatus*, *T. borealis* и *T. hol-orhynchocoelomicus* ринхоцель имеет особый задний карман (Сое, 1905; Friedrich, 1936, 1958), который соединяется с передней полостью ринхоцеля узким трубковидным каналом, расположенным дорсально. Ринхоцель со сходным строением имеет также неописанный вид *Tubulanus* из Японского моря (табл. XVI, 1, 2). У этих тубулянусов ринхоцель фактически разделен на передний отдел, в котором располагается хобот, и задний, в который хобот не заходит. Передний отдел в месте перехода в задний образует слепой вентральный карман. Возможно, такое сложное устройство ринхоцеля является синапоморфией и, следовательно, перечисленные виды образуют монофилетическую группу. По мнению Каджихары (Kajihara, 2007d), мускульное утолщение ринхоцеля в области перехода ринхоцеля в слепой карман может быть гомологичным мускульному утолщению у видов рода *Callinera*. Следует, однако, отметить, что у всех перечисленных видов *Tubulanus* имеется сплошная мускульная стенка ринхоцеля, в то время как у *Callinera* мускульный валик развит только вентрально, что указывает на различное происхождение этих состояний.

У некоторых гетеронемертин также описаны непарные карманы ринхоцеля, но они имеют вид выпячиваний, а не обособленных полостей. В этом плане интересны различия двух видов *Parborlasia*, которые прослежены на большом материале: у *P. corrugata* ринхоцель без карманов, а у *P. fueguina* ринхоцель либо с вентральным карманом, либо с обширным расширением в той же области (Serna de Esteban, Moretto, 1968; Gibson, 1985a; собственные данные). У *Micrella rufa* в области передней кишки имеются латеральные ринхоцельные карманы, лишённые мускульной стенки (Punnett, 1901a).

Непарные карманы описаны для небольшого числа вооруженных немертин и обычно служат в качестве «родового признака», несмотря на то, что ринхоцель в процессе жесткой фиксации и сжатия может образовывать выпячивания по типу карманов. Мною подобные выпячивания были описаны у некоторых пелагических немертин из семейства Armaueriidae (Чернышев, 1992б) и у *Saconemertopsis belogurovi* (Чернышев, 1991в). Короткий дорсальный карман описан для видов рода *Gurjanovella* (табл. XIX, 1). По неопубликованным данным Норенбурга (личное сообщение), *Gurjanovella littoralis* и *Cyanophthalma cordiceps* относятся к одному виду. Если это действительно так, то и карманы гурьяновелл – всего лишь выпячивания ринхоцеля из-за сильного сокращения тела.

То же, по-видимому, относится и к вентральному карману *Amphiporella*. Происхождение нескольких вентральных карманов у видов рода *Proneurotus* пока объяснить трудно. Среди других немертин серия вентральных карманов описана у *Callinera zhirmunskyi* (Чернышев, 2002а), но у этого вида лишь последний карман, заходящий в мускульный мешок ринхоцеля, можно считать постоянным, в то время как остальные, скорее всего, являются временными выпячиваниями. Следует отметить, что даже если все непарные карманы у немертин возникают как следствие сокращения тела, то этот признак все равно нельзя полностью отбрасывать. Хорошо известно, что у многих немертин (например, видов из родов *Tetrastemma* и *Oerstedia*) ринхоцельные карманы никогда не возникают, в то время как у *Gurjanovella*, по-видимому, дорсальный карман является нормальным состоянием (Ушаков, 1926; Chernyshev, 1998).

Наибольший интерес представляют латеральные парные карманы ринхоцеля у вооруженных немертин из группы Reptantia. Они всегда обширные, могут быть простыми или разветвленными (табл. XVI, 4, 5). Функция этих карманов неизвестна – возможно, гидростатическая, присущая ринхоцелю. Среди других вооруженных немертин только у рода *Akrostomum* имеются парные ринхоцельные карманы, но они очень короткие и располагаются лишь в нефридиальной области. Едва ли эти карманы гомологичны таковым у Reptantia. Короткие парные карманы (?выпячивания) также описаны у *Callinera zhirmunskyi* (табл. XV, 5).

У гетеронемертин *Micrurimorpha rhynchocoelomaperta* в вентральной стенке ринхоцеля описаны четыре отверстия, открывающиеся в дорсальную стенку кишечника (Короткевич, 1980). В.С. Корткевич считает, что это доказывает происхождение ринхоцеля из пищеварительного тракта. По моему мнению, указанные отверстия, нарушающие целостность ринхоцеля, скорее всего являются либо артефактом, либо результатом незавершенной регенерации.

3.4.4. Хобот. Хобот немертин состоит из нескольких отделов. Принято различать передний, средний и задний отделы, а также ту часть, которая в англоязычной литературе именуется «proboscis insertion», а в немецкой – «russelfixator». Термин «фиксатор хобота» следует признать наиболее удачным, и, кроме того, он использовался в отечественной литературе (Короткевич, 1955, 1964). Поскольку хобот многих немертин в передней части соединяется с прецеребральной септой, последнее образование будет также рассмотрено в этом разделе.

3.4.4.1. Фиксатор хобота и септа. Хобот в своей передней части прикрепляется к ринхоцелю и именно в этом месте принято проводить границу между ринходеумом и ринхоцелем (табл. XII, 2; XXI, 2). Если от места прикрепления отходят радиальные мышечные волокна, которые соединяют продольную мускулатуру хобота с продольной мускулатурой стенки тела, то принято говорить о наличии септы (табл. VIII, 2; XII, 5). Поскольку септа расположена перед мозгом, её обычно называют прецеребральной, хотя это не совсем верно. Как будет показано ниже, септа может быть и постцеребральной.

Впервые понятие септы было введено Стиасни-Вайнгофф (Stiasny-Wijnhoff, 1923а, b), однако до сих пор нет единого мнения, что следует считать септой и в каком случае можно говорить об её отсутствии. Согласно наиболее распространенной точке зрения, септа – это совокупность радиальных мускульных волокон, доходящих до наружной продольной мускулатуры в области моз-

га. Другие авторы фактически отождествляют септу с любыми мускулами, фиксирующими прикрепление переднего отдела хобота к ринхоцелю. Более четкое определение дал Зенц (Senz, 1993b): септы – это образование, состоящее из передних концов хобота и ринхоцеля, а также из мускулатуры, соединяющей эти структуры со стенкой тела. На мой взгляд, только наличие радиальной мускулатуры (или её видоизменений), соединяющей хобот (ринхоцель) со стенкой тела, можно расценивать как наличие септы; в остальных случаях корректно говорить о переднем фиксаторе (соединении) хобота. В таком контексте прецеребральная септа отсутствует у всех палео- и архинемертин.

Гипотезу происхождения септы впервые сформулировала Стиасни-Вайнгофф (Stiasny-Wijnhoff, 1923a, b) и развил Зенц (Senz, 1997b). Её суть заключается в том, что прецеребральная область у немертин возникла после образования хобота и ринхоцеля (рис. 14). Первоначально хобот присоединялся к переднему концу головы около ринхопоры, а ринходеум полностью отсутствовал (рис. 14, В). По мнению Стиасни-Вайнгофф (Stiasny-Wijnhoff, 1936), ринходеум отсутствует у *Sibogonemertes* и некоторых пелагических немертин (*Proarctaueria*, *Buergeriella*, виды *Dinonemertidae*): у них хобот фактически присоединяется к мускулатуре переднего конца головы. По мере развития прецеребральной области место прикрепления хобота к мускулатуре стенки тела оказалось удаленным от ринхопоры, но не изменило положения относительно мозга. Удаленной от переднего конца оказалась мускулатура стенки тела, связанная хоботом, и именно она составила основу септы (рис. 14, С). Таким образом, произошло своеобразное расщепление головной мускулатуры на прецеребральную и септальную.

Эта гипотеза не подвергалась критическому анализу среди немертинологов, хотя многие после работ Стиасни-Вайнгофф придерживались мнения, что отсутствие или слабое развитие прецеребральной области – плезиоморфное состояние. Такое состояние известно у двух видов группы *Reptantia* (*Sibogonemertes weberi* и *Sagaminemertes nagaensis*) и многих *Pelagica*. В то же время у всех невооруженных немертин прецеребральная область развита в той или иной степени, равно как и у моностилиферных немертин. Этому феномену можно было бы найти объяснение, если предположить раннюю дивергенцию *Anopla* и *Eopla* и независимое происхождение прецеребральной области в обеих группах (см. Wijnhoff, 1913). Однако сейчас, когда *Eopla* рассматривается как наиболее эволюционно продвинутая группа немертин, гипотеза Стиасни-Вайнгофф стала выглядеть неубедительной. Трудно представить, каким образом плезиоморфное состояние сохранилось лишь в двух группах полистилиферных немертин.

Ситуация меняется, если отказаться от взглядов Стиасни-Вайнгофф и Зенца на происхождение прецеребральной септы. Безусловно, хобот первоначально прикреплялся в непосредственной близости от ринхопоры (см. схему на рис. 29). Подобное состояние известно у только что вышедших из пилидия видов рода *Hubrechtella*, хотя затем место прикрепления смещается к мозгу, который расположен ближе ко рту, чем к переднему концу тела (Cantell, 1969; Чернышев, 2001). Логично предположить, что у немертин достаточно рано произошло смещение мозга назад, в сторону рта, что в общем подтверждается наличием прецеребральной области даже у *Arhynchonemertes axi*, который не имеет хобота и ринхоцеля. Что касается фиксатора хобота, то, по мере образования ринходеума, он смещался назад и не являлся фактической границей между прецеребральным

и церебральными отделами головы. Прецеребральная септа сформировалась на более поздних этапах эволюции.

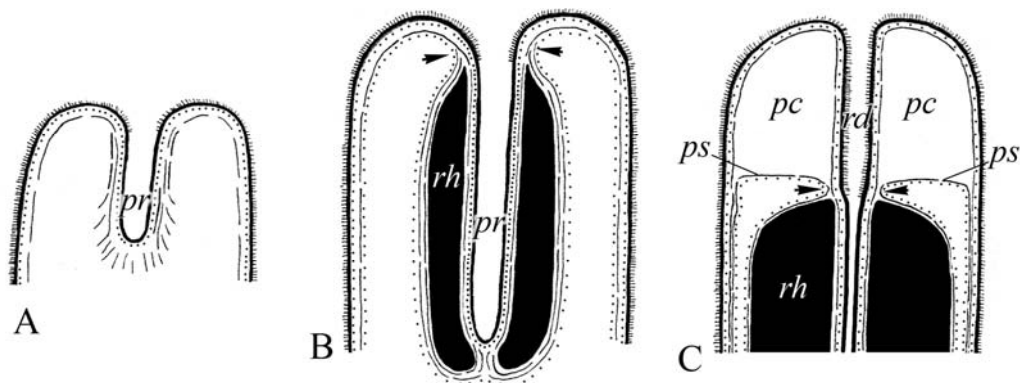


Рис. 14. Схема происхождения прецеребральной септы (по: Senz, 1997b, с изменениями): А – начальные этапы формирования хобота; В – исходная хоботная система; С – хоботная система с прецеребральной септой (стрелками показано место прикрепления хобота к ринхоцелю). Сокращения: pc – прецеребральная область головы, pr – хобот, ps – прецеребральная септа, rd – ринходеум, rh – ринхоцель

В пользу этой гипотезы говорит то обстоятельство, что у *Callinera*, *Carinina* и *Paralineopsis* хобот присоединяется к ринхоцелю позади мозга, а у многих палеонемертин – в области мозга. В этом нет ничего удивительного, поскольку кольцевидный мозг палео- и гетеронемертин окружает мускулатуру стенки тела и, следовательно, не может препятствовать смещению фиксатора хобота назад. Иная картина наблюдается у вооруженных немертин: в этой группе субмышечный мозг плотным кольцом окружает ринхоцель и тем самым определяет прецеребральное положение септы. Впрочем, у рода *Atyponemertes* септа занимает нетипичное постцеребральное положение (Friedrich, 1938, 1970). У *Ototyphlonemertes valentinae* нами обнаружена развитая пологая прецеребральная септа, но, кроме нее, имеются отдельные постцеребральные мышцы-фиксаторы (табл. XIV, 3), которые образуют некое подобие расщепленной постцеребральной септы. В любом случае именно у вооруженных немертин формируется настоящая септа, т. е. комплекс прецеребральных радиальных мускульных волокон, соединяющих хобот с продольной мускулатурой стенки тела. У гетеронемертин фиксатор обычно занимает прецеребральное положение, формируя септу, которая по своему строению мало отличается от септы вооруженных немертин (табл. XIV, 5). У некоторых гетеронемертин радиальные волокна септы достаточно длинные (табл. XII, 4), в то время как у *Paralineopsis*, *Riserius* и *Paralineus* септа совершенно не развита, а продольная мускулатура хобота связаны с продольной мускулатурой ринхоцеля (Iwata, 1993; Norenburg, 1993).

Если говорить о вооруженных немертинах, то тут возможны два сценария: 1) у предка *Eupora* сначала произошла редукция прецеребральной области, а затем ее повторное развитие в двух группах – *Reptantia* и *Monostilifera*; 2) прецеребральная область редуцировалась у *Pelagica* и некоторых *Reptantia* независимо.

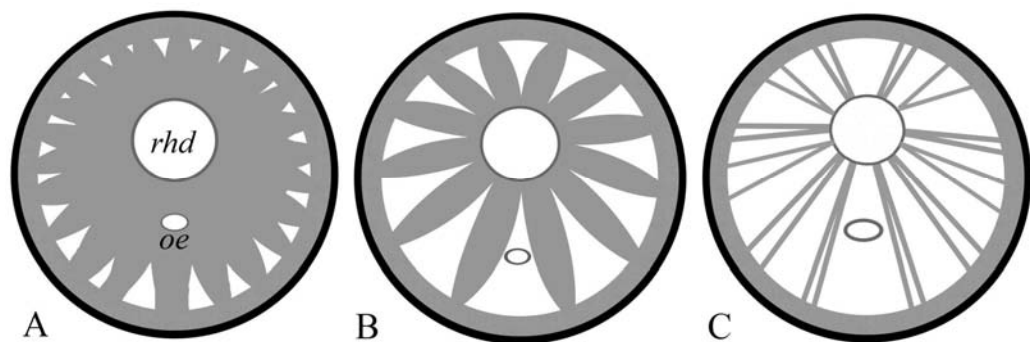


Рис. 15. Типы прецеребральной септы (поперечные срезы): А – закрытая; В – открытая; С – расщепленная. Сокращения: oe – пищевод, rhd – ринходеум.

Строение прецеребральной септы, начиная с работ Фридриха (Friedrich, 1935, 1955), используется в систематике вооруженных немертин. Коррэ (Correâ, 1954) предложила термины «закрытая» (т. е. сплошная) (рис. 15, А) и «открытая» (т. е. не сплошная, обычно состоящая из отдельных радиальных пучков) септы (рис. 15, В; табл. XII, 5; XIV, 4). Эта терминология используется многими авторами до сих пор. Кирштойер (Kirsteuer, 1967, 1974) добавил еще и «расщепленную» прецеребральную септу, состоящую из разрозненных мускульных волокон (рис. 15, С). Однако Норенбург (Norenburg, 1986) показал, что различия между этими типами септ не столь значительны, а иногда – условны. Стиасни-Вайнгофф (Stiasny-Wjinhoff, 1936) продемонстрировала на примере *Reptantia* все стадии изменения сплошной закрытой септы у *Paradrepanophorus* до слабо развитой открытой септы у *Brinkmannia*. По ее мнению, эволюционные трансформации сплошной массивной септы до септы, состоящей из радиальных пучков, начинаются на ее латеральных участках, а затем переходят на вентральные и дорсальные участки.

Кирштойер (Kirsteuer, 1974) обратил внимание на отсутствие септы у некоторых *Monostilifera*, а также на связь радиальных мышц септы с продольной мускулатурой стенки тела и мускулами-ретракторами головы. Его взгляды на расщепление продольной мускулатуры были приняты практически всеми авторами, хотя в дальнейшем возникли трудности в разграничении настоящего расщепления от наклонной (пологой) септы. В итоге в описаниях некоторых видов появились такие фразы, как «неполное расщепление» и «смешанная септа» (Gibson, 1990b).

Проникновение головных желез в область мозга часто сопровождается нарушением целостности септы, и она становится открытой (табл. IX, 5), но у многих гоплонемертин при мощном развитии головных желез место прикрепления септы к продольной мускулатуре стенки тела смещается назад (рис. 10, В, D; табл. VI, 1, 4). В результате такого смещения септа из типично радиальной (рис. 10, А) становится более полой, и на поперечных срезах выглядит так, как будто состоит из почти продольных волокон (табл. VIII, 4). Такую септу предложено называть полой (Чернышев, 2002б). Пологой может быть септа и у немертин с относительно небольшой головной железой (табл. XIV, 2, 3).

Если место прикрепления септы к стенке тела смещается за мозг, то в таких случаях септа становится продольной (рис. 10, С). У некоторых немертин (роды

Prosadenoporus, *Prosorhochmus*, *Geonemertes* и др.) лишь часть волокон прецеребральной септы становится продольной, в то время как остальные сохраняют радиальное положение. В этих случаях расщепление продольной мускулатуры выглядит неполным. Для такого типа прецеребральных септ можно использовать термин, предложенный Гибсоном в описании *Paranemertopsis diana* (Gibson, 1990b) – смешанная («mixed») септа (рис. 10, D). Смешанная септа выявлена нами у видов из родов *Tortus*, *Antarctonemertes* и некоторых других (Чернышев, 1991а, 1999а). Во всех описанных выше случаях трансформации прецеребральной септы связаны с мощным развитием головных желез.

Несколько иная картина наблюдается у *Poseidonemertes* и близких к нему родов (Чернышев, 2002б). Согласно терминологии Кирштейера (Kirsteuer, 1974), у *Poseidonemertes* и *Paramphiporus* прецеребральная септа имеется, а в остальных родах ее нет. Первоначально, однако, Кирштейер предполагал наличие прецеребральной септы и у *Correanemertes* (другие роды к тому времени не были описаны), отмечая, что она, в отличие от септы *Poseidonemertes* и *Paramphiporus*, происходит только от внутренней продольной мускулатуры (Kirsteuer, 1967). Как было показано выше, прецеребральная септа при расщеплении мускулатуры не исчезает, а становится продольной или смешанной. У *Poseidonemertes* и *Paramphiporus* имеются продольная и радиальная септы (рис. 10, E), причем у последнего рода радиальная септа закрытого типа (Kirsteuer, 1974). Такое устройство предполагает, что вместе с расщеплением продольной мускулатуры стенки тела произошло расщепление единой прецеребральной септы на две: радиальную, соединяющуюся с наружной продольной мускулатурой, и продольную, соединяющуюся с внутренней продольной мускулатурой. Это состояние напоминает смешанный тип прецеребральной септы, но отличается от него наличием четкой границы между радиальной и продольной септами. В роде *Paramphiporus* радиальная септа сохраняет первичный закрытый тип строения, у *Poseidonemertes* наблюдается частичная редукция радиальной септы (у *P. maslakovae* – до единичных мускульных волокон) (Чернышев, 2002б), в остальных родах, близких к *Poseidonemertes*, она полностью редуцируется и остается лишь внутренняя продольная септа (или расщепленная продольная мускулатура стенки тела).

Следует остановиться на септе пелагических немертин. Степень её развития различна – от хорошо развитой до едва выраженной (табл. XII, 2) (Сое, 1926). Полностью закрытая септа в группе *Pelagica*, по-видимому, не встречается: у всех изученных видов мускульные тяжи септы не образуют сплошной радиальной перегородки. В расположении мускульных волокон септы иногда наблюдается некоторая неупорядоченность: мускульные пучки могут распадаться на отдельные волокна или группы волокон, расходящиеся под разными углами (табл. XXI, 2). Септа может быть радиальной, полой и смешанной. У *Crassonemertes robusta* радиально-продольные волокна септы переплетаются с кольцевыми (табл. XII, 3). Наличие в септе кольцевых мускульных волокон представляет большой интерес, особенно для сторонников гипотезы Стиасни-Вайнгофф. Согласно Зенцу (Senz, 1997b), наличие кольцевой мускулатуры в септе – исходное состояние. Однако более вероятно, что у *C. robusta* кольцевые мускульные волокна сфинктера, окружающего заднюю часть ринходеума, переплелись с мускулатурой септы, создав некое подобие диафрагмы. У многих представителей семейств *Dinonemertidae* и *Planktonemertidae* s. l. септа представ-

лена малочисленными разрозненными волокнами. На поперечных срезах всех Armaueriidae дорсальная комиссура мозга как бы проходит сквозь стенку ринхоцеля (Чернышев, 1992б). Вероятно, таким образом происходит фиксация мозга относительно ринхоцеля, поскольку обычно эту роль выполняет прецеребральная септа, которая у Armaueriidae практически полностью редуцируется.

3.4.4.2. Форма и симметрия хобота. Почти все немертины имеют простой хобот, и только у гетеронемертин из родов *Gorgonorhynchus* (табл. XX, 1), *Panorhynchus*, *Polybrachiorhynchus* и *Dendrorhynchus* хобот разветвленный. Гибсон (Gibson, 1985b), базируясь на характере ветвления и строения хобота, выделяет 3 семейства – Gorgonorhynchidae, Panorhynchidae и Polybrachiorhynchidae. Учитывая, что принципиальных различий в ветвлении хобота у *Panorhynchus*, *Polybrachiorhynchus* и *Dendrorhynchus* нет (у этих родов имеется осевая часть хобота, от которой отходят ветви, в то время как у *Gorgonorhynchus* хобот имеет короткую осевую часть, которая затем дихотомически ветвится), мною было предложено объединить все три рода в единое семейство Panorhynchidae (Чернышев, 1995). Однако вычленение немертин с разветвленным хоботом из семейства Lineidae совершенно необоснованно с кладистической точки зрения, поскольку, во-первых, после подобной процедуры линеиды становятся парафилетической группой, а во-вторых, никаких других отличий горгоноринхид и паноринхид от линеид нет.

Симметрия хобота определяется расположением нервов, мускульных элементов и эпителиальных желез (включая псевдокниды). У вооруженных немертин передний отдел хобота обладает полирадиальной симметрией (табл. XX, 4, 5). Исключение составляет *Ototyphlonemertes valentinae*, у которого хобот имеет явное билатеральное строение из-за наличия особого железистого «утолщения» в эпителии и двух тяжей продольной мускулатуры (табл. XXIV, 7) (Чернышев, 2003а; Chernyshev, 2010). Среди невооруженных немертин полирадиальная симметрия хобота очень редка и характерна лишь для тех форм, у которых нет четко выраженных хоботных нервов и имеется только нервный плексус (например, *Baseodiscus*) (табл. XX, 6). Дорсовентральная дифференцировка эпителия хобота (распределение желез, псевдокнид, эпителиальных утолщений) характерна для большинства палеонемертин (*Callinera*, *Carinoma* и др.) (табл. XIX, 5), архинемертин (табл. XXIV, 8), губрехтиид и гетеронемертин.

Наиболее выраженная билатеральная симметрия наблюдается в хоботе видов рода *Callinera* (табл. X, 6; XV, 5), однако не на всех его участках, так как в передней части хобот имеет бирадиальное строение с тетрадиальным устройством наружного эпителия и продольной мускулатуры (табл. XV, 5; XVII, 5). Билатеральность задней части переднего отдела хобота каллинер обусловлена наличием особого стилеподобного аппарата, который впервые описал Каджихара (Kajihara, 2006) у *Callinera nishikawai*. Подобное образование было выявлено мною также у *Callinera zhirmunskyi*, *C. kasyanovi* (табл. XVII, 5), *Callinera* sp. (табл. XXIII, 2, 3), и, вероятно, свойственно большинству каллинерид. Как показали прижизненные наблюдения, эта структура является настоящим вооружением, и при выворачивании хобота занимает субтерминальное положение (табл. XXIII, 3) (Чернышев, 2009). Среди архинемертин явно билатеральное строение имеет хобот у видов из родов *Cephalotrichella* и *Balionemertes* (табл. XXIV, 8, 9), что обусловлено не столько строением эпителия, сколько положе-

нием нервов и валиков наружной продольной мускулатуры, с которыми связаны эпителиальные валики.

Дорсовентральная дифференцировка эпителия хобота у гетеронемертин является распространенным (если не преобладающим) состоянием. У некоторых видов вывернутый хобот имеет грибовидную форму благодаря более толстому эпителию («гребню») на одной из половин хобота (табл. XXIV, 6). Билатеральное строение хобота в этой группе также связано с неодинаковым строением дорсального и вентрального мускульных перекрестов или наличием только одного перекреста (табл. XXIV, 1).

Бирадиальная симметрия хобота известна у многих палеонемертин (табл. XV, 6; XIX, 6), а также у некоторых гетеронемертин. В обеих группах бирадиальность определяется отсутствием различий в строении эпителия и мускулатуры в дорсальной и вентральной половинах хобота и симметричным расположением хоботных нервов. Так, хобот *Carinoma mutabilis* по строению мускулатуры и расположению нервов имеет бирадиальное строение (табл. XXII, 5; XXV, 6), которое нарушается дорсовентральной дифференцировкой эпителия. У гетеронемертин непеременимыми условиями сохранения билатеральной симметрии также является одинаковое строение двух перекрестов (как это изображают многие авторы) или их отсутствие. Дорсовентральная дифференцировка эпителия в этой группе, по-видимому, имеется практически у всех видов с перекрестами в хоботе.

Определяя первичную симметрию хобота, следует обратить внимание на то, что нервы хобота у большинства немертин берут начало от вентральной комиссуры или вентральных ганглиев мозга в виде одной пары. Следовательно, пара хоботных нервов – исходное, плезиоморфное состояние, а их ветвление с образованием нескольких нервов – апоморфное состояние. Наличие двух одинаковых нервов предполагает только два типа симметрии – билатеральную или бирадиальную. Среди палео- и гетеронемертин мы находим оба типа симметрии хобота, причем у *Callinera* симметрия хобота различна в его передней и задней частях. По моему мнению, исходно передний отдел хобота обладал билатеральной симметрией благодаря дорсовентральной дифференцировке железистого эпителия. Такая дифференцировка наблюдается во всех группах невооруженных немертин и, вероятно, отражает различия в строении эпителия дорсальной и вентральной сторон головного отдела немертин, поскольку хобот произошел путем втягивания передней части головы. Усиление билатеральной симметрии переднего отдела хобота за счет дифференцировки мускульных слоев, безусловно, связано с его функциональными особенностями.

Невооруженные немертины захватывают и парализуют жертву при помощи хобота, который при выворачивании обвивает жертву винтовой спиралью и не дает ей вырваться. Образование такой спирали может быть обусловлено билатеральным строением эпителия и мускулатуры (прежде всего наличием неравных перекрестов). Хотя пока нет экспериментальных данных, но логично предположить, что эпителий с псевдокнидами должен располагаться внутри такой спирали, т. е. непосредственно контактировать с телом жертвы. Чем больше площадь контакта, тем труднее жертве высвободиться и тем быстрее в нее проникают токсины. Однако хобот немертин, как и многие подобные выворачивающиеся или невтяжные образования у других беспозвоночных (хоботки турбеллярий,

цестод и скребней, интроверт приапулид), в ходе эволюции может приобретать элементы радиальной симметрии.

Если опираться на принцип симметрии Пьера Кюри и принять, что симметрия среды накладывается на симметрию тела организма, то на симметрию хобота должна влиять не только внешняя (билатеральная) среда, но и внутренняя, в которой формируется хобот. Ринхоцель большинства немертин на поперечном сечении по форме приближается к кругу, т. е. формирует внутри себя радиально-симметричную среду, поэтому в строении хобота практически всех немертин в той или иной степени присутствуют элементы радиальной симметрии, которые могут усиливаться или ослабевать. У невооруженных немертин соотношение элементов билатеральной и радиальной симметрии разнообразны, хотя билатеральная обычно преобладает.

У вооруженных немертин эволюционные преобразования переднего отдела хобота происходят на фоне радиальной многолучевой симметрии. Причины этого видятся прежде всего в формировании стилетного отдела хобота с вооружением. Основная функциональная задача хобота *Eopola* – полностью вывернуться и нанести укол жертве, от которого она быстро погибает. Захват и удержание жертвы при помощи хобота не имеет столь важного значения, как у *Anopla*. Вероятно, при таком функционировании отпадает необходимость в сохранении билатеральных паттернов хобота – за исключением среднего (стилетного) отдела, в котором сохраняется билатеральная симметрия из-за расположения базиса «сбоку» от извергательного канала. Примечательно, что у полистилиферных немертин стилетный отдел хобота имеет более выраженную билатеральную симметрию (табл. XXI, 4), что связано с функциональными особенностями этого вооружения (см. ниже).

До сих пор нет определенности в положении базиса у *Monostilifera*: примыкает ли он к дорсальной или вентральной стенке *ductus ejaculatorius*. Определить это на срезах или живом материале проблематично из-за многочисленных изгибов хобота внутри влагалища. Если опираться на рисунок Гернера (Gerner, 1969), изобразившего схему сагиттального разреза *Ototyphlonemertes americana* (вида с чрезвычайно коротким хоботом), то базис примыкает к вентральной стенке канала. У другого вида с коротким хоботом, *Ototyphlonemertes dolichobasis*, базис примыкает к дорсальной стенке (Kajihara, 2007a).

3.4.4.3. Железистый эпителий хобота. Железистый (или наружный) эпителий хобота покрывает наружную поверхность вывернутого хобота и состоит из железистых, а также сенсорных клеток. Последние представляют собой тактильные ресничные клетки (Montalvo et al., 1996) (табл. XXIII, 8). Среди желез особый интерес представляют клетки, содержащие псевдокниды (табл. XXIII, 7). Псевдокниды по своему строению напоминают нематоцисты *Cnidaria* и, по видимому, служат для удержания жертвы и создают множественные микроскопические отверстия на ее поверхности, через которые затем проникают токсины, вырабатываемые эпителиальными железами (Jennings, Gibson, 1969). Наличие псевдокнид, по мнению Турбевилля (Turbeville, 1991), может быть синапоморфией *Anopla* (у *Eopola* их нет). В дальнейшем он выдвинул две новых гипотезы (Turbeville, 2006): 1) псевдокниды возникли у предков немертин, но редуцировались у гоплонемертин и кариномид; 2) псевдокниды независимо возникли у *Pilidiophora* и группы *Cephalotrichidae*+*Tubulanidae* s.l. Более правдоподобной является первая гипотеза.

Строение псевдокнид у немертин из разных групп различается некоторыми деталями (Turbeville, 2006). Крупные и сложно устроенные псевдокниды характерны для архинемертин и губрехтиид (табл. XXIII, 7). Однако использование этого признака в таксономических целях преждевременно, т. к. на ультраструктурном уровне изучен хобот лишь у нескольких видов.

В эпителии хобота немертин были выявлены секреторные образования, именуемые рабдитами или рабдоидами (табл. XXIII, 4) (Brinkmann, 1917b; Coe, 1926; Stiasny-Wijnhoff, 1936; Kirsteuer, 1977; Stricker, Cloney, 1983; Turbeville, 1991). По своей ультраструктуре они более похожи на рабдоиды плоских червей, но в отличие от последних имеются только в хоботе, хотя Ку (Coe, 1926) пишет об их обнаружении в эпителии *Pelagonemertes brinkmanni*. Неясно, имеются ли рабдоиды у всех немертин или же только в определенных группах.

Интерес представляет расположение различных желез в эпителии: у всех вооруженных немертин они сосредоточены равномерно по всей окружности, в то время как у большинства гетеро- и палеонемертин распределение разных типов желез подчинено билатеральной симметрии хобота. У гоплонемертин железы сосредоточены в эпителиальных папиллах конической, пальцевидной или бородавчатой формы (табл. XXIII, 5, 6). У невооруженных немертин папиллы в хоботе не выражены (вместо них у некоторых гетеронемертин, а также у *Cephalotrichella* и *Balionemertes* имеются эпителиальные гребни), поэтому наличие папиллярного эпителия можно считать синапоморфией гоплонемертин. Форма папилл, а также их отсутствие-наличие используется в систематике только одной группы гоплонемертин – рода *Ototyphlonemertes* (Envall, Norenburg, 2001).

Необходимо отметить обнаружение у некоторых гетеронемертин (*Hinumanemertes*, *Uchidana*, *Baseodiscus*) в железистом эпителии мелких стилетоподобных структур (Iwata, 1967, 1970; Schwartz, 2009). Безусловно, все эти структуры возникли независимо от вооружения Ecnopla, но могут демонстрировать начальные этапы формирования вооружения. У гетеронемертины *Heteroenopleus enigmaticus* эпителий хобота снабжен крупными кутикулярными крючковидными образованиями – парастилетами (Wern, 1998).

В хоботе *Malacobdella* имеются глубоко погруженные субэпителиальные железы (Riepen, 1933; Magarlamov, Chernyshev, 2010). Это уникальная апоморфия данного рода.

3.4.4.4. Мускулатура хобота. Хобот немертин состоит из нескольких слоев мышц, из которых наружными считают те, которые располагаются под железистым эпителием. Стиасни-Вайнгофф (Wijnhoff, 1914; Stiasny-Wijnhoff, 1923a) впервые обратила внимание на то, что расположение мускульных слоев хобота может иметь большое значение в систематике немертин, хотя и до её работ некоторые авторы отмечали различия в строении хобота у разных семейств и родов. Однако проблема гомологии мускульных слоев в хоботе разных немертин в работах Вайнгофф была рассмотрена недостаточно аргументировано.

Норенбург (Norenburg, 1993) предложил новую типологию мускульных слоев хобота, которую следует признать более удачной по сравнению с аналогичными классификациями Вайнгофф (Wijnhoff, 1914), Фридриха (Friedrich, 1935) и Гибсона (Gibson, 1985b). Норенбург вполне обоснованно полагал, что необходимо обращать внимание на положение слоев относительно неврального плексуса. Гипотеза о стационарности нервов в хоботе может быть применена

только к невооруженным немертинам (у *Eopla* имеет место погружение нервов в продольную мускулатуру хобота). Однако даже у *Anopla* возможно погружение нервов. Так, у *Carinoma* sp. обнаружена пара дополнительных, погруженных нервов (табл. XIX, 5), положение которых аналогично таковому у нервов *Eopla*.

Схемы Норенбурга нуждаются в некоторой корректировке по меньшей мере относительно двух слоев – внутренней кольцевой и диагональной мускулатуры. Наиболее сложным в изучении является слой внутренней кольцевой мускулатуры, которую Норенбург называет эндотелиальной, поскольку она располагается под эндотелием. На ультраструктурном уровне эндотелий изучен у гетеронемертин *Riseriellus occultus* (Montalvo et al., 1998) и *Malacobdella grossa* (Magarlamov, Chernyshev, 2010): у обоих видов эндотелий представляет слой миоэпителиальных клеток, миофибриллярная часть которых образует эндотелиальную кольцевую мускулатуру. Скорее всего, внутренняя кольцевая мускулатура хобота немертин имеет целотелиальное происхождение (эндотелий хобота является целотелием – Turbeville, Rupert, 1985) и не обособлена от эндотелия.

Введение признака наличие-отсутствие внутренней кольцевой мускулатуры отдельно от других признаков, связанных с хоботом, было обосновано для *Pilidiophora* (Schwartz, Norenburg, 2001), хотя на обычных срезах затруднительно определить полное отсутствие этой мускулатуры. Более надежно выявление эндотелиальной мускулатуры методами конфокальной лазерной микроскопии, используя окраску фаллоидином. Наши исследования показали, что у всех изученных немертин в хоботе имеется внутренняя кольцевая мускулатура (табл. XXII, 1, 2, 5, 6) (Chernyshev, 2010). Только у *Carinina* sp. эта мускулатура не развита в передней части переднего отдела хобота (табл. XXII, 3). У архинемертин эндотелиальная мускулатура очень тонкая, часто едва заметная. У моностилиферных немертин кольцевой эндотелиальной мускулатуры нет в области бульбуса (здесь развита диагональная мускулатура) (табл. XXV, 3), в то время как у *Polystilifera* она имеется на всем протяжении среднего отдела (табл. XXV, 1). Внутренняя кольцевая мускулатура наиболее хорошо развита у *Baseodiscidae* (табл. XX, 9), *Cratenemertidae* и *Polystilifera* (табл. XX, 2), при этом создается впечатление, что она обособлена от эндотелия, хотя на самом деле это не так. У гетеронемертин эндотелиальная мускулатура развита в разной степени, но нами не обнаружено ни одного вида, у которого она отсутствовала хотя бы на отдельных участках хобота. Эти данные позволяют усомниться в целесообразности выделения родов *Aetheorhynchus* и *Mixolineus* в особое семейство *Mixolineidae* (Gibson, 1985b) на том основании, что у них в хоботе есть внутренняя кольцевая мускулатура. Возможно, дальнейшие исследования позволят выявить гетеронемертин, у которых внутренняя кольцевая мускулатура обособлена от миоэндотелиальных клеток, и только тогда наличие или отсутствие субэндотелиальных кольцевых мышц может использоваться в таксономических построениях.

О диагональной мускулатуре в хоботе было известно крайне мало: она была описана у гетеронемертин из родов *Valencinia* и *Valencinura* (см. Norenburg 1993) и найдена у некоторых *Baseodiscus* (Punnett, 1900b; Schwartz, 2009). Рипен (Riepen, 1933) отмечает наличие диагональной мускулатуры у *Malacobdella grossa*, однако, по нашим данным, у этого вида волокна продольной мускулатуры переплетаются друг с другом (табл. XXII, 6), и местами они ориентированы настолько косо, что на поперечных срезах это может создать иллюзию наличия диагональных мышечных волокон (Magarlamov, Chernyshev, 2010). Сходное пе-

реплетение продольной мускулатуры выявлено нами в заднем отделе некоторых гетеронемертин (табл. XXV, 5), а также в переднем бульбовидном отделе *Cari-nomella cf. lactea* (табл. XXII, 4). У *Micrura kulikovae* переплетения отмечены не только в заднем, но и в переднем отделе (Chernyshev, 2010). Локальные переплетения продольной и наружной кольцевой мускулатуры описаны в хоботе *Xenonemertes* (Gibson, 1983).

Настоящая диагональная мускулатура выявлена нами практически у всех изученных палео-, архи- и гетеронемертин (Chernyshev, 2010) (рис. 16 А–D, F–I; табл. XXII, 7–10). Она располагается между наружной кольцевой и продольной (у гетеронемертин – внутренней продольной) мускулатурой, но у *Hubrechtella juliae* местами (пока неясна протяженность таких участков, и, по-видимому, они составляют большую часть хобота) наружная кольцевая мускулатура отсутствует, т.е. диагональная мускулатура залегает под эпителием. У *Baseodiscus* хобот не имеет наружной кольцевой мускулатуры, поэтому диагональная мускулатура располагается между слоями наружной продольной и внутренней кольцевой мускулатуры (табл. XXII, 9, 10). Диагональная мускулатура обычно состоит из пересекающихся волокон, которые образуют «решетку» и более упорядочены (табл. XXII, 7, 8), чем в стенке тела. Некоторая неупорядоченность наблюдалась лишь у *Carinina* sp. (табл. XXII, 3). У *Callinera* sp. диагональные мышцы не образуют решетки – они мощно развиты только в четвертом регионе хобота, образуя подобие «муфты» (табл. XXIV, 3).

У гетеронемертин диагональная мускулатура связана с перекрестами хобота: последние представляют собой зону, где пересекаются два слоя диагональных мышц разного направления (рис. 16, I; табл. XXIV, 1, 2, 4). Но у некоторых гетеронемертин диагональная мускулатура имеет типичное (т.е. решетчатое) строение. Так, у *Baseodiscus*, у которых нет перекрестов, диагональная мускулатура образует толстый слой, почти не отличимый на поперечных срезах от кольцевой мускулатуры (табл. XXII, 10). У *Micrura kulikovae* диагональная мускулатура также имеет решетчатое строение (Chernyshev, 2010), и у этой немертины, как и у базодискусов, нет перекрестов. В заднем отделе хобота гетеронемертин, как и других немертин, диагональных мышц нет.

У вооруженных немертин диагональная мускулатура отсутствует в переднем отделе хобота (рис. 16, E). Исключение составляет лишь *Ototyphlonemertes valentinae*, хобот которой имеет билатеральное строение, в том числе из-за наличия непересекающихся диагональных волокон (рис. 16, H; табл. XXIV, 7) (Chernyshev, 2010).

У *Polystilifera* диагональная мускулатура отсутствует на всем протяжении хобота, в то время как у моностилиферных гофлонемертин она развита в бульбусе среднего отдела (табл. XXV, 3).

С учетом полученных данных можно выделить следующие основные типы расположения мускульных слоев в хоботе относительно друг друга, железистого эпителия (жэ), нервов или нервного плексуса (нп) (наличие внутренней кольцевой мускулатуры априорно принимается для всех видов):

1) жэ – нп – наружная кольцевая мускулатура (КМ) – диагональная мускулатура (ДМ) – продольная мускулатура (ПМ) – внутренняя КМ (рис. 16, А) (палео- и архинемертины, многие гетеронемертины; такой тип строения хобота следует считать исходным для немертин);

2) жэ – нп – наружная кольцевая ПМ – ДМ – внутренняя КМ (рис. 16, В) (*Baseodiscus*);

3) жэ – наружная ПМ – нп – наружная КМ – ДМ – внутренняя ПМ – внутренняя КМ (рис. 16, С) (многие гетеронемертины, архинемертины *Cephalotrichella* и *Balionemertes*);

4) жэ – наружная ПМ – нп – внутренняя ПМ – (?ДМ) – внутренняя КМ (рис. 16, D) (*Cephalomastax brevis*). Расположение диагональной мускулатуры для *Cephalomastax* неизвестно (Iwata, 1957), поэтому изображается по аналогии с *Baseodiscus*. Вероятно, к этому же типу следует отнести хобот *Valencinia longirostris*;

5) жэ – наружная КМ – наружная ПМ – нп – внутренняя ПМ – внутренняя КМ (рис. 16, E) (вооруженные немертины).

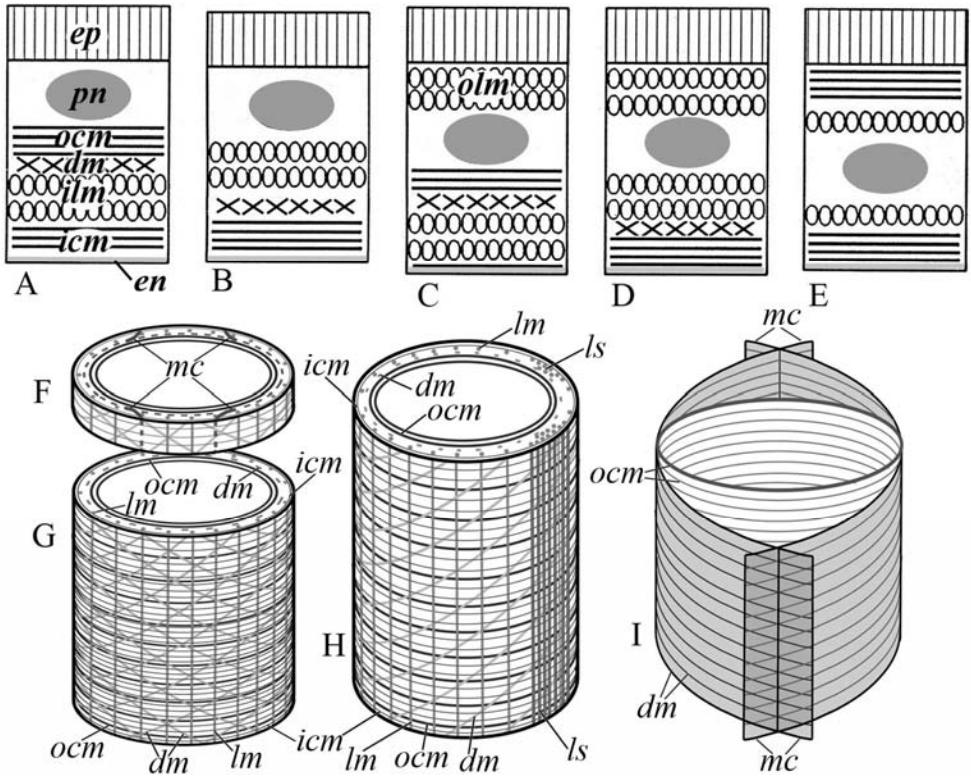


Рис. 16. Схемы расположения мускульных слоев в хоботе (А–Е - поперечные срезы, F–I – реконструкции): А, G – «палеотип», В – *Baseodiscus*, С, I – большинство Heteronemertea, D – *Cephalomastax*, E – Hoplonemertea, F – *Carinoma*, H – *Ototyphlonemertes valentinae*. Сокращения: dm – диагональная мускулатура, ep – эпителий, en – эндотелий, icm – внутренняя кольцевая мускулатура, ilm – внутренняя продольная мускулатура, lm – продольная мускулатура, ls – продольный тяж, mc – мускульные перекресты, ocm – наружная кольцевая мускулатура, olm – наружная продольная мускулатура, pn – нерв хобота.

Безусловна гомология субэпителиальной кольцевой мускулатуры у всех немертин, которая у невооруженных немертин располагается под невральным плексусом (или нервами), а у многих гетеронемертин – под слоем наружной

продольной мускулатуры. Расположенная под наружной кольцевой мускулатурой продольная мускулатура также, по-видимому, гомологична в разных группах. Хобот *Baseodiscus*, *Cephalomastax*, *Poliopsis*, *Riserius*, а также *Callineridae* (часть переднего отдела) лишен субэпителиальной кольцевой мускулатуры, но поскольку нервный плексус расположен над или внутри единственного слоя продольной мускулатуры, логично предположить, что этот слой соответствует внутренней продольной мускулатуре других немертин. Однако у *Baseodiscus* слой диагональной мускулатуры располагается под единственным слоем продольной мускулатуры (рис. 16, В), поэтому не исключено, что у видов этого рода диагональная мускулатура не гомологична таковой у других гетеронемертин.

Наружная продольная мускулатура независимо возникла в двух группах: у гетеронемертин и у архинемертин (роды *Balionemertes* и *Cephalotrichella*). Неоднократность появления (или редукции) этого слоя у гетеронемертин подтверждается ее отсутствием как в низших, так и в эволюционно продвинутых родах. Наружная продольная мускулатура обычно образует сплошной слой, но может группироваться в отдельные пучки или ленты (табл. XXIV, 2, 8, 9) и быть развитой только у нервов хобота (табл. XXIV, 5). У *Cephalomastax brevis*, *Valencinia longirostris* и гоппонемертин нервный плексус находится между двумя слоями продольной мускулатуры.

Норенбург (Norenburg, 1993) склонен считать положение нервного плексуса стационарным, поэтому наружная продольная мускулатура рассматривается им в качестве отдельного слоя во всех случаях, когда она находится снаружи нервного плексуса. Однако можно допустить, что в некоторых группах нервный плексус разделяет некогда единый слой внутренней продольной мускулатуры, в который он погрузился. Такой сценарий принимается нами по крайней для вооруженных немертин. Для этой группы, если принять гипотезу Норенбурга, придется признать возникновение не только дополнительного слоя наружной продольной мускулатуры, но еще и нового слоя наружных кольцевых мышц, что кажется сомнительным. Тем не менее следует отметить, что продольная мускулатура над и под нервным плексусом у некоторых гоппонемертин может различаться вторичной структурой (табл. XX, 2), что косвенно указывает на функциональные различия этих двух субслоев. В описании мускулатуры хобота гоппонемертин вполне уместно использовать терминологию Норенбурга, что мы и будем делать в дальнейшем.

У некоторых немертин отмечены различия в распределении мускульных слоев в разных частях переднего отдела хобота. Особый интерес представляет региональная дифференцировка хобота у палеонемертин из родов *Callinera* и *Carinomella*. Так, в частности, передний отдел хобота *Callinera* состоит из 4–5 различных по своему строению частей (Чернышев, 2002a; Bergendal, 1900b; Kajihara, 2006; Chernyshev, 2008): в одних имеется наружная кольцевая мускулатура, в других – ее нет, а продольная мускулатура разделена на валики. Во всех случаях подобных дифференцировок встает вопрос, строение какой из частей необходимо брать в качестве основы для таксономических построений и филогенетического анализа? Согласно Гибсону, у гетеронемертин «основным» считает регион с максимальным числом мускульных слоев (Gibson, 1985b).

Стиасни-Вайнгофф (Wijnhoff, 1914; Stiasny-Wijnhoff, 1923a) высказала гипотезу, согласно которой строение хобота в какой-то мере отражает строение стенки тела. Действительно, у многих гетеронемертин хобот, как и стенка тела,

имеет два слоя продольной мускулатуры. Можно было бы предложить, что, закладываясь как впячивание переднего конца, хобот «копирует» расположение мускульных слоев и нервов. Однако у тех же гетеронемертин многие виды имеют один слой продольной мускулатуры в хоботе, а у архинемертин нервы хобота располагаются субэпителиально, а не интрамускулярно.

По моему мнению, эволюционные преобразования хобота «отражают» изменения в строении стенки тела с некоторым «опозданием». Так, у архинемертин мозг и боковые нервные стволы уже погружены в продольную мускулатуру, а в хоботе нервы занимают еще субэпителиальное положение. У *Eopora* мозг и нервы погружены под продольную мускулатуру, в то время как нервы хобота располагаются в продольной мускулатуре. У большинства (если не всех) гетеронемертин и гоппонемертин в хоботе имеется внутренняя кольцевая мускулатура, однако в стенке тела аналогичный слой подвергается редукции. Реже наблюдаются и «опережения»: наличие валиков наружной продольной мускулатуры в хоботе архинемертин *Cephalotrichella* и *Balionemertes* (Sundberg et al., 2003; наши данные) (табл. XXIV, 8, 9), редукция диагональной мускулатуры у гоппонемертин. Поскольку морфология хобота более разнообразна, чем строение стенки тела, логично предположить, что многие эволюционные преобразования хобота все же носят автономный характер.

3.4.4.5. Перекресты хобота. Перекрестами в хоботе называют пару мускульных тяжей, соединяющих наружную кольцевую мускулатуру с внутренней кольцевой (табл. XXIV, 2) или близко подходящих к эндотелию. Перекрест может быть типичным (X-образным), а может быть «разомкнутым» (V-образным) (табл. XXIV, 1). В последнем случае «ветви» перекреста могут находиться рядом, а могут быть значительно удалены друг от друга. Обычно перекрестов два, реже – один. Проведенные нами исследования на нескольких видах гетеронемертин показали, что перекресты состоят из диагональных мускульных волокон (рис. 16, I), которые не переходят в эндотелиальную мускулатуру, хотя близко к ней подходят (табл. XXIV, 2, 5). В каждой «ветви» перекреста диагональная мускулатура имеет только одно направление; перекрещиваются они только в области пересечения «ветвей» (рис. 16, I; табл. XXIV, 4).

Нельзя обойти вниманием тот факт, что перекресты имеются в стенке тела многих палеонемертин и некоторых гетеронемертин (см. выше). Возможно, здесь мы еще раз сталкиваемся с феноменом «отражения» в морфологии хобота общего плана строения стенки тела, причем это отражение происходит с некоторым «опозданием», поскольку перекресты в хоботе известны лишь у гетеронемертин, губрехтииды *Hubrechtella ijimai* (Kajihara, 2006) и кариномид. Перекресты в хоботе кариномид были описаны у *Carinoma armandi* (Bergendal, 1903b), однако их строение оставалось неясным. У изученной нами немертины *C. mutabilis* выявлено 4 «перемычки» (рис. 16 F; табл. XXII, 5), которые состоят из диагональной мускулатуры и формируют, таким образом, два «разомкнутых» перекреста.

Если наличие-отсутствие перекрестов в стенке тела используется лишь при разграничении видов, то наличие-отсутствие перекрестов в хоботе – признак родового уровня (Gibson, 1985b). При наличии одного перекреста в хоботе необходимо установить его положение, однако никто из немертинологов не делал различий между двумя разными состояниями: один вентральный перекрест (например, род *Kirsteueria*) или один дорсальный перекрест (род *Flaminga*). В ряде

случаев перекресты редуцируются до соединительно-тканной прослойки, которую не все авторы считают перекрестом (например, один из перекрестов у *Cephalurichus antarcticus*).

3.4.4.6. Нервная система хобота. Можно выделить следующие типы нервной системы хобота: 1) пара боковых нервов (большинство палеонемертин) (табл. XIX, 6); 2) группа боковых нервов, из которых пара крупнее других (*Carinota* и многие гетеронемертины) (табл. XXV, 6); 3) радиально расположенные нервы (гоплонемертины) (табл. XX, 4, 5); 4) нервный плексус без выраженных нервов (*Hubrechtiiidae* s.l. и некоторые гетеронемертины). Поскольку нервная система в хоботе практически у всех немертин происходит от пары нервов, берущих свое начало от вентральной комиссуры или вентральных ганглиев мозга, то логично предположить, что именно пара не связанных нервов – исходное плезиоморфное состояние. Подобное состояние свойственно прежде всего палеонемертинам, а у гетеронемертин может встречаться лишь в самой передней части хобота. В ходе эволюции произошло образование нервного плексуса и последующее увеличение числа нервов. У большинства гетеронемертин нервы еще сохраняют исходное бирадиальное расположение (даже если их более одной пары), в то время как у гопплонемертин нервы всегда располагаются строго в соответствии с полирадиальной симметрией. Нервный плексус без выраженных нервов описан для ряда палео- и гетеронемертин, но, по-видимому, в чистом виде встречается редко. Использование антител против серотонина позволило нам установить, что в «плексусной» нервной системе хобота *Baseodiscus delineatus* имеются радиально расположенные нервы (табл. XXV, 7), что придает им сходство с нервной системой гопплонемертин. На гистологических срезах эти нервы незаметны (табл. XX, 6). У гопплонемертин нервный плексус сохраняется в виде перемычек между нервами (табл. XXV, 8).

Число нервов используется в видовой систематике Ecnorhiza и составляет от 7 до 36. У некоторых видов оно варьирует, что особенно характерно для Polysyllifera и Cratenemertidae, но у многих немертин является более или менее стабильным. Так, у большинства видов рода *Tetrastemma* и *Oerstedia* в хоботе 10 нервов. В пределах рода *Prostoma* число нервов варьирует от 9 до 12, но стабильно для каждого вида. У видов рода *Amphiporus* хобот с 9–18 нервами, причем видов со стабильным числом практически неизвестно. Как самое большое, так и самое маленькое число нервов описано у представителей Pelagica. У мелких пелагических немертин, таких как армауерииды и пелагонемертиды, хобот не более чем с 16–18 нервами, в то время как у крупных динонемертид и планктонемертид число нервов превышает 20. По всей видимости, в эволюции вооруженных немертин чаще наблюдалась олигомеризация и стабилизация числа нервов. Предки вооруженных немертин, скорее всего, имели большое число нервов (как, например, у *Baseodiscus*), что могло быть следствием распада единого нервного плексуса на множество нервов, т.е., по терминологии Догеля (1954), произошла множественная закладка. В дальнейшем имело место уменьшение числа нервов до 10–14, однако у пелагических немертин увеличение размеров тела (и хобота) могло привести и к полимеризации хоботных нервов. Формирование неупорядоченного нервного плексуса наблюдается в передней части хобота *Malacobdella* (табл. XXV, 9), хотя в остальной части хобота нервы отчетливо выражены (Magarlamov, Chernyshev, 2010).

Положение хоботных нервов относительно мускульных слоев рассматривалось выше. Здесь лишь отметим, что у гоппонемертин плексус между нервами разделяет продольную мускулатуру на наружный и внутренний слой. При этом нервы всегда контактируют с внутренней кольцевой мускулатурой (табл. XX, 2, 4, 5). Это позволяет отличить настоящие нервы хобота от утолщений соединяющего его плексуса. Подобные «вторичные» (Сое, 1926) или «маленькие» (Короткевич, 1955,) нервы известны у ряда пелагических немертин (табл. XX, 5).

В хоботе у некоторых Reptantia имеются субэпителиальные нервы (Gibson, 1983; наши данные) (табл. XX, 2), которые можно рассматривать как остатки непогруженной нервной системы, связанные с сенсорными клетками железистого эпителия. Используя антитела против катехоламинов, мы выявили сходные нервы в хоботе *Paranemertes peregrina*.

3.4.4.7. Средний отдел хобота и вооружение. Средний отдел хобота имеется у всех вооруженных немертин. Долгое время считалось, что его нет у видов рода *Malacobdella*, однако нами рудиментарный средний отдел без вооружения был выявлен у *M. grossa* (фототабл XXIII, 1) (Magarlamov, Chernyshev, 2010). У других вооруженных немертин средний отдел обычно состоит из стилетной части и бульбуса (или баллона). В стилетной части находится вооружение, состоящее из базиса, одного (рис. 17, А; табл. XXVI, 2–9) или многих центральных стилетов (рис. 18, А; табл. XXI, 5) и карманов с запасными стилетами. Обычно бульбус соединяется с передним отделом при помощи *ductus ejaculatorius* (рис. 17, А; табл. XXVI, 4, 5), который проходит непосредственно около базиса. Предполагается, что при помощи этого канала токсин поступает из бульбуса к центральному стилету (Stricker, 1985). У Polystilifera выраженного *ductus ejaculatorius* нет (табл. XXV, 2). Базис окружен особым футляром (Stricker, 1985), который на световом микроскопе выглядит прозрачным (табл. XXVI, 2), а на глицериновых препаратах обычно не виден.

У Polystilifera стилетный отдел практически не обособлен от переднего отдела хобота (рис. 18, С; табл. XXI, 1; XXV, 1), диафрагма развита слабо, бульбус не столь объемный, как у Monostilifera, имеет эндотелиальную кольцевую, но лишен диагональной мускулатуры, нервы располагаются также, как и в переднем отделе. Среди моностилиферных немертин сходное строение среднего отдела (кроме вооружения) имеют пелагические кратенемертиды (*Korotkevitschia* и *Achoronemertes*) (рис. 17, Е) (Chernyshev, 2005; Crandall, 2006), но у них нет бульбуса. У некоторых симбиотических Monostilifera (например, у *Gononemertes*), а также у солоноватоводной *Sacconemertella* (Iwata, 1970) средний отдел частично редуцирован. У подавляющего большинства моностилиферных немертин средний отдел обособлен от переднего и заднего отделов, имеет развитые стилетную часть и бульбус, которые разделены диафрагмой (рис. 17, А; табл. XXV, 3; XXVI, 4, 5). Бульбус при этом имеет диагональную мускулатуру, но лишен эндотелиальной кольцевой мускулатуры. У некоторых *Ototyphlonemertes* бульбус в несколько раз длиннее стилетного отдела (рис. 17, В), что используется в систематике этого рода.

В отличие от Polystilifera, у Monostilifera строение стилетной части отличается от строения переднего отдела хобота: нет папиллярного железистого эпителия, мощно развита радиальная мускулатура, связанная с базисом (табл. XXV, 4), есть *ductus ejaculatorius*. У Reptantia и Monostilifera в среднем отделе имеются погруженные в мускулатуру ацидофильные железы. Сходные (и, возможно, го-

мологичные) железы, но уже в переднем отделе хобота, описаны у *Malacobdella grossa*. У *Pelagica* субэпителиальные железы, вероятно, не развиты – по крайней мере, их не удалось найти у изученных мною видов, нет о них сведений у Бринкманна (Brinkmann, 1917b), однако о них упоминает Коу (Coe, 1926). Не обнаружены эти железы у архаичной полистилиферной немертины *Sibogonemertes weberi* (Stiasny-Wijnhoff, 1923b, 1936). Утверждение о том, что у пелагических Polystilifera базис находится на видоизмененной папилле (Stiasny-Wijnhoff, 1923b, 1936), едва ли соответствует действительности (см. Коу, 1926). Как у *Pelagica* (табл. XXI, 3, 4), так и у *Reptantia* (табл. XXV, 2) базис крепится к одной из стенок хобота при помощи радиальных мышц.

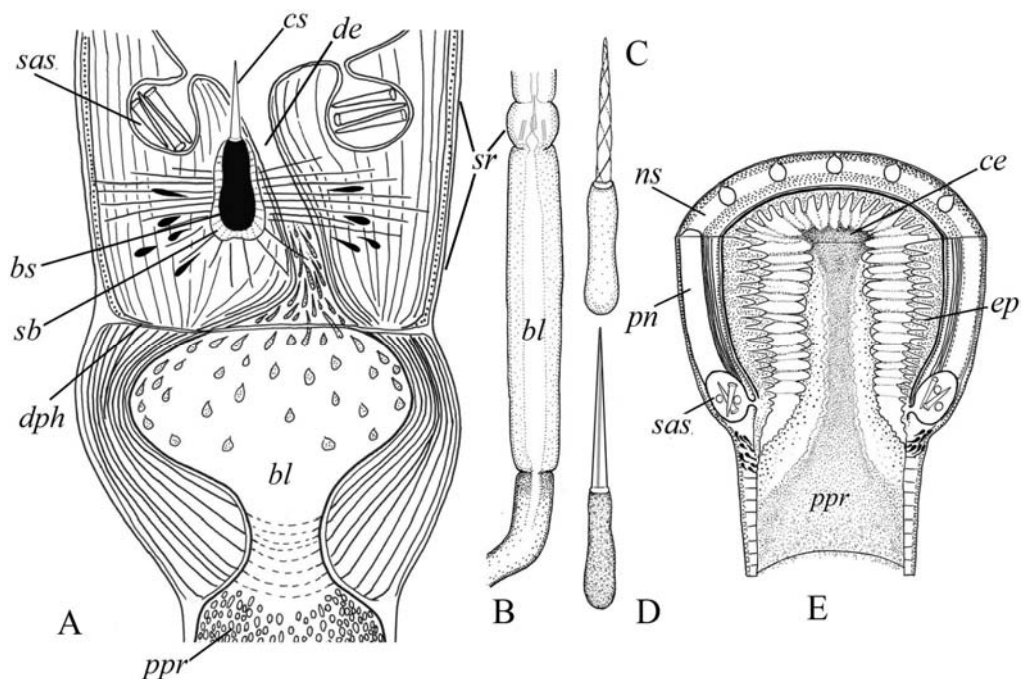


Рис. 17. Строение среднего отдела хобота и вооружения у Monostilifera: А – средний отдел *Tortus tokmakovae*; В, D – средний отдел и вооружение *Ototyphlonemertes nikolai*; С – вооружение *O. valentinae*; Е – средний отдел *Korotkevitschia pelagica*. Сокращения: bl – бульбус, bs – базис, ce – скопления экстрацеллюлярного материала, cs – центральный стилет, de – ductus ejaculatorius, dph – диафрагма, ep – железистый эпителий, ns – нервальная прослойка, pn – нервы хобота, ppr – задний отдел хобота, sas – карманы с запасными стилетами, sb – диафрагма базиса, sr – стилетный отдел.

В отличие от Polystilifera, у Monostilifera строение стилетной части отличается от строения переднего отдела хобота: нет папиллярного железистого эпителия, мощно развита радиальная мускулатура, связанная с базисом (табл. XXV, 4), есть ductus ejaculatorius. У *Reptantia* и *Monostilifera* в среднем отделе имеются погруженные в мускулатуру ацидофильные железы. Сходные (и, возможно, гомологичные) железы, но уже в переднем отделе хобота, описаны у *Malacobdella grossa*. У *Pelagica* субэпителиальные железы, вероятно, не развиты – по крайней мере, их не удалось найти у изученных мною видов, нет о них сведений у

Бринкманна (Brinkmann, 1917b), однако о них упоминает Ку (Coe, 1926). Не обнаружены эти железы у архаичной полистилиферной немертины *Sibogonemertes weberi* (Stiasny-Wijnhoff, 1923b, 1936). Утверждение о том, что у пелагических Polystilifera базис находится на видоизмененной папилле (Stiasny-Wijnhoff, 1923b, 1936), едва ли соответствует действительности (см. Coe, 1926). Как у *Pelagica* (табл. XXI, 3, 4), так и у *Reptantia* (табл. XXV, 2) базис крепится к одной из стенок хобота при помощи радиальных мышц.

Особо следует остановиться на вооружении хобота. Обычно оно состоит из трех основных компонентов – базиса, центрального стилета (или стилетов) и карманов с запасными стилетами (рис. 17, А, 18, С). Среди вооруженных немертин вооружение полностью отсутствует лишь у рода *Malacobdella*. Вооружение частично редуцировано у симбиотических немертин из рода *Gononemertes*, а также у свободноживущей *Sacconemertella lutulenta*.

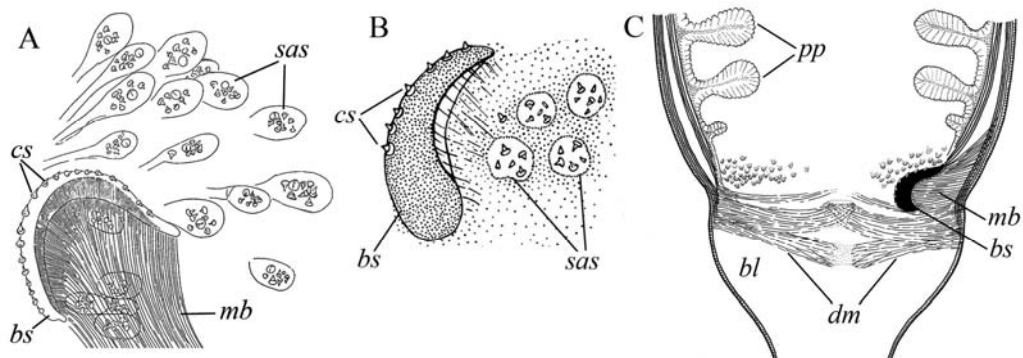


Рис. 18. Полистилиферное вооружение: А – *Paradrepanophorus crassus* (по: Hubrecht, 1879); В – *Pelagonemertes brinkmanni* (по: Coe, 1926); С – *Drepanophoridae* gen. sp. (средний отдел на продольном срезе, ориг.). Сокращения: bl – бульбус, bs – базис, cs – центральные стилеты, dm – мускулатура диафрагмы, mb – мускулатура базиса, pp – эпителиальные папиллы, sas – карманы с запасными стилетами.

Начиная с Бринкманна (Brinkmann, 1917a, b) принято различать полистилиферное и моностилиферное вооружение. В первом случае серповидный или уплощенно-удлиненный базис несет несколько короткоконических (возможно – немного уплощенных) стилетов. У моностилиферного вооружения базис варьирует от овального до цилиндрического и несет только один игловидный стилет. Поскольку стилетный отдел у ряда полистилиферных немертин развит слабее, чем у моностилиферных, полистилиферное вооружение обычно рассматривается как эволюционно примитивное. Однако многими авторами была упущена важная деталь строения полистилиферного вооружения – расположение стилетов на базисе. На самом первом рисунке полистилиферного вооружения (Quatrefages, 1846, Pl. 10, fig. 7) видно, что стилеты ориентированы не перпендикулярно поверхности базиса, а направлены вперед. На более детальном рисунке Губрехта (Hubrecht, 1887, p. 16, fig. 1) стилеты ориентированы вдоль касательной к поверхности базиса (рис. 18, А). Бюргер (Bürger, 1897–1907) рисовал стилеты либо под углом 30–45° к поверхности базиса, либо почти перпендикулярно ей. Бринкманн (Brinkmann, 1917b) и Ку (Coe, 1926) изображали вооружение пелагических немертин с перпендикулярно ориентированными стилетами (рис. 18, В).

Кирштойер (Kirsteuer, 1973) проводит реконструкцию вооружения *Curranemertes natans*, на которой стилеты также ориентированы перпендикулярно. У трех изученных мною видов рептантных немертин стилеты на базисе располагались так, как это изобразил Губрехт. При этом стилеты направлены в сторону наиболее тонкой (передней) части базиса, на которой находятся мелкие (стертые) стилеты (Чернышев, 2009) (табл. XXI, 5). По моему мнению, такое расположение стилетов свойственно всем полистилиферным немертинам, поскольку только оно объясняет механизм действия их вооружения в процессе атаки. Ошибки в реконструкциях, вероятно, связаны с тем, что у фиксированных особей стилеты обычно разрушаются.

При выворачивании хобота базис полистилиферного вооружения поворачивается не менее чем на 90° относительно продольной оси хобота. По моим наблюдениям, в полностью вывернутом состоянии передний кончик хобота с вооружением движется «вверх-вниз» в плоскости базиса и его стилетов (Чернышев, 2009). Это означает, что полистилиферное вооружение при атаке совершает скребущие движения, проделывая в покровах жертвы разрез. При таком движении положение стилетов вдоль плоскости базиса представляется наиболее эффективным (перпендикулярное расположение привело бы к утрате части стилетов). Однако при этом передние стилеты должны стачиваться, и, судя по наличию очень большого числа карманов с запасными стилетами (до 20), процесс разрушения и замены стилетов происходит довольно быстро. Передняя часть полистилиферного базиса, по всей видимости, подвергается медленной деструкции, а его задняя часть формирует новую поверхность для запасных стилетов. Такая конструкция в чем-то напоминает радулу мешкоязычных заднежаберных моллюсков (*Ascoglossa*).

Моностилиферное вооружение устроено принципиально иначе: при атаке оно лишь немного выдвигается вперед, в результате чего единственный стилет наносит колотую рану. Соответственно, по-разному устроена мускулатура, связанная с базисом. У *Polystilifera* в области базиса мускулатура хобота имеет билатеральное строение, так как связанные с базисом пучки радиальной и продольной мускулатуры располагаются только в одной половине хобота (табл. XXI, 3, 4; XXV, 2). У *Monostilifera*, напротив, мощно развитая мускулатура в стилетном регионе имеет явно радиальное строение. Моностилиферное вооружение обычно выводится из более примитивного полистилиферного (см. Stricker, 1985), но ни в одной работе не обсуждались возможные пути подобных преобразований. У *Polystilifera* все стилеты короткоконические, их значительное удлинение невозможно без морфофункциональных преобразований базиса, так как при повороте такой конструкции стилеты должны сломаться. Наличие у некоторых особей двух стилетов на одном базисе (табл. XXVI, 6) нельзя рассматривать как атавизм, поскольку такое anomальное вооружение функционально ничем не отличается от нормального.

На мой взгляд, можно выдвинуть две гипотезы происхождения моностилиферного вооружения: 1) моностилиферное вооружение возникло независимо от полистилиферного (Crandall, 2001); 2) удлинение стилетов в полистилиферном вооружении привело к утрате «бесполезного» первичного базиса и формированию нового базиса моностилиферного типа (Чернышев, 2003в). В первом случае полистилиферное вооружение – синапоморфия группы *Polystilifera*, а во втором – синплезиоморфия.

Ранее (Чернышев, 2003в) я отстаивал вторую гипотезу, исходя из того, что пелагические моностилиферные немертины лишены базиса, но имеют длинные стилеты, т.е. характеризуются «промежуточным» строением. У пелагических кратенемертид (роды *Korotkevitschia* и *Achoronemertes*) центрального стилета, *ductus ejaculatorius*, базиса и диафрагмы нет (рис. 17, Е), нервы переднего отдела хобота проходят через средний отдел в задний, как у полистилиферных немертин. Крэндэлл (Crandall, 2001) рассматривает такое устройство как следствие редукции среднего отдела, однако это выглядит странным на фоне хорошо развитых переднего и заднего отделов хобота. Среди свободноживущих видов редукция вооружения описана у *Sacconemertella lutulenta* (Iwata, 1970), но у этого вида также редуцируются мускулатура и нервы хобота. Предполагалось, что средний отдел хобота пелагических кратенемертид демонстрирует начальные этапы формирования моностилиферного вооружения, когда удлинение стилетов привело к редукции полистилиферного базиса (Чернышев, 2003в). Карманы с запасными стилетами, по крайней мере у *Korotkevitschia*, соединяются с полостью хобота, т. е. не лишены функциональной нагрузки (Chernyshev, 2005). Следовательно, в таком отделе стилеты из карманов перемещаются в полость хобота и втыкаются в тело жертвы при атаке. Если придерживаться данной гипотезы, то следует признать, что либо Cratenemertidae – парафилетическая группа, либо базис кратенемертид возник независимо от такового у других моностилиферных немертин.

Недавно Крэндэлл (Crandall, 2006) привел сведения о морфологии еще не описанной пелагической кратенемертиды («Atlantic N» sp.), которая, очень близка к *Korotkevitschia* и *Achoronemertes*, но имеет *ductus ejaculatorius*. Это позволяет рассматривать ее как форму, у которой редукция среднего отдела хобота не зашла так далеко, как у двух других пелагических Cratenemertidae. Следовательно, гипотеза Крэндэлла в настоящее время представляется более обоснованной.

В ходе онтогенеза у представителей Monostilifera первыми закладываются карманы с запасными стилетами, а базис появляется позже (Stricker, 1985; собственные наблюдения), что косвенно указывает на более позднее происхождение базиса и центрального стилета. По-видимому, предки поли- и моностилиферных немертин имели вооружение, состоящее только из стилетов, а базис в обеих группах возник независимо. Лишенное базиса вооружение пелагических кратенемертид может рассматриваться и как реверсия, в результате которой развитие вооружения остановилось на самых ранних стадиях.

Запасные стилеты (и, соответственно, карманы) имеются у всех вооруженных немертин, кроме малакобделл (у которых нет вооружения) и симбиотических немертин из рода *Carcinonemertes*. Число карманов с запасными стилетами варьирует от 2 до 20 (редко и более). У полистилиферных немертин число карманов обычно более 10, в то время как у моностилиферных немертин не более 10 (чаще 2–4). Один карман известен лишь у неопisanного вида из рода *Annullonemertes* (Chernyshev, Maslakova, 2011). По мнению Страйкера (Stricker, 1985), карманов изначально должно быть много, как у полистилиферных немертин, а затем их число в ходе эволюции уменьшается. Крэндэлл (Crandall, 1993) предлагает другой сценарий: изначально стилетный отдел был бирадиально симметричен (т. е. было два кармана), но в дальнейшем его симметрия может становиться полирадиальной из-за увеличения числа карманов. Эта точка зрения может быть

верной в отношении некоторых групп моностилиферных немертин. Так, по нашим данным, у *Tortus tokmakovae* исходно закладываются два кармана с запасными стилетами, но в дальнейшем число карманов у отдельных особей может увеличиваться до 3 или 4. По-видимому, у некоторых моностилиферных немертин в ходе онтогенеза (и, вероятно, филогенеза) число карманов также может увеличиваться. Например, если у большинства видов рода *Amphiporus* s.l. карманов 2–4, то у *A. exilis* их 6–12.

Число запасных стилетов в каждом кармане обычно нестабильно, но у одних видов их может быть много (до 9–13 у донных кратенемертид и *Emplectonema gracile* – табл. XXVI, 4), в то время как у мелких немертин в карманах обычно по 1–3 стилета. Исходно у моностилиферных немертин закладывается небольшое число запасных стилетов (1–2) (Stricker, 1985; собственные наблюдения), однако в данном случае едва ли речь идет о рекапитуляции предкового состояния. Полистилиферное вооружение, как уже говорилось выше, предполагает частое формирование новых стилетов, поэтому в карманах у них обычно по 4–8 стилетов. Весьма интересным является то, что у изученных нами Reptantia в карманах было либо 4, либо 7–8 стилетов. У донных кратенемертид число стилетов в кармане варьирует от 3 до 10, хотя число карманов у них меньше (обычно 2–4, но может доходить до 8), чем у Polystilifera. Все это указывает на то, что большое и нестабильное число стилетов в карманах является плезиоморфным состоянием.

Если тип вооружения, моностилиферный или полистилиферный, служит основой для выделения групп высокого уровня, то различия моностилиферного вооружения используют лишь для разграничения видов. Исключение составляют лишь пелагические кратенемертиды и некоторые симбиотические немертины (*Carcinonemertes*, *Gononemertes*), у которых неполный комплект элементов вооружения отражен в диагнозе рода. Полистилиферное вооружение в этом плане изучено очень слабо и у большинства видов не описано. Однако известно, что некоторые виды *Pelagica* различаются формой базиса и расположением стилетов на нем (Brankmann, 1917b; Сое, 1926).

Безусловно, некоторые конструктивные различия можно использовать в надвидовой систематике Monostilifera. Прежде всего следует выделить вооружение донных кратенемертид (о вооружении пелагических говорилось выше), которое отличается большим «несовершенством». Базис кратенемертид имеет небольшие размеры по сравнению с длиной стилетов и размерами хобота. Так, у немертины *Collarenemertes bimaculata* с довольно массивным для Enoptla телом (до 10 см в длину и 1 см в ширину) и хоботом длина базиса составляет 118–127 мкм, в то время как у *Antarctonemertes varvarae* (Oerstediiidae) с длиной тела всего 2 см длина базиса достигает 100–105 мкм. Если у других моностилиферных немертин запасные стилеты располагаются внутри карманов упорядоченно (часть стилетов направлена концами в одну сторону, а часть – в противоположную) и мало различаются своей длиной, то у кратенемертид их расположение носит явные черты хаотичности (табл. XXVI, 1). Число карманов и стилетов в них у кратенемертид может варьировать в больших пределах (у *Collarenemertes bimaculata* имеется 2–7 карманов с 3–10 стилетами в каждом), а размеры самых длинных и самых коротких стилетов могут различаться в 2 раза. Часто присутствуют аномальные сдвоенные стилеты (Berg, 1972b; собственные наблюдения) (табл. XXVI, 1), а иногда – стилеты с рудиментарным базисом. Наконец, только

у кратенемертид известна аномалия, когда внутри базиса располагается еще один стилет (Berg, 1972b; Короткевич, 1983) (табл. XXI, 6), что, по моему мнению, свидетельствует о перемещении стилетов в полость хобота до образования базиса. Все это указывает на то, что вооружение кратенемертид в морфологическом и функциональном плане не столь совершенно, как у остальных Monostilifera.

Среди других представителей Monostilifera выделяются виды с массивными базисами и скульптурированными стилетами. К первым относятся виды рода *Zygonemertes* s.l. (табл. XXVI, 8), *Gurjanovella arctica* (табл. XXVI, 7) и некоторые другие. Базисы этих немертин цилиндрические или конические (Ушаков, 1926; Berg, 1976; Чернышев, 1991б), с прямым или вогнутым задним краем, достигают в длину 300–400 мкм (у *Zygonemertes*), 400–550 мкм (*G. arcticum*), и при этом длина тела не превышает 25–30 мм. Естественно, что при такой длине базисов стилеты не превышают половину их длины. У некоторых немертин центральный стилет в 4–5 раз короче необычайно массивного базиса (табл. XXVI, 9). Наиболее крупный базис известен у *Amphiporus macracanthus* (до 1,02 мм) (Сое, 1905). Базисы *Emplectonema gracile* и *E. friedrichi* также довольно длинные (до 400–800 мкм), но узкие и лишь в задней части резко расширяющиеся (табл. XXVI, 4). Стилеты этих видов имеют уникальную форму – они немного изогнуты. Необычно центральное вооружение у *Ototyphlonemertes dolichobasis*, у которого очень длинный и узкий базис превышает гарпуновидный стилет более чем в 4 раза (Kajihara, 2007a). Примечательно, что у этого вида, как и двух видов *Emplectonema*, имеется очень короткий хобот.

У многих видов *Ototyphlonemertes* (рис. 17, С, D) и нескольких видов *Paranemertes* и *Neesia* стилеты имеют скульптуру в виде спиральных, реже – продольных килей или борозд. Ототифлонемертесы, имеющие спирально скульптурированные стилеты и узкий базис, по-видимому, образуют монофилетическую группу (Envall, 1996). Нами было показано, что спиральная скульптура стилетов ототифлонемертесов может преобразовываться в продольную (Чернышев, 1998a). В пределах рода *Neesia* также есть виды и со спиральной, и с продольной скульптурой стилета. Следовательно, для характеристики монофилетических групп необходимо учитывать не столько тип скульптуры (спиральная или продольная), сколько её наличие.

Весьма интересным является наблюдение за развитием вооружения у ювенильных особей *Quasitetrastemma stimpsoni* и *Q. nigrifrons*: сразу после закладки базис очень узкий, равномерно прозрачный и не расширяется в задней части (табл. XXVI, 3). У половозрелых особей задняя часть базиса расширенная и непрозрачная (табл. XXVI, 2). Вполне возможно, что узкий базис ряда немертин (виды родов *Ototyphlonemertes*, *Poseidonemertes* и др.) – это следствие педоморфоза.

При разграничении видов нередко используется отношение длины центрального стилета (S) к длине базиса (B). У одних видов центральный стилет заметно короче базиса, у других S/B около 1, есть виды, у которых стилет длиннее базиса. Наименьшее значение S/B (0,25–0,3) известно у немертин с массивным коническим или цилиндрическим базисом (виды рода *Zygonemertes*, *Gurjanovella arctica*, *Prosadenoporus winsori*), т. е. это обусловлено не уменьшением размеров стилета, а увеличением длины базиса. S/B более 1 (но не более 2) характерно прежде всего для представителей семейства Cratenemertidae и эволю-

ционно продвинутых видов рода *Ototyphlonemertes*. Если у кратенемертид это обусловлено небольшими размерами базиса, то у ототифлонемертесов – длинным стилетом.

Некоторые исследователи предпринимали попытки оценить варьирование S/B в пределах отдельных видов: у *Tetrastemma laminariae* S/B варьирует от 0,62 до 0,89 (Sundberg, 1979), у *Amphiporus lactifloreus* – от 0,66 до 1,11 (Berg, 1972a), у *Nipponnemertes pulchra* – от 1,00 до 1,58 (Berg, 1972b). По моим данным, у *Tetrastemma pseudocoronatum* (n=11) S/B= 0,66–0,91, у *Quasitetrastemma stimpsoni* (n=28) S/B= 0,50–0,73, у *Emplectonema gracile* (n= 17) S/B= 0,28–0,41, т. е. стилет всегда короче базиса. У *Oerstedia zebra* (n= 15) S/B= 0,73–1,25, *Tortus tokmakovae* (n=122) S/B= 0,46–1,58, т. е. стилеты могут быть и длиннее, и короче базиса, но у большинства особей базис и стилет приблизительно равной длины. Примечательно, что в ходе развития относительная длина базиса увеличивается. Так, у ранних ювенильных особей *E. gracile*, *Q. stimpsoni* и *Q. nigrifrons* базис и стилет исходно равной длины, а у *T. tokmakovae* стилет всегда длиннее базиса. Если исходить из того, что базис в онтогенезе формируется позже стилетов, то можно предположить, что и в ходе эволюции моностилиферный базис был изначально небольшим и короче стилета. Такое состояние наблюдается у всех донных кратенемертид.

Установить вариабельность S/B можно, имея измерения вооружения не менее десятка живых особей с разной длиной тела, что далеко не всегда доступно. Однако, если исходить из того факта, что центральный стилет – это один из запасных стилетов, то, измеряя длину запасных стилетов, можно приблизительно оценить ожидаемую степень варьирования S/B. Если длина сформированных запасных стилетов в пределах одного кармана значительно варьирует, то можно ожидать и существенную вариабельность S/B. Как показали наши исследования, наиболее разнообразны (в том числе в длину) запасные стилеты представителей донных Cratenemertidaeae. Так, у *Collarenemertes bimaculata* длина запасных стилетов у одной особи с длиной базиса 132 мкм варьировала от 136 до 246 мкм, на основании чего можно предположить, что S/B у этого вида может варьировать не менее чем от 1,03 до 1,86. У 9 измеренных особей *C. bimaculata* S/B варьировало от 1,14 до 1,67. Такая высокая вариабельность представляется нам эволюционно примитивной, отражающей несовершенство вооружения. Стабилизация относительной длины центрального стилета, а также абсолютной длины запасных стилетов в одном кармане может быть свидетельством устоявшейся связи отдельных компонентов вооружения (Чернышев, 2009).

Среди невооруженных немертин вооружение в «среднем» отделе имеется у видов рода *Callinera* (Чернышев, 2009; Kajihara, 2006; Chernyshev, 2008), хотя оно устроено принципиально иначе (табл. XVII, 5; XXIII, 2, 3): базис и стилеты отсутствует, вооружение представляет собою гибкую прозрачную треугольную пластину с двумя латеро-базальными «ручками».

3.5. Пищеварительная система

3.5.1. Ротовое отверстие. Положение рта у немертин вариабельно по сравнению с другими трохофорными животными. Можно выделить следующие состояния: 1) рот далеко позади мозга, 2) рот сразу позади мозга или церебральных органов, 3) рот в области мозга (под мозгом), 4) рот перед мозгом, но отделен от ринхопоры, 5) рот открывается в ринхостомедеум.

Согласно классическим представлениям об эволюции немертин, берущим свое начало в работах Бюргера, рот из постцеребрального положения смещался в прецеребральное, а затем объединился с ринходеумом. Эта схема была подтверждена данными по морфогенезу пищеварительной системы у Eopola (Лебединский, 1898; Hammarsten, 1918; Iwata, 1960; и др.). Ивата (Iwata, 1960), изучая развитие представителей разных групп немертин, пришел к выводу, что важна информация не столько о положении рта, сколько о степени смещения бластопора к аборальному полюсу в ходе эмбриогенеза. У архинемертин это смещение приостанавливается раньше, чем у палеонемертин. У большинства архинемертин рот располагается на значительном расстоянии позади мозга (табл. II, 5), что может быть интерпретировано как плезиоморфное состояние. Однако эта гипотеза наталкивается на некоторые трудности. Состояние 1 присуще далеко не всем архинемертинам: у представителей родов *Cephalotrichella* и *Balionemertes* (последний род в настоящее время рассматривается как внешняя группа по отношению к *Cephalothrix* s.l. (Sundberg et al., 2003)), рот располагается сразу за мозгом, как и у некоторых *Cephalothrix*. Состояние 1 неизвестно у палеонемертин, но зато выявлено у некоторых гетеронемертин, причем как у низших (*Riserellus*, *Paralineus*, *Paralineopsis*), так и у высших (*Ramphogordius lacteus*). Более вероятно, что у некоторых форм, живущих в песке, рот, вследствие удлинения переднего конца тела, сместился на значительное расстояние за мозг.

Поскольку у Anopla мозговое кольцо располагается субэпителиально или в толще мускулатуры стенки тела, оно служит непреодолимым препятствием на пути смещающегося вперед рта, поэтому состояния 4 и 5 у невооруженных немертин не известны. У Eopola мозг, полностью погружаясь под мускулатуру, не препятствует перемещению рта в прецеребральную область. Среди вооруженных немертин рот расположен в области мозга только у Reptantia: под вентральной комиссурой – у *Brinkmannia* и, по-видимому, *Sagaminemertes*, и сразу перед ней – у *Coella* и *Siboganemertes*. Состояние 2 известно среди Eopola только у пелагических немертин рода *Paradinonemertes*. Скорее всего, у парадинонемертезов постцеребральное положение рта стало следствием сокращения тела и отсутствия «жесткой» связи передней кишки с мускулатурой стенки тела, что характерно для многих Pelagica. По крайней мере, у армауериид в процессе сокращения рот из вентрального положения часто перемещается в терминальное или даже дорсальное положение (Чернышев, 1992б).

Варианты объединения рта и ринхопоры были рассмотрены в главе, посвященной хоботному аппарату.

3.5.2. Передняя кишка. Передней кишкой (foregut) называют передний отдел пищеварительной системы, включающий пищевод и желудок. Этот термин, главенствующий в современной зарубежной литературе, с трудом приживается в отечественной. У немертин нет настоящей глотки (впрочем, у многих Eopola можно выделить некоторое подобие *pharinx simplex*), поэтому некоторые старые авторы называли всю переднюю кишку желудком. Наиболее простое строение передней кишки, когда в ней нет выраженных отделов, свойственно невооруженным немертинам. Такая передняя кишка представлена лишь обширным желудком, который, однако, в своих передней и задней частях может различаться высотой и железистым составом эпителия. Выраженный пищевод имеется только у вооруженных немертин, хотя его нет у Malacobdellidae. Считается, что пищевод отсутствует у Pelagica, однако у некоторых пелагических немертин пе-

редняя часть желудка напоминает пищевод других вооруженных немертин (Сое, 1926) (табл. XIII, 3). Вполне возможно, что короткий пищевод сохранился в качестве рудимента у многих Pelagica. В литературе содержится информация об отсутствии пищевода у некоторых Monostilifera из родов *Oerstedia*, *Paranemertes*, *Prostoma* и *Zygonemertes* (Stiasny-Wijnhoff, 1930; Gibson, 1970; Gibson, Moore, 1976; и др.). МакДермот и Ру (McDermott, Roe, 1985) отмечают, что пищевод обычно отсутствует у видов-макрофагов, т. е. заглатывающих жертву целиком. Это правило действует в отношении всех Anopla и, вероятно, Pelagica, но уже среди Monostilifera есть макрофаги с пищеводом (некоторые *Ototyphlonemertes*) и сукториальные виды без развитого пищевода (*Oerstedia dorsalis*) (см. Чернышев, 2000б).

Энволл и Сундберг (Envall, Sundberg, 1993) показали на примере *Oerstedia*, что заключение о полном отсутствии пищевода у ряда вооруженных немертин может быть ошибочным: у *O. dorsalis* между желудком и ртом располагается очень короткий отдел, отличающийся от желудка строением эпителия. Этот вывод верен лишь отчасти, так как у многих невооруженных немертин эпителий буккальной полости отличается составом желез от остального эпителия желудка, но не является пищеводом в строгом понимании этого термина (см. Senz, 1993а). Необходимо выделить несколько критериев, определяющих отличие пищевода от желудка: пищевод значительно более узкий, эпителий более тонкий, лишен желез, ресничек или имеющий иной набор желез, чем желудок, нередко окружен висцеральной мускулатурой (чаще продольной) (табл. XI, 3; XXIX, 3). Отсутствие пищевода у некоторых Monostilifera нуждается в подтверждении, так как при сокращении тела в процессе фиксации короткий пищевод может становиться практически неразличимым. Нередко в процессе сокращения передняя часть желудка выворачивается в полость пищевода (табл. XIII, 6) (а иногда – наружу через ринхостом), что также может создать иллюзию отсутствия последнего. По этой причине до сих пор неясно, есть ли пищевод у некоторых видов (например, у *Korotkevitschia pelagica*).

Отсутствие пищевода, как было показано выше, может являться плезиоморфным состоянием. Однако можно допустить и реверсию, т. е. утрату пищевода у специализированных Monostilifera. В пределах семейства Oerstedidae и рода *Prostoma* очевидна редукция пищевода у некоторых эволюционно продвинутых видов. В то же время нельзя дать однозначный ответ, является ли отсутствие пищевода у Pelagica первичным. Стиасни-Вайнгофф (Stiasny-Wijnhoff, 1923b) не видит причин для редукции пищевода у пелагических Polystilifera.

Структура желудка не имеет существенного таксономического значения, хотя следует отметить, что у некоторых немертин он очень обширный, с сильно складчатыми стенками (табл. XXVII, 3), в то время как у других желудок снабжен небольшим числом складок (табл. XXVII, 1, 5) или не имеет их вообще. У *Malacobdella* обширная передняя кишка покрыта пальцевидными папиллами (табл. XIII, 5). Отсутствие или минимальное число складок в передней кишке характерно для палео- (табл. X, 1; XVII, 1) и архинемертин, и, вероятно, является плезиоморфным состоянием. Наличие и расположение карманов в желудке и пищеводе, систематизированное в работе Фридриха (Friedrich, 1956), едва ли может использоваться для филогенетического анализа на родовом и более высоком уровнях, так как эти признаки варьируют в пределах рода и в некоторых случаях могут являться следствием «жесткой» фиксации. Наиболее длинный

карман желудка был описан у *Tetrastemma appendiculatum* (Чернышев, 1998в): он простирается назад и заходит под большую часть пилоруса (рис. 19, F), т. е. едва ли образован в результате сокращения тела.

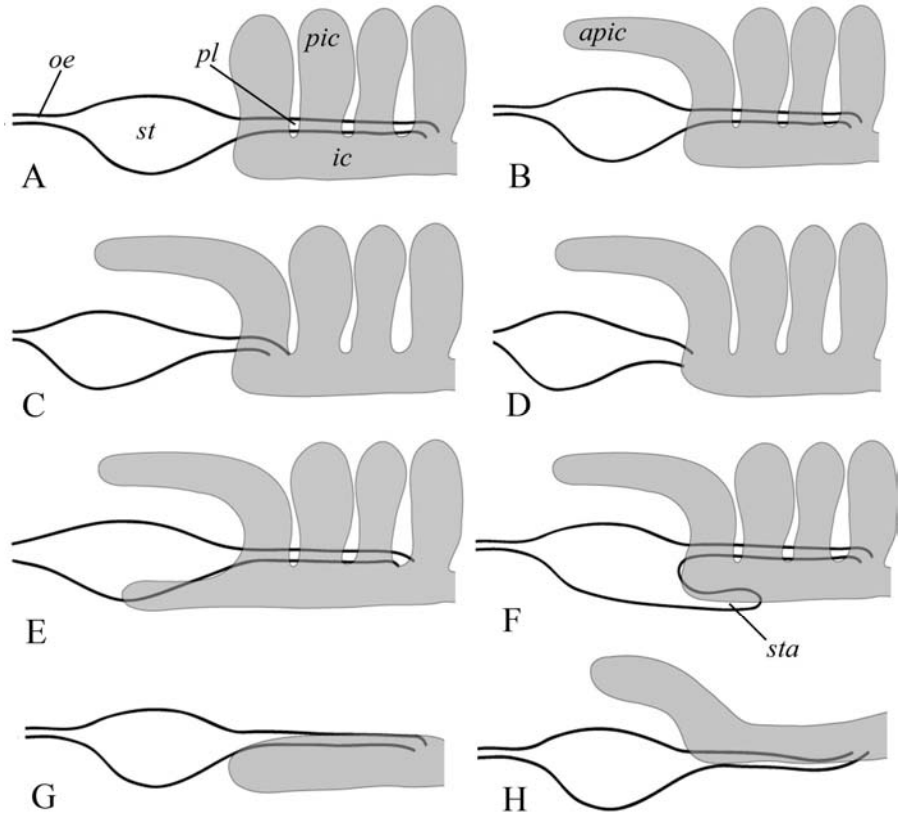


Рис. 19. Схемы строения передней части пищеварительной системы у разных *Nemertea* (пояснения см. в тексте). Сокращения: apic – передние карманы слепой кишки, ic – слепая кишка, oe – пищевод, pic – боковые карманы слепой кишки, pl – пилорус, st – желудок, sta – слепой карман желудка.

Задняя часть желудка у большинства *Nemertea* преобразуется в так называемый пилорический отдел или пилорус (рис. 19; табл. XXVIII, 2, 4). Этот отдел обычно уплощенный, имеет невысокий эпителий без желез и складок или с минимальным их числом (табл. XVI, 3; XXVII, 3, 6). Однако различия между желудком и пилорусом не всегда четкие: пилорус может быть обширным, с железистым эпителием (табл. XXVII, 2), складчатыми стенками (табл. XXVII, 4). Поскольку пилорус развит у *Poly-* и *Monostilifera*, но в явном виде отсутствует у *Anopla*, логично предположить, что наличие этого отдела – синапоморфия *Nemertea*. Если исходить из этой гипотезы, то отсутствие пилоруса у некоторых эволюционно продвинутых *Monostilifera* (*Paranemertes peregrina*, *Prostoma*, *Malacobdella*) – не плезиоморфное состояние, а следствие редукции заднего отдела желудка или изменение его эпителия по желудочному типу.

3.5.3. Кишечник. Кишечник или средняя кишка – наиболее длинный отдел пищеварительного тракта. Он устроен относительно просто: либо без карманов (палео- и архинемертины) (табл. XVII, 2, 3; XXXVIII, 1), либо с боковыми пар-

ными карманами (гетеронемертины, кариномиды и гофлонемертины) (табл. XXVIII, 2, 4; XXXVIII, 2). Первое состояние можно считать плезиоморфным, хотя следует учитывать, что у ряда интерстициальных гофлонемертин (например, некоторых видов рода *Ototyphlonemertes*) карманы кишечника редуцируются. У некоторых палеонемертин (например, у видов рода *Carinina*) имеется некое подобие боковых карманов, которые, однако, никогда не бывают столь глубокими и явными, как у вооруженных немертин и гетеронемертин. Карманы кишечника гофлонемертин простые (рис. 6, В) или снабжены лопастями (табл. XXVIII, 1, 2). У пелагических немертин для разграничения родов используется не только наличие-отсутствие лопастей, но и наличие-отсутствие в карманах особых вентральных ветвей. Наиболее необычен трубковидный кишечник малакобделл, который имеет необычное зигзагообразное строение (рис. 6, F).

Наибольшее внимание уделяется особому отделу кишечника – **слепой кишке**. Слепой кишкой, или цекумом, называют непарную и слепо оканчивающуюся часть кишечника, расположенную перед местом перехода передней кишки в среднюю (рис. 19, А–С, Е–Н). Цекум лежит под передней кишкой (обычно под пилорусом) (табл. XXVII, 3, 6), за исключением *Thalassionemertes leucocephala*, у которой слепая кишка располагается над пилорусом (Gibson, Sundberg, 2001) (рис. 19, Н). Короткая слепая кишка без карманов описана у некоторых невооруженных немертин (*Carinina buddenbrocki*, *Chilineus glandulosa*, *Aetheolineus pulcherrimus*, виды рода *Lineopsella*). У вооруженных немертин слепая кишка имеется у большинства видов, не обнаружена она лишь у представителей родов *Malacobdella*, *Ototyphlonemertes*, *Prostoma*, *Zygonemertes* и некоторых других. Если исходить из критерия «внешней группы», то отсутствие слепой кишки у Ecnopla должно рассматриваться как плезиоморфное состояние. Однако наличие развитой слепой кишки у всех Reptantia, Pelagica (кроме *Pelagonemertes moseleyi*) и Cratenemertidae указывает на то, что именно это состояние было исходным для Ecnopla.

Начиная с работ Бринкманна (Brinkmann, 1917b) и Фридриха (Friedrich, 1955, 1956), строение слепой кишки используется в качестве признака родового уровня. Обращают внимание на наличие-отсутствие боковых карманов, а также наличие-отсутствие так называемых передних карманов (anterior pouches) (рис. 19, В) и непарного переднего выроста (рис. 19, Е). Передними карманами называют карманы, тянущиеся в сторону мозга. Следует, однако, внести поправку, что вне зависимости от того, направлены карманы вперед или нет, они являются карманами первой пары, т. е. передними карманами. Таким образом, принятую в современных статьях терминологию нельзя считать корректной. Если исходить из организации слепой кишки у некоторых Anopla, то тогда плезиоморфным для Ecnopla следует считать состояние «короткая слепая кишка, лишенная карманов». Однако весь парадокс заключается в том, что у вооруженных немертин мы наблюдаем не удлинение слепой кишки и появление карманов, а наоборот – уменьшение её длины и редукцию карманов. Этот эволюционный тренд впервые был показан Бринкманном (Brinkmann, 1917b) для пелагических немертин. В этой группе редукция слепой кишки связана с упрощением всего кишечника и укорочением пилоруса. У Reptantia слепая кишка длинная, с несколькими парами карманов, но у моностилиферных немертин уменьшение размеров тела (*Ototyphlonemertidae*, *Tetrastemmatidae*) или переход к симбиотическому образу жизни (*Carcinonemertes*, *Asteronemertes* и др.) обычно сопровождается упрощением

(до полной редукции) слепой кишки. Складывается впечатление, что у *Eupora* длинная слепая кишка с карманами возникла сразу, как это наблюдается в онтогенезе некоторых немертин (Лебединский, 1898). Хотя я далек от подобного сценария и полагаю, что слепая кишка в ходе эволюции формировалась постепенно, все же приходится признать, что мы не можем даже приблизительно проследить этапы этого формирования у современных видов.

Длина слепой кишки определяется местом впадения передней кишки в кишечник, поэтому у форм с коротким пилорусом более короткая слепая кишка (рис. 19, С), и обычно чем длиннее слепая кишка, тем больше пар боковых карманов. Особенно хорошо эта зависимость прослеживается у пелагических немертин, когда укорочение пилоруса приводит к тому, что слепая кишка «утрачивает» карманы, хотя никаких качественных преобразований в кишечнике не происходит: передняя пара карманов оказывается расположенной позади места впадения пилоруса в кишечник, а слепая кишка ограничивается непарным передним выростом кишечника (если он имеется). У некоторых видов рода *Zygonemertes* слепая кишка исключительно короткая (табл. XXVII, 4), без непарного переднего выроста, но её передние карманы длинные, направлены вперед и могут доходить до мозга (рис. 19, С). У других видов этого же рода слепой кишки нет (рис. 19, D), однако длинные передние карманы сохраняются и уже принадлежат средней кишке. Совершенно очевидно, что между наличием и отсутствием слепой кишки нет достаточно четкой границы.

Качественные изменения в строении слепой кишки могут происходить и без уменьшения её длины. Так, у видов рода *Asteronemertes* длинная слепая кишка без обширных боковых карманов (рис. 19, G; табл. XXVII, 2): у *A. commensalis* имеются очень короткие нерегулярные боковые «кармашки», а у *A. gibsoni* нет даже их (Чернышев, 1991г). Дифференцировка карманов слепой кишки на «передние» и боковые наблюдается в разных группах. У некоторых пелагических немертин из семейств *Armaureiidae* и *Pelagonemertidae* карманы первой пары заметно больше остальных, булавовидной формы, реже – направлены вперед. Среди моностилиферных немертин направленные вперед карманы описаны у многих представителей *Tetrastemmatidae* s.l. (табл. XXVII, 5; XXVIII, 2, 3), но известны и в других семействах (табл. XXVIII, 4).

Как показали наши наблюдения, в процессе фиксации слепая кишка нередко деформируется, что может стать причиной неверных таксономических заключений. Так, Гибсон (Gibson, 1988b) описал сильно сократившийся в процессе фиксации экземпляр *Oerstedia dorsalis* как новый вид рода *Paroerstedia*, и только генетические исследования позволили установить эту ошибку (Sundberg, Andersson, 1995). По моему мнению, важную информацию о строении слепой кишки дает прижизненное изучение немертин, когда можно проследить изменение формы карманов у сокращающихся особей. При сильном сокращении слепая кишка настолько плотно прижимается к мозгу, что передние карманы утрачивают исходную форму. У исследованных нами живых экземпляров *Oerstedella oculata* форма карманов кишечника (в том числе и его слепой части) сильно варьирует, в то время как у вида-двойника *O. phoresiae* форма слепой кишки и карманов кишечника более однотипна (Zaslavskaya, Chernyshev, 2008). Все это указывает на то, что расположение карманов слепой кишки следует с большой осторожностью использовать не только в надвидовой систематике, но даже при разграничении видов.

3.5.4. Прямая кишка. Прямая кишка – наиболее короткий и наименее изученный отдел пищеварительной системы. Строение прямой кишки до недавнего времени не использовалось в систематике немертин. Лишь Крэндэлл (Crandall, 1993, 2001) обратил внимание на различия в морфологии прямой кишки некоторых кратенемертид: у одних видов она слабо выражена, у других хорошо развита. У пелагических кратенемертид прямая кишка очень длинная (табл. XXXIV, 5, 6), составляет около 8–10% длины тела, что следует рассматривать как аутопоморфию данной группы. Примечательно, что у многих пелагических полистилиферных немертин, особенно имеющих хвостовой плавник, прямая кишка хотя и не такая длинная, как у пелагических кратенемертид, но заметно длиннее ректума донных немертин (рис. 6, В). Анус обычно занимает терминальное положение, хотя у некоторых линеид, например у *Poseidon ruber* и *P. viridis*, анус может быть немного смещенным на дорсальную сторону (Короткевич, 1977б). Дорсальное положение занимает анальное отверстие у малакобделл, что связано с наличием мощной каудальной присоски.

У некоторых кратенемертид вокруг прямой кишки развит сфинктер кольцевой мускулатуры (Crandall, 1993; Chernyshev, 2005) (табл. XXXIV, 6). Его можно рассматривать как рудимент внутренней кольцевой мускулатуры, но, скорее всего, это дериват преанальной наружной кольцевой мускулатуры стенки тела.

3.6. Кровеносная система

Кровеносная система немертин не гомологична таковой у других Trochophora и является видоизмененным целомом (Turbeville, Rupert, 1985; Jespersen, Lützen, 1988). Строение кровеносной системы в настоящее время активно используется в систематике немертин как на уровне видов, так и на уровне родов, семейств и даже отрядов. Терминология отдельных элементов кровеносной системы не унифицирована. Это, прежде всего, касается терминов «сосуд» и «лакуна». Обычно под лакунами подразумевают обширные кровеносные полости. В прежние время авторы полагали, что лакуны лишены стенки, но на ультрамикроскопическом уровне различий в строении лакун и сосудов не выявлено (Turbeville, Rupert, 1985). Учитывая это обстоятельство, мы, вслед за Бюргером (Bürger, 1897–1907), будем отдавать предпочтение термину «сосуд», за исключением обширных головных кровеносных полостей, которые полностью лишены петлевидной конструкции. Сосуды с широкой полостью следует называть лакунарными.

Строение сосудов в целом однотипно. У некоторых вооруженных немертин имеются так называемые экстравакулярные карманы, представляющие собой небольшие слепо замкнутые выпячивания стенок сосуда (рис. 11; табл. XXIX, 4). Выделяют еще и так называемые клапаны (valves), которые вдаются в полость сосудов (табл. XXIX, 7). Наличие экстравакулярных мешков и клапанов рассматривается некоторыми авторами как признаки родового уровня (Gibson, Moore, 1985; Moore, Gibson, 1988a, b). Норенбург (Norenburg, 1986) высказал сомнение в том, что наличие-отсутствие клапанов и карманов у сосудов имеет какое-нибудь значение в систематике. Маслакова (Maslakova, 2005) присоединяется к этому мнению, отмечая, что присутствие этих структур зависит от степени сокращения сосудов в процессе фиксации.

У немертин принято различать головной (петлевидный), латеральные (боковые) и дорсальный (спинной или медиодорсальный) сосуды (рис. 5), а также, по меньшей мере, три анастомоза – передний (дорсальный или супраринхоцельный), вентральный (мозговой или субринхоцельный) и задний (каудальный или хвостовой). Кроме них у некоторых немертин выделяют также парные ринхоцельные (рис. 11, 20, А, 21, В), дорсальный головной (рис. 20, В) и некоторые другие сосуды.

3.6.1. Головной сосуд. Головной сосуд имеется у всех невооруженных и большинства вооруженных немертин, а также у *Arhynchonemertes axi*. Он отсутствует лишь у некоторых пелагических немертин из семейств Pelagonemertidae и Armaueriidae, но это состояние явно вторично. В типичных случаях он имеет вид простой петли (рис. 21, С; табл. XXVIII, 1, 3), но нередко представлен полостями лакунарного типа (рис. 21, В; табл. IX, 5; XVII, 4), которые могут образовывать сложную васкулярную сеть. Лакунарный головной сосуд характерен для большинства невооруженных немертин. Терминальная часть головного сосуда, замыкающая петлю над ринхоцеумом, называется передним анастомозом. У пелагических немертин из семейств Pelagonemertidae и Armaueriidae переднего анастомоза нет, а головной сосуд либо разомкнут, либо отсутствует. Безусловно, в данных случаях мы имеем дело с редукцией головного сосуда, которая связана с редукцией прецеребральной области.

У палеонемертин строение головного сосуда может различаться в пределах рода, что особенно наглядно у представителей рода *Carinoma* (Gibson, 1979a; Чернышев, 1999б). Райзер (Riser, 1993) предложил рассматривать непетлевидный лакунарный сосуд в качестве родового признака у гетеронемертин, что послужило основанием для выделения нескольких новых родов (Riser, 1993, 1994, 1998). Он (Riser, 1998) высказал мнение, что наличие дорсальной лакуны (т. е. окружающей ринхоцеум дорсально и латерально) является для гетеронемертин плезиоморфным состоянием, а наличие двух боковых сосудов – апоморфным. Данное утверждение спорно, поскольку эволюционные преобразования головного сосуда у немертин, по-видимому, чрезвычайно сложны и неоднократно подвергались реверсиям. Если исходить из критерия внутрigrуппового сравнения (Eopla и Anopla), то петлевидный головной сосуд окажется плезиоморфным состоянием, поскольку распространен во многих группах Anopla, в то время как у Eopla лакунарный головной сосуд почти не встречается.

Строение головного сосуда у Anopla в таксономических целях используется недостаточно. У вооруженных немертин придают большее значение наличию так называемых церебральных (экстрацеребральных) сосудов, которые берут начало от головного сосуда, но не входят в мозговое кольцо. У Reptantia строение церебральных сосудов может различаться: они простые, незамкнуто-петлевидные или замкнуто-петлевидные. Их строение используется в родовой систематике Reptantia (Stiasny-Wjinhoff, 1936; Gibson, 1983). Церебральные сосуды известны и у некоторых Monostilifera (Coe, 1905; Gibson, 1990b; Чернышев, 1998б). Среди невооруженных немертин сложная система экстрацеребральных головных лакун имеется у гетеронемертин из рода *Hinumanemertes* (табл. XXIX, 1).

Обычно головной сосуд входит в мозговое кольцо, но у представителей двух родов Reptantia (*Brinkmannia* и *Kameginemertes*) этого не происходит, и судистая «петля» располагается под мозгом (Stiasny-Wjinhoff, 1936; Iwata, 1998).

Незамкнутый головной сосуд у *Sagaminermertes* и представителей семейства *Armaueriidae* также не входит в мозговое кольцо (Короткевич, 1955; Чернышев, 1992б; Iwata, 1988). У некоторых *Monostilifera* головной сосуд, находясь внутри мозгового кольца, может входить в стенку ринхоцеля (табл. XXIX, 3). Поскольку это явление связано с подобным вхождением дорсального сосуда, оно будет проанализировано ниже.

Определенный интерес представляет связь головного сосуда с церебральными органами у многих гетеронемертин и губрехтиид: церебральные органы окружены обширными сосудами лакунарного типа (табл. XXXIII, 4). Такое состояние, безусловно, апоморфно и является следствием погружения церебральных органов.

В области мозгового кольца головной сосуд объединяется при помощи вентрального анастомоза (рис. 20, С) или дорсовентральной лакуны (табл. XXX, 1). Этот анастомоз отсутствует у *Arhynchonemertes axi*, архинемертин и некоторых палеонемертин (рис. 20, А, В). У всех гетеронемертин и гопплонемертин вентральный анастомоз имеется, однако у многих *Monostilifera* он неполный, поскольку в области мозга соединяются не латеральные, а один из латеральных и дорсальный сосуды (рис. 20, G). Многие авторы расценивают такое состояние как отсутствие вентрального анастомоза. У *Nipponnemertes pulchra* вентральный анастомоз может быть полным или неполным (Berg, 1972b). У представителей *Tetrastemma* s.l. строение вентрального анастомоза используется в качестве видоспецифичного признака (Kirsteuer, 1963), однако значение этого признака вряд ли велико.

У представителей рода *Cephalothrix* s.l. недавно был описан сосуд (он был назван «ринхоцельным»), который берет начало от головного сосуда и слепо заканчивается в дорсальной стенке ринхоцеля или даже в хоботе (Kajihara, 2010) (рис. 20, В). По-видимому подобный сосуд (более корректно называть его дорсальным головным сосудом) есть у всех *Cephalotrichidae*.

3.6.2. Дорсальный сосуд. У гетеронемертин и вооруженных немертин имеется дорсальный сосуд, который отходит от вентрального (церебрального) анастомоза и располагается между ринхоцелем и пищеварительной системой. В тех случаях, когда вентральный анастомоз неполный, обычно пишут, что дорсальный сосуд берет начало от одного из боковых (или головных) сосудов (рис. 20, G). У многих вооруженных немертин боковые (головные) сосуды внутри мозгового кольца расставлены (рис. 20, С, Е, D, F), и соединяющий их анастомоз рассматривается как передняя «парная» часть дорсального сосуда. Строение дорсального сосуда однотипно: он тянется вдоль всего тела и соединяется с задним анастомозом. Лишь у немертин семейства *Pelagonemertidae* дорсальный сосуд короткий и слепо оканчивается в стенке ринхоцеля (рис. 20, H). Подобный короткий сосуд описан также для *Procephalothrix kilensis* (Friedrich, 1935), однако этот слабоизученный вид никем более не находился, а типовой материал утерян. Среди моностилиферных немертин дорсальный сосуд полностью редуцируется у представителей семейства *Carcinonemertidae*, а также у *Cryptonemertes actinophila* (Gibson, 1986).

Проведенные мною исследования развития *Quasitetrastemma stimpsoni* показали, что кровеносная система закладывается без дорсального сосуда (рис. 27, Е) (Чернышев, 2008). Каким образом происходит закладка дорсального сосуда до сих пор неизвестно. Безусловно, в ходе эволюции дорсальный сосуд возник

позже других сосудов, на что указывает его отсутствие у всех палеонемертин. По мнению Бюргера (Bürger, 1897–1907), короткий сосуд у пелагонемертид – исходное примитивное состояние. Эта гипотеза не получила поддержки у других авторов (Brinkmann, 1917b; Короткевич, 1955; Maslakova, Norenburg, 2001), посчитавших такое состояние следствием редукции. Гипотеза Бюргера могла быть принята, если бы короткий дорсальный сосуд был известен среди донных Eopla или гетеронемертин и если бы пелагонемертиды не были достаточно специализированным семейством пелагических немертин.

Очевидно, тянущийся вдоль всего тела дорсальный сосуд является плезиоморфным состоянием для Eopla, но возникновение столь длинного сосуда не могло произойти сразу. Высказанное Короткевич (1980) предположение о происхождении дорсального сосуда из стенки кишечника не выдерживает критики. Наиболее вероятно происхождение дорсального сосуда путем слияния ринхоцельных сосудов, которые имеются у многих палеонемертин (рис. 20, А; 21, А, В). Эта гипотеза объясняет, почему дорсальный сосуд почти у всех гетеронемертин и большинства Eopla входит в стенку ринхоцеля, хотя других доводов в её пользу нет. Следует учитывать, что ринхоцельные сосуды располагаются лишь в передней трети тела, в то время как дорсальный сосуд тянется вдоль всего тела.

Вхождение дорсального сосуда в стенку ринхоцеля (рис. 11) – важнейший признак в систематике немертин. В англоязычной литературе для находящейся в ринхоцеле части сосуда утвердился термин «plug», аналога которого в русскоязычной литературе нет. Гибсон (Gibson, 1994) предлагает различать «vascular plug» (вхождение у вооруженных немертин) и «rhynchocoelic villus» (вхождение у гетеронемертин). Последний тип вхождения отличается наличием железистых клеток (табл. XV, 1), которые, однако, у многих видов не выявлены. Функциональное назначение вхождения сосуда в ринхоцель неизвестно. Среди невооруженных немертин дорсальный сосуд не входит в ринхоцель только у *Hubrechtia*, *Dushia* и некоторых *Hubrechtella*. У Eopla таких родов значительно больше: это все бделлонемертины, Armaueriidae, почти все Oerstediiidae, виды родов *Ischyronemertes*, *Noteonemertes*, *Drepanogigas* и некоторых других. Обычно наличие-отсутствие вхождения дорсального сосуда в ринхоцель рассматривается как признак родового уровня, хотя и здесь есть исключения (например, роды *Poseidonemertes* и *Hubrechtella*), в котором этот признак используется только для разграничения видов).

По нашему мнению, при рассмотрении характера вхождения спинного сосуда можно выделить 5 признаков со следующими состояниями:

1) общий характер вхождения: входит в стенку ринхоцеля, не входит в стенку ринхоцеля, сосуд слепо оканчивается в стенке ринхоцеля;

2) число вхождений и их связь с сосудами: непарное вхождение дорсального сосуда (рис. 20, С, Е), парное вхождение раздваивающегося дорсального сосуда (у *Cephalurichus antarcticus* и *Parborlasia landrumae*), парное вхождение парной (передней) части дорсального сосуда (рис. 20 D), непарное вхождение передней части дорсального сосуда (рис. 20, G), парное вхождение головного сосуда (рис. 20, F; табл. XXIX, 3);

3) положение относительно мозга: церебральное (табл. XXIX, 1) и постцеребральное (табл. XXXIII, 4);

4) протяженность: длинное (рис. 20, С) и короткое (видно лишь на нескольких срезах) вхождение (рис. 20, Е);

5) степень вхождения в ринхоцель: входит лишь в мускульную стенку, сосуд вдается в полость ринхоцеля (табл. XV, 1; XIX, 2), в полость ринхоцеля вдается не сосуд, а скопление клеток.

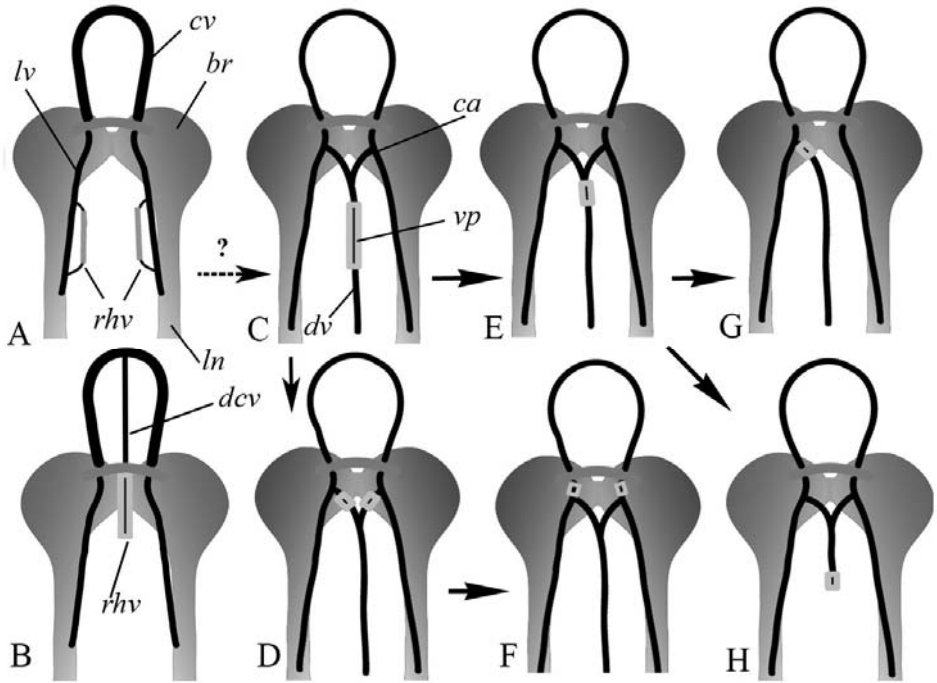


Рис. 20. Схемы расположения вхождений кровеносных сосудов в стенку ринхоцеля (стрелками показаны эволюционные трансформации): А – Tubulanidae; В – Cephalothrix; С – большинство гетеронемертин и некоторые гоплонемертины; D – Acteonemertidae; E, G – большинство Monostilifera; F – Plectonemertidae и Potamonemertidae; H – Pelagonemertidae. Сокращения: br – мозг, ca – церебральный анастомоз, cv – головной сосуд, dev – дорсальный головной сосуд, dv – дорсальный сосуд, ln – продольный нервный ствол, lv – латеральный сосуд, rhv – ринхоцельный сосуд, vp – вхождение сосуда в ринхоцель.

Безусловно, парные вхождения дорсального или головного сосудов – вторичные состояния, встречающиеся лишь у моностилиферных немертин семейства Plectonemertidae и у некоторых родов с неясным систематическим положением. Однако происхождение подобного вхождения в литературе не обсуждалось. Не вызывает сомнения, что исходное вхождение дорсального сосуда в ринхоцель было непарным и постцеребральным – именно такое состояние присуще почти всем гетеронемертинам, Reptantia, многим Pelagica и Monostilifera. По всей видимости, оно было протяженным, что наблюдается у гетеронемертин, Reptantia и различных Monostilifera, в том числе всех Cratenemertidae.

Уменьшение длины васкулярного вхождения и его смещение в область мозга – одно из генеральных направлений эволюционных преобразований кровеносной системы в пределах Monostilifera. В процессе такого смещения vascular plug в конечном итоге «наталкивается» на вентральный анастомоз. У многих моностилиферных немертин с небольшими размерами тела дорсальный сосуд входит в ринхоцель буквально сразу после его обособления от головного сосуда.

Однако у плектонемертид и некоторых других вооруженных немертин вхождение продолжает перемещаться дальше, переходя на так называемую парную часть дорсального сосуда, в которой он фактически раздваивается. Такое состояние свойственно наземным и полуназемным немертинам из родов *Ace-tonemertes*, *Argonemertes*, *Antiponemertes*, *Leptonemertes* и *Katechonemertes*. Дальнейшее смещение васкулярных вхождений вперед приводит к тому, что в полость ринхоцеля вдается уже не парная часть дорсального сосуда, а головной сосуд (рис. 20, F). Такое васкулярное вхождение известно у немертин из родов *Halimanemertes*, *Plectonemertes*, *Potamonemertes* и *Campbellonemertes*. Если вентральный анастомоз неполный, то васкулярное вхождение при смещении вперед всегда остается непарным, однако такое состояние было описано лишь для некоторых особей *Oerstedia striata* (Sundberg, 1988) и *Antarctonemertes varvarae* (Чернышев, 1999а). Из всего вышесказанного следует, что вхождения в ринхоцель дорсального и головного сосудов гомологичны.

Отсутствие каких-либо вхождений дорсального сосуда Стиасни-Вайнгофф (Stiasny-Wijnhoff, 1923а) рассматривала в качестве исходного состояния, поскольку оно присуще наиболее архаичной вооруженной немертине *Sibogonemertes weberi*. Кроме того, вхождения нет и у некоторых губрехтиид (*Hubrechtia* и некоторых видов *Hubrechtella*), а эта группа рассматривается как внешняя по отношению к гетеронемертинам. Тем не менее, отсутствие вхождения дорсального сосуда в ринхоцель в настоящее время рассматривается как апоморфное состояние (Чернышев, 1999а; Maslakova, Norenburg, 2001). По крайней мере, это очевидно в отношении моностилиферных и пелагических полистилиферных немертин.

3.6.3. Латеральные и сопутствующие им сосуды. Латеральные сосуды имеются у всех немертин. Их строение исключительно однотипно у Anopla, если не считать видов, у которых латеральные сосуды ветвятся в области передней кишки. У многих палеонемертин и некоторых гетеронемертин от латеральных сосудов происходит пара ринхоцельных сосудов (рис. 11; 20, А; 21, А, В; табл. XXIX, 5), входящих в стенку ринхоцеля. Функция подобных вхождений остается неизвестной. Наличие этих сосудов учитывалось при выделении новых видов рода *Tubulanus*. У *Carinina*, *Carinomella*, Callineridae и Cephalotrichidae ринхоцельные сосуды, как правило, отсутствуют, но имеются у всех Carinomidae. Недавно ринхоцельные сосуды были описаны у *Carinina plecta* и *C. ochracea* (Kajihara, 2006; Sundberg et al., 2009а), причем у обоих видов вхождения сосудов в ринхоцель множественные. Если отсутствие ринхоцельных сосудов – плезиоморфное состояние, то из этого неизбежно вытекает их независимое происхождение у Tubulanidae, Carinomidae и некоторых Heteronemertea.

У кариномид помимо пары ринхоцельных сосудов имеется пара так называемых ринхоцельных лакун (рис. 21, А), которые правильнее именовать дорсолатеральными сосудами, так как они примыкают дорсолатерально к стенке ринхоцеля. Эти сосуды отходят от боковых сосудов в области мозга и исчезают в области нефридиев. Гомологов дорсолатеральных сосудов у других немертин нет.

У Anopla строение латеральных сосудов нередко усложняется образованием в области передней кишки сосудистого плексуса (табл. XXIX, 2; XXX, 4). У *Apatronemertes* сосудистый плексус развит вдоль всего пищеварительного тракта (Wilfert, Gibson, 1974). У гетеронемертин наличие-отсутствие сосудистого плек-

суса считается признаком родового уровня (Gibson, 1985b), в то время как в пределах довольно компактного рода *Hubrechtella* его используют лишь для разграничения видов. Следует обратить внимание на наличие так называемых метамерных анастомозов (или поперечных сосудов), соединяющих латеральные сосуды позади мозга (табл. XIII, 5). Эти анастомозы обычно имеют упорядоченное расположение и рассматривались некоторыми авторами в качестве остатков прежней метамерии, хотя эта точка зрения в настоящее время не находит сторонников. У большинства донных Polystilifera поперечные сосуды располагаются вплоть до заднего анастомоза. Бринкманн (Brinkmann, 1917b) описал у некоторых пелагических немертин несколько подобных анастомозов в «хвостовой» области, полагая, что их наличие – доказательство происхождения Pelagica от Reptantia. Эта гипотеза подверглась основательной критике (Stiasny-Wijnhoff, 1923b; Короткевич, 1955). Следует отметить, что у изученных мною моностилиферных немертин из рода *Quasitetrastemma* в заднем конце тела некоторых особей имелся один или два дополнительных анастомоза. Каудальные поперечные сосуды описаны и у *Amphiporus lactiflorens* (Oudemans, 1885) (рис. 21, С).

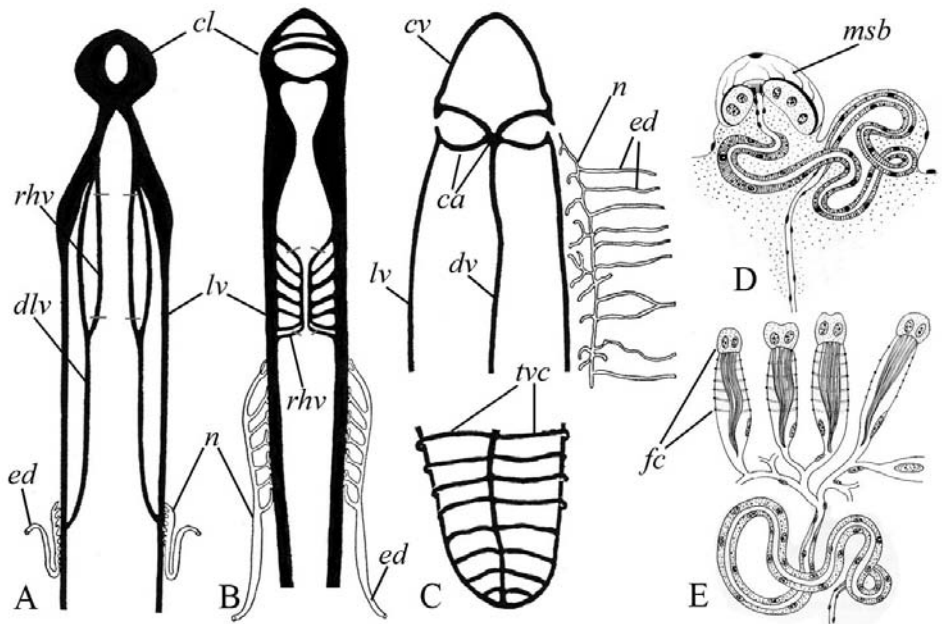


Рис. 21. А–С – схемы организации кровеносной и выделительной систем (из: Hуman, 1951): А – *Carinoma armani*; В – *Tubulanus annulatus*; С – *Amphiporus lactiflorens*. D, E – нефридии (по: Cое, 1930): D – *Cephalothris spiralis*; E – *Prosadenoporus agriculus*. Сокращения: са – мозговой анастомоз, cl – головная лакуна, cv – головной сосуд, dlv – дорсолатеральный сосуд, dv – дорсальный сосуд, ed – выводной канал нефридиев, fc – мерцательные клетки, lv – боковой сосуд, msb – грибовидное тело, n – нефридий, rhv – ринхоцельный сосуд, tvc – поперечные кровеносные сосуды.

Необычным является обнаружение у некоторых немертин соединения кровеносных сосудов с кишечником. Наиболее удивительна в этом плане немертина *Micrurimorpha rhynchocoelomaperta*, однако у неё соединение боковых сосудов с кишечником и ринхоцелем является, скорее всего, следствием аномального

морфогенеза, о чем свидетельствует наличие обширного сообщения между ринхоцелем и кишечником (Короткевич, 1980). У видов рода *Quasilineus* и *Cephalurichus antarcticus* образуется так называемый гастро-вазкулярный комплекс между ответвлениями дорсального и латеральных сосудов и стенкой кишечника (Gibson, 1981a, 1985a).

Следует обратить внимание и на красную окраску клеток крови у некоторых моностилиферных немертин. До недавнего времени этому признаку придавалось небольшое значение, однако выделение из состава сборного рода *Tetrastemma* представителей с красной кровью в самостоятельный род *Quasitetrastemma* (Chernyshev, 2004) (табл. XXVIII, 3) создало некоторый прецедент. Виды рода *Quasitetrastemma* отличаются от типичных тетрастемм наличием маленького дополнительного нерва в боковых нервных стволах, непостоянным числом нервов в хоботе и глаз. В этом плане весьма интересно некоторое сходство *Quasitetrastemma* с родом *Ischyronemertes*, где представители одного из видов также имеют красную кровь.

3.7. Выделительная система

Выделительная система немертин относится к протонефридиальному типу с мультицилиарными терминальными клетками (Bartolomaeus, 1985; Jespersen, 1987; Jespersen, Lützen, 1987). Тем не менее в последние два десятилетия при ее описании немертинологи используют более нейтральный термин «нефридии». У представителей рода *Cephalothrix* описано множество не связанных друг с другом сериально расположенных нефридиев, имеющих терминальное «грибовидное расширение» (рис. 21 D). Некоторые авторы рассматривали их как модифицированные метанефридии (см. Сое, 1943), однако это не нашло подтверждений в современных исследованиях (см. Bartolomaeus, von Döhren, 2010). Наиболее полное типологическое и сравнительно морфологическое описание нефридиев немертин осуществлено Бартоломеусом и фон Дёреном (Bartolomaeus, von Döhren, 2010). Ими выделено 30 признаков для описания выделительной системы, анализ которых привел авторов к выводам относительно анцестрального строения протонефридиев немертин. Исходной признана выделительная система, состоящая из пары протонефридиев, расположенных в области передней кишки параллельно передне-задней оси тела и открывающихся наружу парой дорсолатеральных нефридиопор. Группа терминальных клеток (терминальные единицы) этих протонефридиев вдавалась в полость боковых кровеносных сосудов (иногда их именуют нефридиальными железами) – такое состояние описано у Carinomidae и многих Tubulanidae (рис. 11; табл. XXIX, 6). У кариномид терминальные единицы группируются в образования, которые именуются нефридиальными органами, причем пара дорсальных органов (в отличие от вентральных) не имеет прямой связи с нефридиями (см. Gibson, 1979a). Такое строение выделительной системы, так же как и сериально расположенные нефридии *Cephalothrix*, следует признать эволюционно продвинутым. К числу явных апоморфий можно отнести множественные и разветвленные выделительные каналы и выводные протоки (рис. 21, C), вентро-латеральные нефридиопоры, смещенные к головному отделу.

Уникальная выделительная система описана у *Arhynchonemertes axi*: нефридий один, расположен за ртом, с вентральной асимметрично расположенной нефридиопорой (Riser, 1988).

У многих немертин нефридиальную систему обнаружить не удалось. Прежде всего это виды родов *Cephalotrichella*, *Balionemertes*, *Hubrechtella*, *Tetramys*, *Sundbergia*, большинство *Ototyphlonemertidae*, некоторые мелкие *Tetrastemmatidae*, а также все *Pelagica*. Редукция выделительной системы неоспорима, по крайней мере, для губрехтиид (см. Senz, 1992b) и гоплонемертин. В роде *Ototyphlonemertes* нефридии были обнаружены у представителей трех архаичных видов (Чернышев, 1993в; Envall, 1996). Недавно Каджихара (Kajihara, 2007b) выявил нефридии у высокоспециализированных ототифлонемертесов, и это позволяет предположить наличие выделительной системы и у других видов, но из-за маленьких размеров она слабо заметна на срезах. Если принять, что у представителей *Cephalotrichella* и близкого рода *Balionemertes* нефридии отсутствуют первично, то придется признать их независимое происхождение у других архинемертин. Более правдоподобной выглядит гипотеза о неоднократной редукции выделительной системы как у *Eopola*, так и *Anopla*. Причины подобной редукции остаются неясными, так как зачастую нет связи ни с размерами тела, ни со специфическими условиями обитания. Например, у пелагических кратенемертид нефридии не только имеются, но и очень длинные (Crandall, Gibson, 1998; Chernyshev, 2005), в то время как у *Pelagica* их нет ни у одного из почти 100 видов.

У пресноводных, наземных и многих солоноватоводных немертин выделительная система мощно развита и тянется вдоль всего тела. По мнению Норенбурга (Norenburg, 1986), то обстоятельство, что степень развития выделительной системы у моностилиферных немертин напрямую зависит от их образа жизни, не позволяет использовать этот признак даже для выделения родов. Однако нефридии, тянущиеся вдоль всего тела или большей его части, известны и у некоторых морских немертин (виды родов *Plectonemertes*, *Prosadenoporus*, *Korotkevitchia* и др.). Все это наталкивает на мысль, что в некоторых группах (например, у плектонемертид и просорохмид) мощное развитие нефридиев началось задолго до освоения суши и водоемов с пониженной соленостью. В то же время у недавно описанной пресноводной немертины *Limnemertes poyangensis* выделительная система лишь немного заходит в область кишечника (Gibson, Wang, 2002), как и у исключительно морской немертины *Protetramemma viride* (Chernyshev, 2004) (табл. XXIX, 8). Все это позволяет утверждать, что в пресных и солоноватых водоемах могут обитать немертины с относительно короткой выделительной системой (как, например, некоторые солоноватоводные линеиды), и, значит, правы те авторы, которые нередко рассматривают степень развития нефридиев в качестве родового признака.

Строение клеток терминальной части нефридиев играет важную роль в систематике наземных, полуназемных и связанных с ними немертин. Как выяснили Мур и Гибсон (Moore, Gibson, 1981), у наземных и полуназемных представителей родов *Geonemertes* и *Prosadenoporus* терминальные клетки двуядерные и имеют поперечные «перекладочки» (рис. 21 E), число которых может быть видоспецифичным. У морских представителей *Prosadenoporus* также имеются подобные «перекладочки», и это позволило предположить, что такое строение терминальных клеток возникло еще в морской среде.

Степень разветвленности нефридиев и положение нефридиопор учитывается лишь при разграничении видов. Следует обратить внимание на то, что наблюдается отчетливая эволюционная тенденция смещения вперед нефридиев и

нефридиопор. Так, у палеонемертин нефридии обычно располагаются на значительном расстоянии за мозгом, а нефропоры обычно в задней части выделительной системы (рис. 21, А, В). У большинства вооруженных немертин нефридии с нефридиопорами смещаются ближе к мозгу, но могут заходить и в прецеребральную область (например, у *Communoporus cephalonephridialis*). Среди невооруженных немертин преорально (наряду с посторальными) расположенные нефридии описаны у некоторых видов *Cephalothrix*, а у *C. germanica* и *C. pacifica* имеется только пара преоральных нефридиев (Gerner, 1969). Эти нефридии, по мнению некоторых авторов (Bartolomaeus et al., 2009), могут соответствовать паре так называемых личиночных головных почек (см. раздел, посвященный личиночному развитию), выявленных у личинок двух видов *Cephalothrix*. Обратная тенденция – смещение пары нефропор назад, в среднюю часть тела – описана лишь у видов семейства *Korotkevitschiidae* (Chernyshev, 2005; Crandall, 2006).

У некоторых *Baseodiscus* описано впадение выводных каналов нефридиев в переднюю кишку, что отражено в диагнозе рода (Punnett, 1900b; Gibson, 1979b). У пресноводной гетеронемертины *Apatronemertes albimaculosa* нефридии также открываются в пищеварительный тракт – в переднюю кишку и кишечник (Wilfert, Gibson, 1974).

3.8. Паренхима

Пространство между стенкой тела и внутренними органами немертин заполнено соединительной тканью, которая представляет собой экстрацеллюлярный матрикс и отдельные клетки нескольких типов (Turbeville, Ruppert, 1985). Обычно эту ткань называют паренхимой. В отличие от соединительной ткани дермиса, кутиса и хобота паренхима окрашивается по методу Маллори в бледно-голубой цвет. У большинства немертин паренхима развита очень слабо. Хотя в описаниях немертин принято указывать степень развития паренхимы, в систематике этот признак практически не учитывается. Исключение составляют пелагические немертины, у большинства видов которых паренхима развита настолько сильно, что придает червям желеобразную консистенцию (табл. VII, 4; XXI, 2). Сходное развитие паренхимы описано и у некоторых донных гопплонемертин: у *Amphiporus gelatinosus* (Coe, 1905), у видов рода *Uniporus* (Brinkmann, 1914–1915). В ходе подготовки пелагических немертин к гистологическим исследованиям обычная заливка в парафин может приводить к сжатию тканей и как следствие уменьшению паренхимы. Так, на срезах голотипов *Nectonemertes acantosephala* и *Xenarmaueria acoesa* видно, что паренхима развита слабо, однако деформация тканей свидетельствует о том, что это явный артефакт. Таким образом, использовать для таксономических целей степень развития паренхимы у пелагических немертин следует с большой осторожностью.

3.9. Нервная система

Нервная система немертин в целом довольно проста и представлена, по меньшей мере, двумя обязательными компонентами – кольцевидным мозгом и боковыми нервными стволами. В литературе ее нередко называют ортогональной (Беклемишев, 1964), однако едва ли уместно называть ортогоном все типы нервной системы, которые имеют лишь поверхностное сходство (Незлин, 2010). У немертин выделяют также следующие нервы: дорсальный, вентральный, буккальные, головные, ринходеальные, хоботные, нервы церебральных органов и

прочие периферические нервы. Иногда периферическими называют нервы, которые занимают субэпителиальное положение (кроме боковых нервов). Мозг и боковые нервы состоят из ганглиозной (клеточной) ткани, в которой различимы уни- или биполярные нервные клетки, и фиброзной «сердцевины» (нейропиля).

Прежде всего, необходимо остановиться на положении нервной системы в стенке тела, поскольку оно имеет большое значение при выделении отрядов и семейств немертин.

3.9.1. Положение нервной системы. В положении мозга и боковых нервных стволов принято выделять следующие состояния (Friedrich, 1935; Hylbom, 1957; Sundberg, Hylbom, 1994): 1) в эпидермисе (род *Carinina*) (табл. XXX, 6); 2) между дермисом и наружной кольцевой мускулатурой (*Tubulanidae* s.l., *Hubrechtidae* s.l. кроме *Sundbergia*) (табл. XVII, 1; XXX, 4); 3) в передней части тела – между дермисом и наружной кольцевой мускулатурой, а в задней части боковые нервные стволы входят в продольную мускулатуру стенки тела (*Carinomella*, *Carinomidae*) (табл. XI, 5; XV, 3); 4) в продольной мускулатуре стенки тела на всем протяжении (*Cephalotrichidae*) (табл. X, 2, 3; XXX, 5); 5) в передней части тела – в эпидермисе, в задней – между дермисом и наружной кольцевой мускулатурой (*Carinina poseidoni*); 6) между наружной продольной и наружной кольцевой мускулатурой (*Heteronemertea*) (рис. 9, В; табл. XXIX, 2); 7) изнутри от внутренней продольной мускулатуры (*Arhynchonemertes* и *Hoploneemertea*) (рис. 9, С; табл. XXVII, 1–6). У гоплонемертин при наличии внутренней кольцевой мускулатуры боковые нервы могут располагаться между внутренней продольной и внутренней кольцевой, внутри внутренней кольцевой или изнутри последней.

Сундберг с соавторами (Sundberg et al., 2003) в качестве отдельного состояния выделяют положение нервной системы у архинемертины *Balionemertes australiensis*, у которой мозг располагается изнутри продольной мускулатуры, а боковые нервы – внутри неё. Однако следует обратить внимание, что положение мозга у этой немертины отличается от такового у вооруженных немертин тем, что экстраганглиозная ткань, связанная с мозгом, располагается внутри продольной мускулатуры. Таким образом, положение нервной системы *Balionemertes* лишь незначительно отличается от таковой у прочих архинемертин. Мы полагаем, что необходимо добавить еще 3 состояния: боковые нервные стволы как в состоянии 2, но ганглиозная часть мозга располагается в эпидермисе (*Protubulanus*); мозг и боковые нервы в передней части как в состоянии 6, но в задней части боковые нервы погружаются во внутреннюю продольную мускулатуру (*Poliopsis lacazei*); мозг и боковые нервы в передней части как в состоянии 2, но в задней части – как в состоянии 6 (*Sundbergia albula*). У *Carinomidae* в области мозга и передней части боковых нервных стволов обычно имеется слабо развитая наружная продольная мускулатура, поэтому для представителей этого семейства можно было бы выделить отдельное состояние, однако, как показали наши исследования, непосредственно у мозговых ганглиев и боковых нервов наружная продольная мускулатура развита очень слабо. Примечательно, что у *Carinoma mutabilis* и *Carinoma* sp. нами выявлено вхождение боковых нервных стволов в мускулатуру стенки тела в области передней, а не средней кишки (табл. XI, 5).

Среди немертинологов утвердилось мнение, что в процессе эволюции мозг и боковые нервы погружались внутрь кожно-мускульного мешка. Исключение

составляют лишь гетеронемертины, у которых нервная система оказывается внутри мускульной стенки тела благодаря появлению нового слоя продольных мышц, хотя её положение относительно остальных мускульных слоев не менялось. По этой причине необходимо определять положение мозга и боковых нервных стволов относительно постоянных слоев стенки тела – эпителия, дермиса, наружной кольцевой и внутренней продольной мускулатуры. При таком подходе различия между положением нервной системы у *Hubrechtidae* и *Heteronemertea* становятся не столь значительными, с учетом того, что у губрехтиидной немертин *Sundbergia* наблюдается «промежуточное» состояние.

По мнению Сундберга и Гильбома (Sundberg, Hylbom, 1994), интраэпителиальное положение нервной системы у *Carinina* является не исходным, а производным от состояния 2. Если принять это предположение, то каринины оказываются единственной группой немертин, у которых произошло не погружение нервной системы, а выход её в более периферийное положение. В пользу того, что именно состояние 2 является исходным для немертин, свидетельствует положение дорсального и вентрального нервов у каринин и других палеонемертин, которые (по крайней мере, в передней части тела) располагаются между дермисом и наружной кольцевой мускулатурой. Однако здесь уместно вспомнить давний спор относительно того, является ли эпидермальный нервный плексус бескишечных турбеллярий и немертодерматид исходным или производным состоянием (см. Иванов, Мамкаев, 1973). Данные молекулярного анализа показывают, что *Acoela* и *Nemertodermatida* – внешние группы по отношению к остальным *Bilateria* (Walberg et al., 2007). Интраэпителиальное положение нервной системы характерно и для форонид, которые с недавнего времени рассматриваются как близкая к немертинам группа (Giribet et al., 2009). Вполне допустима гипотеза исходного интраэпителиального положения мозга и боковых нервов и у немертин. С другой стороны, выход нервной системы в более периферийное положение распространен среди аннелид (Westheide, 1985; Müller, Westheide, 2002) – группы, которая филогенетически более близка к немертинам, чем к *Acoelomorpha*. Проведенное нами исследование ювенильных (только что вышедших из пилидии) особей *Hubrechtella juliae* показало, что боковые нервные стволы исходно имеют интраэпителиальное положение, что может рекапитулировать анцестральное состояние.

Обращает внимание неравномерность погружения нервной системы у некоторых палеонемертин: мозг и боковые нервные стволы в передней части нередко занимают более периферийное положение, чем боковые нервные стволы позади нефридиальной области. Подобное наблюдается у *Carinina poseidoni*, *Carinomellidae*, *Carinomidae* и отчасти у *Protubulanus* и *Polioplsis*. По нашему мнению, для кладистического анализа следует отдельно рассматривать положение мозга и передней части нервных стволов, с одной стороны, и задней части нервных стволов, с другой. В противном случае придется выделить слишком много состояний.

Погружение нервной системы хобота в некоторой степени коррелирует с положением остальной нервной системы, но примечательно, что нервы хобота никогда не залегают внутри наружного эпителия, даже у видов рода *Carinina*.

3.9.2. Мозг. Мозг немертин имеет кольцевидное строение и окружает ринходеум или ринхоцель. В нем принято различать дорсальные и вентральные ганглии (или доли) (табл. XXX, 1), дорсальную и вентральную комиссуры (табл.

XIX, 4). У палеонемертин границы между ганглиями каждой половины мозга выражены крайне слабо, главным образом в задней части, там, где от вентральных ганглиев берут начало боковые нервные стволы. Более того, у *Carinina* и *Protubulanus* на поперечных срезах нервные клетки мозга не всегда отграничены от эпителиальных клеток, так что сами границы ганглиев (и нервных стволов) не везде являются четкими. У гетеро- и гопплонемертин дорсальные и вентральные ганглии обычно хорошо обособлены (табл. XXX, 1), хотя у мелких вооруженных немертин (видов из родов *Tetrastemma*, *Oersteddia*, *Arenonemertes* и др.) границы выражены слабо (табл. XXXIII, 6) или отсутствуют (табл. XXIX, 3). Также не обособлены дорсальные и вентральные ганглии у пелагических немертин и *Sidoganemertes weberi*. Кроме того, у этих немертин дорсальные ганглии меньше вентральных, что рассматривается как плезиоморфное состояние (Stiasny-Wijnhoff, 1923b). Нейропили дорсальных ганглиев могут раздваиваться (табл. XXXIII, 3), и этот признак включается в описания видов.

Если вентральная комиссура всегда одна, то дорсальных комиссур у некоторых палеонемертин может быть две. У *Carinesta uchidai* дорсальная комиссура не обнаружена (Iwata, 1952), однако эти данные нуждаются в проверке. Мозг с единственной комиссурой описан у *Arhynchonemertes axi* (Riser, 1988). У палеонемертин и многих гетеронемертин дорсальная и вентральная комиссуры существенно не различаются ни по длине, ни по толщине. У вооруженных немертин вентральная комиссура обычно толще и короче дорсальной (табл. XXIX, 3), причем более всего эти различия выражены у моностилиферных немертин, когда дорсальная комиссура в 5–6 раз тоньше и в 2–3 раза длиннее вентральной. Исключение составляет вид *Proneurotes multioculatus*, у представителей которого дорсальная комиссура толще вентральной (Montgomery, 1897). У *Polystilifera* различия в толщине и длине комиссур мозга, как правило, небольшие (табл. XIX, 4).

Мозг и боковые нервные стволы немертин обычно покрыты тонким соединительно-тканым слоем – наружной неврилеммой, которая отделяет их от окружающих тканей. Наружная неврилемма характерна для большинства гетеронемертин (табл. XXXI, 8), архинемертин и всех вооруженных немертин. Её нет у видов *Carinomidae*, *Carinina*, *Protubulanus*. Сложность в определении наличия наружной неврилеммы у видов *Tubulanus* и *Callineridae* связана с тем, что в этих таксонах мозг и боковые нервные стволы окружены дермисом, который так же, как и неврилемма, состоит из экстрацеллюлярного матрикса. Наружная неврилемма отсутствует и у некоторых гетеронемертин, например, у видов рода *Micrura*. Фибриллярная часть мозга также может быть окружена неврилеммой, отграничивающей эту часть от ганглиозной, и эта неврилемма называется внутренней (табл. XXXI, 8). В систематике немертин наличие-отсутствие внутренней неврилеммы учитывается при выделении родов некоторых вооруженных немертин, а о распространении этой структуры среди невооруженных немертин информация далеко не полная. По всей видимости, внутренняя неврилемма имеется у всех гетеронемертин, даже у тех, у которых нет наружной. Внутренняя неврилемма описана у ряда *Cephalotrichidae* (Sundberg et al., 2003; личные данные) и, по-видимому, свойственна всем архинемертинам. Среди *Euplota* внутренняя неврилемма развита у подавляющего большинства *Reptantia*, полностью отсутствует у *Pelagica* и крайне редко встречается у *Monostilifera*. Наши исследования позволяют утверждать, что внутренняя неврилемма, по-видимому, есть у многих

палеонемертин, но у видов родов *Tubulanus* и *Callinera* она крайне слабо развита, дискретна, примыкает только к внешней поверхности фибриллярных ядер. Примечательно, что и у *Carinina*, и у *Protubulanus* прослеживается четкая связь между внутренней неврилеммой и дермисом (табл. XXXIII, 5). У *Tubulanus* и *Callinera* дермис имеет положение, характерное для наружной неврилеммы. Можно предположить, что неврилемма является производной экстрацеллюлярного матрикса дермиса. По крайней мере, у многих палеонемертин дермис неотличим от наружной неврилеммы и связан с внутренней неврилеммой. По-видимому, погружение нервной системы в толщу кожно-мышечного мешка привело к захвату части дермального экстрацеллюлярного матрикса и формированию одного или двух слоев неврилеммы. Свидетельством подобной связи может служить наличие у архинемертин и кариномид двух перемычек кольцевой мускулатуры, соединяющих боковые нервные стволы с наружной кольцевой мускулатурой (табл. X, 2, 3; XI, 6; XXX, 5).

В мозге ряда немертин (многие гетеронемертины, кариномиды, род *Cephalotrichella* из архинемертин и некоторые вооруженные немертины) имеются так называемые клетки неврохорды (нейрохорды или неврохордные клетки), которые являются гигантскими нейро-секреторными клетками с крупными ядрами (табл. XXX, 1, 2). Число их невелико (от одной до нескольких в каждой половине мозга), и обычно они примыкают к внутренней поверхности фибриллярной части мозга. Локализация этих клеток в мозге может быть разной даже в пределах рода. У большинства видов эти клетки находятся в вентральных ганглиях, но у *Cerebratulus niveus* гигантские клетки выявлены в верхней части дорсальных ганглиев (табл. XXX, 1), в то время как в вентральных они меньше и не столь сильно отличимы от других крупных клеток мозга. У некоторых гетеронемертин значительное число неврохордных клеток расположено вдоль боковых стволов (Bürger, 1895; Montgomery, 1897).

Следует отметить, что само понятие «гигантские клетки» довольно относительно. Их размеры у разных видов различны, почти всегда можно найти клетки, размеры которых велики, но они не могут быть названы гигантскими только потому, что существуют клетки еще большего размера. Исследования срезов *Cerebratulus marginatus*, окрашенных по Фельгену, показали, что в более крупных ядрах хроматин менее плотный, чем в мелких. Это может являться свидетельством того, что все ядра ганглиозных клеток диплоидны. Пока мы не подтверждаем гипотезу о том, что неврохордные клетки – это гигантские полиплоидные нервные клетки. Более того, нельзя утверждать, что неврохордные клетки гомологичны у разных немертин, так как они могут иметь разную локализацию.

Неврохордные клетки кариномид и вооруженных немертин, как правило, заметно меньше аналогичных клеток гетеронемертин, более интенсивно окрашены (табл. XXXI, 3) и имеют разную локализацию. Вопрос о том, у каких вооруженных немертин имеются настоящие неврохордные клетки, требует дополнительных исследований (Maslakova, 2005). Например, оказалось, что у *Prosa-denoporus arenarius* за неврохордные клетки ошибочно были приняты нейроны типа III (Maslakova, Norenburg, 2008b). Из 9 видов этого рода неврохордные клетки есть у 5 видов, т. е. в данном случае наличие-отсутствие этих клеток (а также неврохордов) рассматривается как признак видового уровня. Необходимо отметить, что наличие крупных нейронов типа III, описанных Бюргером (Bürger,

1897–1907), также может оказаться таксономическим признаком (Schwartz, 2009).

Нередко от клеток неврохорды в боковые нервные стволы отходит крупный аксон – так называемая неврохорда (рис. 11). Наличие-отсутствие клеток неврохорды и самой неврохорды – важный признак в родовой систематике немертин. В сравнительном плане эти образования не исследовались, их гомология даже в пределах *Heteronemertea* вызывает сомнения. У видов *Hubrechtella* имеется неврохорда (табл. XXX, 4), но не выявлены неврохордные клетки. Как отмечает Маслакова (Maslakova, 2005), у некоторых *Prosorhochmidae* не удалось выявить связь между неврохордой и неврохордными клетками. Неврохордоподобная структура обнаружена у *Protetrastemma viride* (табл. XXIX, 8), хотя явных неврохордных клеток в мозге нет (Chernyshev, 2004). Таким образом, использование в таксономических построениях признаков, связанных с наличием-отсутствием неврохордных клеток и неврохорды, требует дальнейших исследований.

3.9.3. Боковые нервные стволы. Пара боковых нервных стволов отходит от вентральных ганглиев и располагается латерально или латеровентрально. У форм с сильно уплощенным телом (например, у многих *Pelagica*) эти нервы находятся у вентральной поверхности тела, но такое положение следует считать вторичным. Строение боковых нервных стволов впервые начали использовать при выделении новых родов пелагических немертин (Brinkmann, 1917a, b; Сое, 1926) и лишь затем – в родовой систематике всех вооруженных немертин. У невооруженных немертин учитывается только наличие-отсутствие неврохорды; других существенных различий в этой группе не выявлено. У многих *Eopla* боковые нервные стволы имеют так называемый дополнительный нерв (рис. 11; табл. XXXI, 6, 7), который берет свое начало от дорсальных ганглиев мозга (табл. XXX, 3). Дополнительный нерв лишен ганглиозной ткани и всегда связан с дорсальной частью боковых нервов, с которыми он фактически сливается. У некоторых пелагических немертин (например, у *Armaueriidae*) нейропиль может раздваиваться, образуя ложный дополнительный нерв. Настоящий дополнительный нерв отличается от ложного тем, что он появляется уже в задней части мозга и прилегает к дорсальной неврилиемме боковых нервов, гранича с ганглиозной тканью лишь в своей вентральной части.

У одних немертин дополнительный нерв очень короткий, у других – длинный и тянется вдоль всего тела. Фридрих (Friedrich, 1935, 1955) полагал, что длина дополнительного нерва – важный признак родового уровня. Эта точка зрения несколько пошатнулась, когда были описаны виды родов *Oerstediella* и *Antarctonemertes* с длинными дополнительными нервами (Чернышев, 1993б). Позже на видах рода *Oerstedia* и *Antarctonemertes* было показано, что длина дополнительных нервов может варьировать (Envall, Sundberg, 1993; Чернышев, 1999а). Однако еще до этих работ внутривидовая вариабельность длины дополнительного нерва была известна у пелагических немертин. Более того, у некоторых пелагических немертин особи одного вида могут различаться по наличию-отсутствию дополнительного нерва (Короткевич, 1964; Maslakova, Norenburg, 2001). Пока это явление отмечено у видов семейств *Pelagonemertidae* и *Armaueriidae*. Подобная «неустойчивость» в морфологии боковых нервов практически не встречается у моностилиферных немертин. Тем не менее и в этой группе наличие дополнительного нерва не всегда является основанием для выделения но-

вого рода. Например, у некоторых видов рода *Ototyphlonemertes* имеется дополнительный нерв, в то время как у других его нет. Мы полагаем, что таксономическое значение этого признака определяется для каждой группы вооруженных немертин отдельно, с учетом других признаков. Есть группы, в которых наличие дополнительного нерва – неизменное состояние (например, *Oerstediiidae*), в других его никогда нет (*Cratenemertidae*). Что касается пелагических немертин, то для них, по-видимому, следует выделять 3 состояния: 1) дополнительный нерв всегда отсутствует; 2) дополнительный нерв различной длины, чаще короткий, у некоторых особей не развит; 3) дополнительный нерв длинный, всегда имеется. Можно предположить, что у *Pelagica*, как наиболее древней группы вооруженных немертин, развитие дополнительного нерва не столь детерминировано, как у других немертин.

У *Tetraneuronemertes* в области передней кишки описана пара дополнительных вентролатеральных нервов, которые берут начало от боковых нервных стволов и затем вновь присоединяются к ним (Sundberg et al., 2007). По размеру и строению эти нервы не отличаются от боковых нервных стволов и едва ли гомологичны дополнительным нервам, так как имеют иное происхождение.

Боковые нервные стволы часто имеют нейромиофибриллы, выполняющие, по-видимому, опорную функцию. Это обычно продольные мышечные волокна (табл. XI, 7–9; XXXI, 2, 4, 5; XXXIV, 4), которые у вооруженных немертин берут начало от мускулатуры стенки ринхоцеля, входят в мозг и затем продолжают в боковых нервных стволах. Термин «миофибрилла» широко используется в немертинологической литературе, хотя в данном случае речь идет не о внутриклеточных фибриллах. Достоверной информации о нейромиофибриллах у невооруженных немертин практически нет. Отдельные (преимущественно радиальные) мускульные волокна имеются в мозге многих палео- и гетеронемертин (табл. IV, 4, 5; V, 5; XXXI, 1), но они относятся к интраганглиозной мускулатуре. Следует подчеркнуть, что настоящие нейромиофибриллы не проходят сквозь боковые нервы (как радиальные мускульные волокна у многих *Anopla*), а целиком в них заключены.

Продольные мускульные волокна, расположенные на периферии боковых нервов у *Carinoma mutabilis* (табл. XI, 5), более всего похожи на нейромиофибриллы, однако и они могут выходить из нервной ткани, поэтому я полагаю, что у палеонемертин настоящие нейромиофибриллы отсутствуют. Среди гетеронемертин у *Kukumia solomoniensis* описаны продольные нейромиофибриллы, которые располагаются снаружи внутренней невриллеммы боковых нервных стволов (Gibson, Sundberg, 2002). Мною многочисленными нейромиофибриллами с аналогичным расположением были выявлены у *Cerebratulus signatus* (табл. XI, 7), *Nipponomicrura uchidai* и *Evelineus cf. tegrillus*. В меньшем числе есть они у *C. marginatus* и *Micrura kulikovae*.

Нейромиофибриллы описаны у многих видов вооруженных немертин, чья внутренняя морфология изучалась достаточно подробно. Широкое распространение продольных нейромиофибрилл у гоплонемертин и отсутствие их у большинства *Anopla* позволяет предположить, что эти мускульные волокна могли появиться как опорный элемент центральной нервной системы, которая располагается в паренхиме. В ходе погружения нервной системы часть волокон продольной мускулатуры стенки тела могли остаться связанными с боковыми нервами. Подобное мы наблюдаем у архинемертин из рода *Cephalotrichella* (табл. X,

2): у них изолированные тяжи продольной мускулатуры стенки тела прилегают к внутренней стороне нервных стволов, напоминая тяжи нейромиофибрилл у пелагической немертины *Pendonemertes levinseni* (Brinkmann, 1917b). Связь нейромиофибрилл с ринхоцелем в области мозга можно объяснить тем, что они берут начало от прецеребральной септы в области ее присоединения к хоботу. Как было показано выше, прецеребральная септа связана с продольной мускулатурой стенки тела.

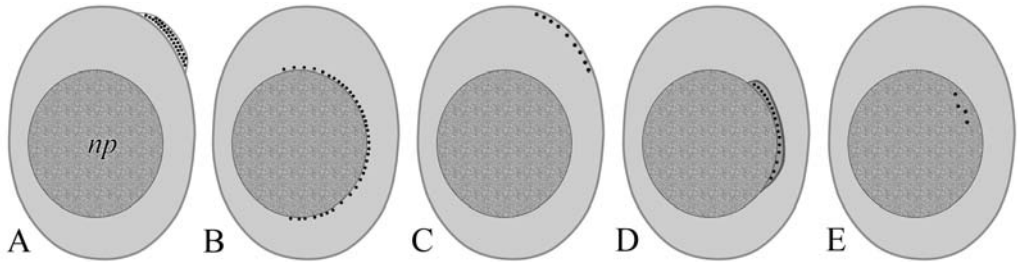


Рис. 22. Расположение нейромиофибрилл в боковых нервных стволах (описания см. в тексте). Сокращения: пр – нейропиль.

Расположение нейромиофибрилл и их количество могут быть использованы в систематике Ecnorpha. Впервые на это обратил внимание Бринкманн (Brinkmann, 1917b), описавший у некоторых видов пелагических немертин мускульные тяжи, связанные с боковыми нервами. Много позже Крэндэлл (Crandall, 1993) отметил для Cratenemertidae инкапсуляцию миофибрилл в боковых нервах (табл. XI, 9; XXXI, 2; XXXIV, 4). Однако до сих пор типология признаков, связанных с этими миофибриллами, оставалась очень слабо разработанной. Следует выделить нижеследующие признаки и состояния.

1. Количество миофибрилл: отсутствуют, единичные (1–5), многочисленные (более 10).

2. Характер миофибрилл: продольные, кольцевые (спиральные). Последние описаны у *Kateginemertes parmiornatus* (Iwata, 1998), и их не следует путать с кольцевой мускулатурой стенки тела, которая может окружать боковые нервные стволы у невооруженных немертин.

3. Степень агрегации: разрозненные, объединены в тяж (как у многих Pelagonemertidae и *Pendonemertes*).

4. Расположение: внутри нейропиля (рис. 22, E), на границе между нейропилем и ганглиозной частью (рис. 22, B), на периферии ганглиозной части (рис. 22, C), снаружи ганглиозной ткани нервов (рис. 22, A). Последнее состояние встречается только у некоторых пелагических немертин (*Pendonemertes* и многие Pelagonemertidae).

5. Характер обособленности от нервной ткани: не изолированы (рис. 22, B), окружены соединительной тканью (инкапсулированные) (рис. 22, D). Второе состояние уникально для Cratenemertidae s.l.

Сведения о положении нейромиофибрилл у рептантных полистилиферных немертин довольно скудные. Стиасни-Вайнгофф (Stiasny-Wijnhoff, 1936) обратила внимание на строение боковых нервов Reptantia. В описании *Curranemertes natans* указывается наличие продольных миофибрилл «...embedded in connective tissue

between outer and inner neurilemma...» (Kirsteuer, 1973, p. 129). Гибсон у близкого вида *Urichonemertes pilorhynchus* описывает сходные миофибриллы, однако на фотографии (Gibson, 1983: fig. 10 F) видно, что мускульные волокна располагаются снаружи внутренней неврилеммы. Крэндэлл (Crandall, 2001) отмечает, что у *Reptantia* в ганглиозном слое имеются неизолированные миофибриллы. Наконец, для *Kameginemertes parmiornatus* указывается наличие в боковых нервных стволах кольцевых миофибрилл (Iwata, 1998). У *Uniporus borealis* мною выявлены примыкающие к нейропилу группы продольных миофибрилл, а также единичные кольцевые (? спиральные) миофибриллы (табл. XXXI, 4, 5). У 5 видов изученных мною неидентифицированных *Reptantia* (главным образом, *Drepanophoridae*) многочисленные нейромиофибриллы располагаются на границе между нейропилем и клеточной частью нервных стволов (табл. XI, 8).

Крэндэлл (Crandall, 2001) отмечает, что для инкапсулированных миофибрилл можно выделить несколько состояний, но не указывает, каких именно. По нашим наблюдениям, эти различия заключаются в характере расположения миофибрилл внутри соединительно-тканной оболочки, однако значение этого признака в родовой систематике остается неясным. Не исключено, что соединительно-тканная капсула, окружающая нейромиофибриллы у кратенемертид (и, возможно, рептанций), является рудиментарной неврилеммой. На это указывает происхождение капсулы: она формируется из наружной неврилеммы в месте вхождения миофибрилл в мозг.

3.9.4. Периферическая нервная система. Несмотря на наличие у немертин разнообразных периферических нервов, их строение и даже наличие-отсутствие крайне редко используются в систематике на родовом уровне, хотя еще в 1926 г. Ку установил новый род пелагических немертин *Neuronemertes*, отличающийся чрезвычайно развитой периферической нервной системой (Сое, 1926). Для видов семейства *Hubrechtiidae* s.l. отмечено наличие так называемой субэпителиальной невральной прослойки («прокутис» – см. раздел, посвященный дермису и кутису), в которой действительно содержится нервный плексус (табл. XXXII, 2). Несомненно, эпидермальный нервный плексус и субэпителиальные нервы имеются у всех немертин, но порой обнаружить его удастся только методами флуоресцентной иммуногистохимии (табл. XXXII, 2, 4, 6, 7) (Зайцева и др., 2007). Попытки выявить в расположении периферических нервов элементы метамерии предпринимал еще Ку (Сое, 1926), однако с тех пор исследования в этом направлении практически не велись. Нами метамерно расположенные поперечные нервы были выявлены у видов рода *Cephalothrix* (табл. XXXII, 4).

Среди периферических нервов наибольший интерес представляет дорсальный нерв, который обнаружен во всех группах немертин и занимает сходное положение, примыкая снаружи к наружной кольцевой мускулатуре (хотя бы в передней части) (табл. IX, 4; XV, 2; XXXII, 3–5). У кариномид в задней части он может погружаться под мускулатуру стенки тела и примыкать к ринхоцелю (табл. XV, 4). У некоторых палеонемертин он раздваивается, образуя верхний и нижний дорсальные нервы, причем нижний всегда погружен в мускулатуру и примыкает к внутреннему кольцевому слою (Hulbom, 1957). Подобное раздвоение обнаружено и у некоторых гетеронемертин, но нижний дорсальный нерв примыкает к стенке ринхоцеля (табл. XV, 2). У двух видов рода *Callinera* пара дорсальных нервов в задней части тела занимает симметричное положение

(табл. XVII, 6) (Kajihara, 2006; Chernyshev, 2008). С дорсальным нервом связан дорсальный перекрест, о чем уже говорилось в разделе, посвященном стенке тела.

Значительно меньше информации о вентральном нерве, с которым должен быть связан вентральный перекрест. Проблема в том, что вентральный нерв заметно меньше дорсального и практически не выявляется на гистологических препаратах. Буккальные нервы, имеющиеся у невооруженных немертин (табл. XXXII, 5), не являются производными этого нерва, хотя и происходят от вентральной комиссуры мозга или вентральных ганглиев. Строение буккальных нервов (их связь друг с другом и с мозгом) используется в видовой систематике архинемертин. Виды двух родов, *Cephalotrichella* и *Balionemertes*, имеют пару очень крупных буккальных нервов, что отличает их от других архинемертин.

У вооруженных немертин периферические субэпидермальные продольные нервы нередко хорошо развиты (табл. XXXIII, 1). У ряда *Euploa* описана пара дорсолатеральных нервов, берущих свое начало от дорсальных ганглиев мозга и располагающихся под продольной мускулатурой стенки тела. Эти нервы описаны у большинства *Polystilifera*, но также известны и у некоторых моностилиферных немертин (*Prostoma graecense*, *Pheroneonemertes diana* и др.) и *Malacobdella grossa*. Используя методы флуоресцентной иммуногистохимии, мы выявили дорсолатеральные нервы у *Ototyphlonemertes martynovi* (табл. XXXII, 6) и *Quasitetrastemma stimpsoni* (примечательно, что дорсальный и вентральный нервы у них отсутствовали). Вслед за Зенцом (Senz, 1993c) мы считаем, что наличие этих нервов было свойственно предкам современных гоппонемертин. Из этого можно заключить, что пара дорсолатеральных нервов – синапоморфия *Notolopnemertea*. У *Q. stimpsoni* была выявлена также пара субвентральных продольных нервов (табл. XXXII, 7), которые, возможно, будут найдены и у других гоппонемертин.

В последнее время предпринимаются попытки привлечь для таксономических и филогенетических построений расположение и строение ринходеальных нервов, а также нервов, иннервирующих церебральные органы (Crandall, 2001). К сожалению, нам ничего не известно о строении этих нервов у подавляющего числа видов. Также крайне мало информации о нервах, расположенных в стенке ринхоцеля (табл. XXXII, 3).

3.10. Органы чувств

У немертин имеются следующие органы чувств: церебральные органы, фронтальный орган, глаза, латеральные и лентовидные органы, статоцисты. Известны также эпителиальные сенсорные структуры – медиальные дорсальные «ямки» (у кариномид) (табл. XXXV, 6) и тактильные цирри.

3.10.1. Церебральные органы. Пара церебральных органов (органов химического чувства) имеется у большинства немертин. Они в той или иной степени связаны с мозгом и открываются наружу парой отверстий. Отсутствие этих органов – важнейшее в систематике немертин состояние, характерное для всех архинемертин, кариномид, каллинерид, пелагических полистилиферных немертин и бделлонемертин, а также *Arhynchonemertes axi*. Среди моностилиферных немертин церебральных органов нет у видов рода *Carcinonemertes*. У интерстициальных немертин (*Ototyphlonemertes*, *Annulonemertes*) различные стадии редукции этих органов могут наблюдаться в пределах рода (Чернышев, 1993в; Еп-

vall, Norenburg, 2001; Чернышев, Миничев, 2004). В то же время они свойственны всем без исключения гетеронемертинам и Reptantia.

До сих пор остается открытым вопрос, является ли отсутствие церебральных органов только следствием редукции или же у некоторых немертин это исходное состояние. По мнению Стиасни-Вайнгофф (Stiasny-Wijnhoff, 1923b), у пелагических немертин и малакобделл, равно как и у некоторых палеонемертин, отсутствие может быть первичным состоянием. Если мы примем эту гипотезу, то будем вынуждены признать независимое происхождение церебральных органов в нескольких группах немертин. Парные хеморецепторные органы, связанные с мозгом, неоднократно появлялись в разных группах беспозвоночных, поэтому независимое происхождение очень сходных структур в пределах типа не кажется абсурдным. Однако для подобных заключений должны быть более веские аргументы.

У вооруженных немертин, Hubrechtiidae и гетеронемертин церебральные органы сходного строения, погруженные, изначально связаны с задними долями мозга и отделены от них. У тубулянид церебральные органы не погружены в глубь тела, очень просто устроены, обычно связаны с боковой поверхностью мозга (табл. XXXIII, 5). Бюргер (Bürger, 1897–1907) не без оснований полагал, что у тубулянид мы наблюдаем начальные этапы формирования церебральных органов. Действительно, у форм с непогруженной нервной системой трудно ожидать наличие погруженных церебральных органов, и подобные, преимущественно эпителиальные сенсорные структуры потенциально более подвержены полной редукции. Это обстоятельство косвенно объясняет, почему среди Anopla именно у низших форм широко распространено отсутствие церебральных органов, в то время как у гетеронемертин эти органы хорошо развиты даже у симбиотических и интерстициальных форм. Наличие у личинок архинемертин пары сенсорных структур в том месте, где у других немертин располагаются церебральные органы (Iwata, 1960) (рис. 27, D; табл. XL, 7), возможно, является доказательством того, что церебральные органы были у их предков. Однако эти образования могут быть и чисто провизорными структурами.

Положение и структура церебральных органов имеют очень ограниченное применение в систематике Anopla, но исключительно важны в систематике Enoptla. Пока нет данных, позволяющих судить о разнообразии морфологии церебральных органов у гетеронемертин, но у палеонемертин степень их развития довольно различна в пределах рода *Tubulanus*: от простых эпидермальных (табл. XXXIII, 5) до частично погруженных с разнообразным клеточным составом структур. У гетеронемертин прослеживаются различные стадии интеграции церебральных органов с задней частью мозга: плезиоморфным следует считать состояние, при котором постцеребральные по положению органы обособлены от мозга (табл. XXXIII, 4), а апоморфным – тесное соединение органов с дорсальными ганглиями (табл. XXIX, 1; XXXIII, 3; XXXV, 4) (Norenburg, 1993; Schwartz, Norenburg, 2001). При этом церебральные органы архаичных форм погружены в толщу мускулатуры тела так же, как и мозг; апоморфным следует считать состояние, при котором они погружаются под внутреннюю продольную мускулатуру (Schwartz, Norenburg, 2001). У губрехтиид (наиболее архаичных среди Pilidiophora) церебральные органы всегда более погруженные, чем субэпидермальный мозг (табл. XXXIII, 4), хотя расположены постцеребрально и от-

делены от мозга. Это может свидетельствовать о том, что церебральные органы погрузились в толщу кожно-мускульного мешка раньше, чем нервная система.

Каналы церебральных органов многих архаичных форм открываются наружу постцеребрально или на уровне задней части мозга. Смещение отверстий церебральных органов в область перед мозгом для *Anopla* не характерно. У вооруженных немертин церебральные органы могут иметь следующее положение:

1) полностью позади мозга, с задним положением отверстий (некоторые *Reptantia*) (рис. 23 А);

2) заходят за мозг, но выводные каналы располагаются в области мозга (многие *Reptantia* и *Cratenemertidae*) (рис. 23, В, С; табл. XXXIV, 1, 2; XXXV, 1-3);

3) располагаются в области мозга (некоторые моностилиферные немертины – роды *Ammonemertes*, *Protetrastemma* и др.) (рис. 23, F; 25, А; табл. XXXIII, 6; XXXV, 5);

4) немного заходят в область мозга, но их передняя часть и каналы располагаются перед ним (многие моностилиферные немертины) (рис. 23, E; 25, В; табл. XXVIII, 2);

5) располагаются перед мозгом (многие моностилиферные немертины) (рис. 23, D, H, G).

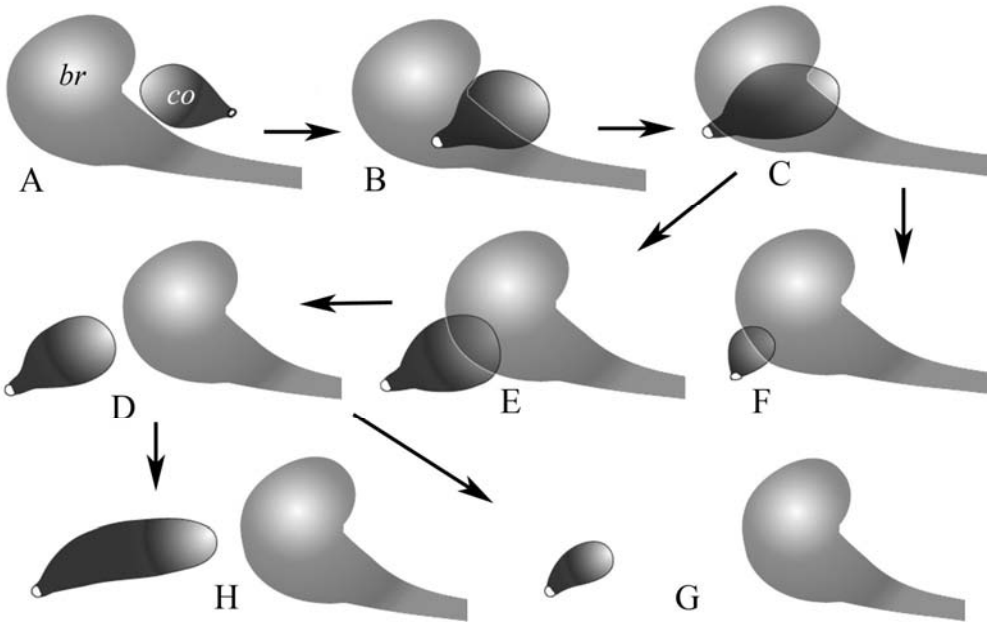


Рис. 23. Схемы положения церебральных органов относительно мозга (стрелками показаны эволюционные трансформации; пояснения см. в тексте). Сокращения: br – мозг, co – церебральный орган.

Следует отметить, что разные авторы иногда расходятся в определении того, какое из перечисленных состояний присуще тем или иным видам. Прежде всего это касается того, заходят ли церебральные органы в область мозга или нет. Относительное положение церебральных органов может меняться в процессе

фиксации материала: если немертина при фиксации сильно сокращается, то церебральные органы, расположенные перед мозгом, могут частично оказаться под ним. Установить истинное положение церебральных органов и их изменение в ходе сокращения тела помогают исследования живых немертин (табл. XXXV, 3, 5): при сильном сокращении головного конца прецеребрально расположенные церебральные органы тетрастемматид и амфипорид смещаются под мозг.

Определение исходного состояния представляется довольно простой задачей, так как кажется, что положение церебральных органов позади мозга у *Eopla* плезиоморфно, как и у *Pilidiophora*. Однако Харлин и Сундберг (Härlin, Sundberg, 1995), базируясь на построенной ими кладограмме, считают, что плезиоморфным для *Reptantia* (и, следовательно, для *Eopla* в целом) является положение церебральных органов у латеральных сторон мозга (рис. 23, С), в то время как смещение церебральных органов за мозг – апоморфное состояние. С этим нельзя согласиться: во-первых, состоянию 23А должно предшествовать состояние 23В, иначе трансформация 23С→А будет выглядеть морфологическим скачком, минуя промежуточные состояния; во-вторых, широкое распространение состояния 23С у *Reptantia* сомнительно. Так, для *Uniporus borealis* Харлин и Сундберг указывают латеральное положение церебральных органов, хотя, по данным Стиасни-Вайнгофф (Stiasny-Wijnhoff, 1934) и нашим материалам, у этого вида церебральные органы в задней части заходят за мозг. Именно такое состояние следует считать наиболее распространенным среди *Reptantia*.

Латеральное положение церебральных органов присуще, по-видимому, *Siboganamertes weberi*, но, судя по всему, единственный известный экземпляр этого вида при фиксации сильно сократился, поэтому исходная топография органов могла претерпеть существенные изменения. У другого архаичного вида *Reptantia* – *Sagaminermertes nagaiensis* – церебральные органы занимают постцеребральное положение (Iwata, 1988). Исходя из того, что церебральные органы гетеро- и гопплонемертин гомологичны, мы все же склонны предполагать первичность состояния 23А для обеих групп. К сожалению, данные о развитии церебральных органов у *Reptantia* ограничиваются несколькими предложениями и одним рисунком, которые описывают более поздние стадии (Лебединский, 1898).

То, что положение церебральных органов в области перед мозгом является эволюционно продвинутым состоянием, подтверждается эмбриологическими данными. Так, у *Emplectonema gracile* и *Oerstedia dorsalis* церебральные органы вначале заходят в область мозга (Iwata, 1960), в то время как у половозрелых особей они располагаются далеко перед мозгом (рис. 23, G). Однако нельзя игнорировать и то, что в случае педоморфоза церебральные органы эволюционно продвинутых форм могут сохранить «ювенильное» положение (то есть располагаться в области мозга). Подобный сценарий, хотя и не обсуждался в немертинологической литературе, но, вероятно, имеет место среди мейобентосных форм, таких, как *Arenonemertes*, длина тела которых составляет всего 1–3 мм. Но как быть, например, с видами из родов *Austroprostoma*, *Ammonemertes* и *Protetastemma*, церебральные органы которых также располагаются в области мозга? Если нет свидетельств педоморфных изменений внутренней организации, логично предположить, что церебральные органы в области мозга – плезиоморфное состояние. У *Ammonemertes erseusi* небольшие размеры тела, сильно реду-

цирована дорсовентральная мускулатура, короткая слепая кишка, лишенная боковых карманов, нет пилоруса – все это косвенно указывает на упрощение организации, поэтому педоморфоз вполне вероятен. Напротив, у *Protetrastemma viride* длина тела до 15 мм, дорсовентральная мускулатура хорошо развита, имеются и пилорус, и боковые карманы слепой кишки, поэтому для этой немертины нет достаточных оснований предполагать «ювенилизацию».

Строение церебральных органов имеет большое значение в систематике рептантных вооруженных немертин. Именно в этой группе церебральные органы исключительно разнообразны и сложно устроены. Выделяют следующие таксономически важные признаки: форма и положение каналов, наличие-отсутствие железистого аппендикса и неврилеммы, наличие-отсутствие желез в развилке каналов, положение отверстий церебральных органов и др. Подробнее остановимся на строении каналов церебральных органов.

Выделяют три основных типа каналов: 1) простые, 2) раздвоенные, обе ветви выстланы сенсорным эпителием, 3) раздвоенные: ветвь с мешковидной полостью выстлана асенсорным эпителием, а вторая ветвь выстлана сенсорным эпителием. Каналы первого типа свойственны большинству *Monostilifera* и *Siboganemertes* из *Polystilifera*. Каналы второго типа характерны для рептантных немертин группы *Inaequifurcata*, всех видов семейства *Cratenemertidae* (табл. XXXIV, 2; XXXV, 2;) и некоторых представителей семейства *Plectonemertidae* (роды *Antiponemertes* и *Argonemertes*). Каналы третьего типа обнаружены у рептантных немертин группы *Aequifurcata* и некоторых моностилиферных немертин (например, *Furugelmina*). Практически все авторы сходятся во мнении, что простые каналы – исходное для полистилиферных немертин состояние. Стиасни-Вайнгофф (Stiasny-Wijnhoff, 1936) склоняется к тому, что оба типа раздвоенных каналов могли сформироваться независимо, хотя по ряду признаков *Aequifurcata* примитивнее.

Харлин и Сундберг (Härilin, Sundberg, 1995), на основе кладистического анализа, приходят к заключению, что представители *Aequifurcata* составляют монофилетическую группу, берущую начало от парафилетической группы *Inaequifurcata*. Однако и за пределами *Reptantia* в двух семействах моностилиферных немертин, *Cratenemertidae* и *Plectonemertidae*, известны такие же церебральные органы. Из этого может следовать три предположения. Первое выдвинул Гибсон (Gibson, 1988a): *Reptantia*, *Plectonemertidae* и *Cratenemertidae* образуют монофилетическую группу *Paramonostilifera*, поэтому мешковидная полость в церебральных органах во всех трех таксонах гомологична. Если исходить из этой гипотезы, то у *Siboganemertes* и большинства *Plectonemertidae* произошло упрощение строения каналов. Альтернативная точка зрения отражена в работах с критикой системы Гибсона (Sundberg, 1990; Senz, 1993c; Чернышев, 1993a, 2003b): раздвоенные каналы церебральных органов появились независимо у *Reptantia*, *Cratenemertidae* и *Plectonemertidae*. Эта гипотеза берется нами в качестве основной. Наконец, возможно еще одно предположение: наличие мешковидной полости в церебральных органах – исходное плезиоморфное состояние у *Euplota*, и в разных группах происходит редукция одной из ветвей. Данная гипотеза не поддерживается критерием внегруппового сравнения, поскольку у *Aplota* каналы церебральных органов не раздвоены.

3.10.2. Глаза. Признаки, связанные с числом и расположением глаз, используют в систематике вооруженных немертин очень давно. У невооруженных

немертин наличие-отсутствие глаз служит лишь для разграничения видов. Исключение составляют архинемертины: в этой группе наличие многочисленных эпидермальных глаз является одним из отличий родов *Cephalotrichella* (табл. XXXVI, 5) и *Balionemertes* (табл. XXXVI, 6) от *Cephalothrix* s. l. Пара эпидермальных глаз обнаружена у личинок *Cephalothrix* (рис. 27, D; табл. XL, 7) (Smith, 1935; Iwata, 1960; Чернышев, 2001), но при метаморфозе они исчезают. Эпидермальные глаза были также описаны у *Carinesta tubulanoides* (Gibson, 1990a) и *Tubulanus riceae* (Ritger, Norenburg, 2006). По всей видимости, эпидермальные глаза – исходные органы зрения немертин. У гетеронемертин глаза погружены в кожно-мускульный мешок, а у гоппонемертин располагаются в паренхиме. Интересно то обстоятельство, что среди Anopla глаза отсутствуют у очень многих видов, их нет ни у одного представителя родов *Carinoma*, *Carinina*, *Callinera*, *Cephalothrix*, *Hubrechtella*. По-видимому, глаз нет и у большинства гетеронемертин, хотя отсутствие органов зрения у многих крупных линеид не всегда очевидно. Так, например, большинство исследователей считало, что *Cerebratulus marginatus* не имеет глаз, однако Кантель (Cantell, 1975) показал их наличие. Многочисленные глаза, расположенные на дорсальной стороне головы, известны у видов рода *Baseodiscus*. У Lineidae число глаз варьирует от двух до нескольких десятков, обычно они располагаются по краю боковых головных щелей, нередко внутри них. У *Parborlasia corrugata* описаны образования, похожие на глаза, но не являющиеся таковыми (Meyer-Rochow, Reid, 1993). У ювенильных *Lineus alborostratus* видна пара «глаз» (табл. XXXVI, 2), но в процессе роста эти глазные пятна превращаются в диффузное скопление пигмента (табл. XXXVI, 1), которое у половозрелых червей становится незаметным. У некоторых видов линеид описаны глаза без темного пигмента (Cantell, 1969, 1975, 1996). Нами пара глаз с красным пигментом обнаружена у считавшейся ранее безглазой *Micrura kulikovae*. Подобные глаза имеются у близких видов (*M. verrilli*, *M. festiva*, *M. callima*), что, возможно, может служить диагностическим признаком.

Большинство вооруженных немертин имеет глаза. Органы зрения отсутствуют у пелагических, некоторых симбиотических и глубоководных бентосных немертин. У некоторых батипелагических немертин из семейства Pelagonemertidae описаны образования, которые некоторыми авторами трактуются как рудименты глаз (Brinkmann, 1917b; Короткевич, 1955), хотя никаких доказательств, что это именно так, нет. У видов рода *Ototyphlonemertes* глаза обнаружены у личинок (Чернышев, 2000a), но исчезают после метаморфоза. Редукция глаз описана также у личинок безглазой симбиотической немертины *Gononemertes australiensis* (Egan, Anderson, 1979). Лишенные глаз гоппонемертины, по-видимому, происходят от форм с глазами, однако некоторые авторы не исключают реверсию. Для донных полистилиферных немертин плезиоморфным считается отсутствие глаз (Sundberg, Härlin, 1995), с чем трудно согласиться, так как безглазые рептантные немертины являются обитателями батииали и для них более вероятно редукция глаз.

Вопрос о том, какое число глаз является исходным состоянием для вооруженных немертин, до сих пор остается предметом дискуссий. Начиная с работ Бюргера (Bürger, 1895, 1897–1907), укрепилось мнение, что у вооруженных немертин предковые формы обладали многочисленными глазами. Норенбург (Norenburg, 1985) допускает для моностилиферных немертин в качестве плезио-

морфного состояния наличие четырех глаз. К такому же выводу приходят Мур и Гибсон (Moore, Gibson, 1988a). В качестве основного аргумента Норенбург приводит факт первоначальной закладки в ходе онтогенеза именно 4 глаз. К сожалению, пока не изучено формирование глаз у кратенемертид, но для других моностилиферных немертин исходная закладка небольшого числа глаз является обычным явлением. Так, у изученного нами *Amphiporus imparispinosus* исходно закладывается 3–5 пар глаз, у *Tortus tokmakovae* – 4 глазных бокала, но пигмент глаз фактически соединяет глаза передней и задней пары. Однако если опираться на данные онтогенеза, то следует учесть и тот факт, что у некоторых немертин исходно закладывается два глаза. Подобное наблюдается у *Amphiporus lactifloreus* (McIntosh, 1873–1874), *Tetrastemma vermiculum* (Лебединский, 1898), *Zygonemertes virescens* (Сое, 1943), *Emplectonema gracile* (Iwata, 1960), ототифло-немертесов (Чернышев, 2000a) (рис. 27, F) и *Sacconemertopsis belogurovi* (неопубликованные данные).

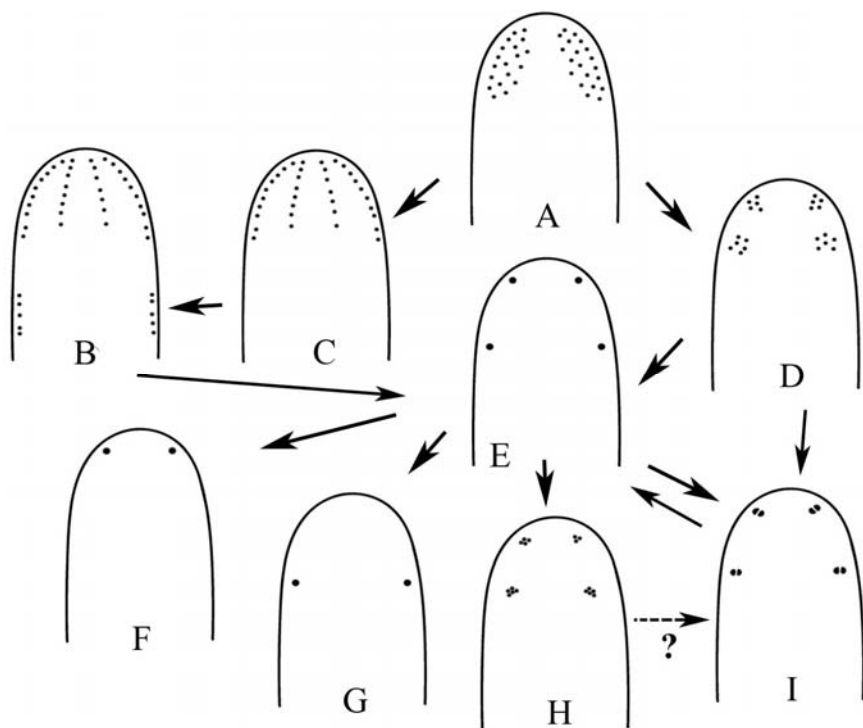


Рис. 24. Схемы расположения глаз у вооруженных немертин (стрелками показаны эволюционные трансформации, пояснения см. в тексте).

У личинок *Quasitetrastemma nigrifrons* и *Q. stimpsoni* почти одновременно закладывается две пары глаз, а затем образуется еще одна (задняя) пара, причем она соединяется с глазами второй пары слабо заметной пигментной перемычкой (Чернышев, 2008). Позже глаза второй пары сближаются с глазами первой пары (табл. XXXVI, 3) и нередко соединяются с ними, а после оседания число глаз сокращается до 4 (табл. XXXVI, 4). Проведенные нами исследования показали, что у *Q. stimpsoni* и *Q. nigrifrons* редуцируется вторая пара глаз, хотя у некоторых половозрелых особей она сохраняется, и в этом случае передние глаза (один

или оба) двойные. Уменьшения числа глаз отмечено нами и у поздней личинки *Poseidonemertes maslakovae*: многочисленные глаза, расположенные рядами, сокращаются до 2 пар (табл. XXXVI, 11), а затем до одной.

Если онтогенетический критерий свидетельствует о плезиоморфности небольшого числа глаз у моностилиферных немертин, то критерий внегруппового сравнения поддерживает точку зрения Бюргера, поскольку у всех полистилиферных немертин и кратенемертид глаза, если они имеются, всегда многочисленные. Форма, размеры и расположение глаз у многоглазых немертин часто значительно варьируют не только в пределах вида, но также в правой и левой половинах головы. Так, у некоторых особей *Tortus tokmakovae* и *Sacconemertopsis belogurovi* (Чернышев, 1991а, в, 2004б) можно обнаружить сдвоенные или «сложные» (см. ниже) глаза, причем некоторые глазные пятна лишены глазного бокала и напоминают скопления пигмента (табл. XXXVI, 7). Число глаз у обоих видов значительно варьирует даже у одноразмерных особей, а число глаз на одной половине головы может быть в полтора-два раза больше, чем на другой. В то же время у тетрастемматид расположение 4 глаз симметрично, а их форма обычно стабильна и может служить в качестве видоспецифичного признака. Таким образом, критерий исходного морфологического разнообразия (Мамкаев, 1991а) свидетельствует об эволюционной примитивности состояния «многочисленные глаза». Предполагаемые эволюционные преобразования числа и расположения глаз показаны на рис. 24.

Эволюционные преобразования в ряду «многочисленные глаза→4 глаза→2 глаза» (рис. 24), по всей видимости, часто происходили вследствие педоморфоза: у ювенилизированных форм в половозрелом состоянии число глаз оставалось небольшим. Примечательно, что немертины с максимальной длиной тела менее 10 мм в своем большинстве имеют 2–4 глаза или не имеют глаз вообще, крупные немертины длиной более 10 см если имеют глаза, то, как правило, многочисленные (табл. XXVIII, 1; XXXVI, 8, 9). Исключения не так многочисленны, например, *Amphiporus bioculatus* длиной до 10 см с одной парой глаз. У некоторых немертин с многочисленными глазами часть их лишена развитого зрительного бокала. Так, у *Sacconemertopsis belogurovi* лишь несколько глаз развиты в полной мере – вероятно, это именно те глаза, которые появляются в онтогенезе первыми. У немертин из рода *Prostoma* обычно 4–6 более или менее симметрично расположенных глаз, но иногда у отдельных особей их значительно больше, причем многие «глазки» недоразвиты (табл. XXXVI, 12), их число на правой и левой половинах головы значительно различается (Gibson, Moore, 1976; Chernyshev et al., 1998). Сходное явление наблюдается и у видов рода *QuasitetraSTEMMA* (табл. XXVIII, 3).

Как уже отмечалось выше, у некоторых вооруженных немертин изначально закладывается только два глаза. Наличие 2 глаз у взрослых форм характерно для нескольких родов немертин: *Carcinonemertes*, *Poseidonemertes*, *Alaxinus*, *Fasciculonemertes* и др. Переход от 4 глаз к 2 в большинстве случаев происходил за счет редукции глаз задней пары (рис. 24, E→F), что хорошо прослеживается в роде *Poseidonemertes*: у *P. bothwellae* глаз 4, но глаза задней пары маленькие (Gibson, 1982a); у остальных видов имеются только передние глаза, хотя у поздних личинок *P. maslakovae* еще сохраняются рудименты задних глаз (табл. XXXVI, 11). У карцинонемертересов пара глаз располагается около мозга, поэтому для их

предка более вероятна редукция передних глаз (рис. 24, E→G). Таким образом, наличие двух глаз может скрывать два негомологичных состояния.

Нельзя отвергать и другое эволюционное направление – увеличение числа глаз. В частности, у видов рода *Zygonemertes* полимеризация происходит за счет появления постцеребральных глаз (рис. 24, C→B). Увеличение числа глаз может быть связано с их расщеплением (рис. 24, E→I, E→H). Наиболее очевидный пример – двойные и сложные глаза некоторых немертин. Двойные глаза известны у видов из родов *Cyanophthalma*, *Communoporus* и др., а сложные – у видов рода *Nareda* (табл. XXXVI, 10). В литературе рассматривался только один сценарий возникновения двойных глаз у вооруженных немертин (Norenburg, 1986), при котором цельный глазной бокал раздваивается. Это наблюдается в ходе развития немертины *Cyanophthalma obscura*. Однако полученные нами данные по изменению числа глаз в ходе онтогенеза квазитетрастемм позволяют предположить еще один путь: две пары глаз закладываются независимо, затем в обеих половинах головы сближаются и, в конечном счете, соединяются, что часто встречается у ювенильных особей *Q. stimpsoni* и *Q. nigrifrons*. Возможно, таким образом произошли двойные глаза у *Tetrastemma insolens* Iwata, 1952 – вида, который предположительно относится к роду *Quasitetraстemma* (Cherhyshev, 2004).

Мур и Гибсон (Moore, Gibson, 1988a) предполагают, что многочисленные глаза представителей родов *Plectonemertes* и *Argonemertes* возникли в результате деления 4 глаз на несколько мелких глазков. На наш взгляд, при делении глаза образовавшиеся глазки должны группироваться в 4 компактных кластерах: у *Argonemertes* подобные кластеры имеются, а у *Plectonemertes* глаза в 4 обширных группах, поэтому только у первого рода можно обоснованно предполагать полимеризацию глаз.

Расположение глаз используется в систематике немертин довольно ограниченно. Глаза могут располагаться в 4 группах, в 4 рядах, без деления на группы и ряды (рис. 24, A-D). Тем не менее в филогенетическом анализе Reptantia этот признак учитывается и имеет довольно низкий индекс гомоплазии (Härlin, Sundberg, 1995). Наличие постцеребральных глаз, расположенных вдоль нервных стволов (рис. 24, B), свойственно небольшой группе немертин, которые, скорее всего, образуют монофилетическую группу (*Zygonemertes*, *Quequenina* и *Pheroneonemertes*) табл. XXXI, 6; XXXVI, 13). Мною в Южно-Китайском море была найдена необычная немертина с 4 глазами, которая обладала характерными для зигонемертесов признаками (эпителиальные C-образные спикулы (табл. III, 6), усеченный в задней части конический базис и т. д.). Эта находка позволяет предположить, что тетрастеммоподобный облик данной немертины, по-видимому, происходит от многоглазых форм с постцеребральными глазами.

Размеры глаз лишь однажды были использованы в систематике немертин – для объединения Cratenemertidae, Plectonemertidae и Reptantia в группу Paramonostilifera (Gibson, 1988a). У представителей этой группы глаза очень крупные (табл. XXXV, 3; XXXVI, 8), однако некоторые авторы (Sundberg, 1990; Crandall, 1993) справедливо отмечают, что это состояние едва ли можно считать надежной синапоморфией (в частности, крупные глаза имеют и представители рода *Geonemertes*).

3.10.3. Латеральные органы. Латеральные органы представляют собой пару эпителиальных сенсорных структур, расположенных в области экскреторных пор (обычно позади них) по бокам тела. Они заметны у живых и фиксиро-

ванных немертин в виде пары светлых пятнышек (табл. I, 2) и иннервируются боковыми нервными стволами. По всей видимости, это тактильные сенсорные структуры. Латеральные органы известны у представителей 4 родов палеонемертин: *Tubulanus*, *Callinera*, *Carinella* и *Parahubrechtella*. У видов рода *Carinina* они отсутствуют, кроме описанной по фрагменту тела немертины *Carinina antarctica*, у которой, однако, латеральные органы продольно вытянуты (Bürger, 1897–1907). Сходные по положению и строению латеральные органы описаны у гетеронемертин из родов *Micrella* и *Zygeupolia* (Punnett, 1901a; Thompson, 1901). Более логично предположить неоднократную редукцию латеральных органов у палеонемертин (по крайней мере, в родах *Callinera* и *Tubulanus*), нежели их многократное происхождение.

Весьма заманчивой представляется гипотеза о том, что латеральные органы являются синапоморфией тубулянидных немертин, поскольку ни у архинемертин, ни у кариномид их нет. Латеральные органы у гетеронемертин, по видимому, возникли независимо – иначе трудно объяснить, почему их нет ни у губрехтиид, ни у подавляющего большинства архаичных родов Valenciniidae s.l. О том, что латеральные сенсорные структуры возникали в разных группах немертин неоднократно, свидетельствует наличие сходных образований у ряда Ecnoplа. У пелагических немертин семейства Armaueriidae по бокам тела располагаются так называемые лентовидные органы (табл. XXXIII, 2), отличающиеся от латеральных органов продольной протяженностью. По мнению Маслаковой и Норенбурга (Maslakova, Norenburg, 2001), лентовидные органы – синапоморфия армауериид. У пелагических немертин из семейств Pelagonemertidae s.l., Armaueriidae, а также рода *Plotonemertes* описаны так называемые задние латеральные железистые органы (Brinkmann, 1917b; Roe, Norenburg, 2001), однако их функция остается неизвестной (возможно, они служат для прикрепления к партнеру в процессе копуляции). Строение этих органов у армауериид и пелагонемертид имеет ряд отличий (Roe, Norenburg, 2001). Наконец, вытянутые продольно латеральные органы указаны Ку (Сое, 1940) для *Ototyphlonemertes spiralis*, хотя их строение остается неизученным.

3.10.4. Статоцисты. У немертин семейства Ototyphlonemertidae в задней части мозга имеется пара статоцистов с разным числом статолитов (рис. 27, F). У *Otonemertes denesi* в каждом статоцисте по одному статолиту (Dawydoff, 1937). У представителей рода *Ototyphlonemertes* разнообразно не только число статолитов, но и степень их агрегацией: 2–10 статолитов не объединяются (табл. XXXVII, 3), а 12 и более – объединяются в сложный «статолит» (табл. XXXVII, 4). Энволл и Норенбург (Envall, Norenburg, 2001) предлагают назвать их олиго- и полистатолитами. Филогенетический анализ свидетельствует в пользу полимеризации числа статолитов в ходе эволюции (Envall, 1996; Чернышев, 1998а), но не в ходе онтогенеза (Чернышев, 2000а). Последнее обстоятельство позволяет предположить существование двух эволюционных линий ототифлонемертесов: с олигостатолитами (*Ototyphlonemertes* s.str.) и полистатолитами (*Norenburgia*).

Статоцистоподобные образования были обнаружены в мозге некоторых палеонемертин из рода *Carinina* (Hylbom, 1957), *Statolitonemertes sachalinensis* (Короткевич, 1982; Чернышев, 1999б) и гофлонемертины *Aenigmanemertes norenburgi* (Sundberg, Gibson, 1995). Являются ли они настоящими статоцистами или нет, остается неясным.

3.10.5. Фронтальный орган. Фронтальный (некоторые авторы называют его апикальным) орган чувств имеется у большинства немертин и имеет вид эпителиального углубления (рис. 25; табл. XXXVII, 1, 2). В области этого органа наблюдается скопление серотонинергических нервных отростков (табл. XXXII, 1). По-видимому, функционально он связан с головными железами. Фронтального органа нет у всех *Pelagica* и *Bdellonemertea*, у большинства палеонемертин, некоторых гетеронемертин (*Riserius*, *Zygeupolia*, *Notospermus* и др.) и *Monostilifera* (большинство *Plectonemertidae*, некоторые *Prostoma* и *Carcinonemertes* и др.). Наличие фронтального органа *Baseodiscus* является предметом дискуссий (Schwartz, 2009). Нами высказано предположение, что фронтальный орган взрослых немертин является видоизмененным апикальным органом планулярных личинок (Чернышев, Магарламов, 2010). Апикальный орган имеется у личинок всех групп немертин (в том числе палео- и бделлонемертин), поэтому можно предположить, что наличие фронтального органа является плезиоморфным состоянием. Однако возможна и иная трактовка: исходно апикальный орган являлся провизорным образованием (поэтому его нет у многих примитивных немертин), но в следствие педоморфоза он сохранился во взрослом состоянии.

Обычно фронтальный орган один, но у гетеронемертин (линеид) он представлен тремя (табл. XI, 6) или двумя (у *Perissonemertes* – четырьмя) органами. В качестве аномалии найдено пять фронтальных органов (Kajihara, Ise, 2008). Два фронтальных органа описано у вооруженных немертин из рода *Gononemertes* (Gibson, 1974), но исходно он закладывается как непарное образование (Egan, Anderson, 1979). Наличие-отсутствие этого органа редко используется в родовой систематике. Так, в роде *Prostoma* наличие-отсутствие фронтального органа – это лишь признак видового уровня. Исключение составляют плектонемертиды, среди которых представители двух родов имеют фронтальный орган, а остальные – не имеют его (Moore, Gibson, 1988a). У просорохмид строение фронтального органа, по-видимому, является очень важным для таксономических и филогенетических реконструкций. Фронтальный орган в виде трубковидного канала свойствен видам из родов *Prosorhochmus*, *Geonemertes* и *Prosadonoporus* (Moore, Gibson, 1981; Maslakova, 2005). Простое устройство фронтального органа у *Prosorhochmus korotneffi* стало основанием для выделения этого вида в отдельный род *Arhochmus* (Maslakova, Norenburg, 2008a). Вероятно, «*Pantinonemertes*» *californiensis* и «*P.*» *daguilarensis*, имеющие простой фронтальный орган, также заслуживают выделения в отдельный род.

3.11. Головные железы

Начиная с работ Бюргера головными железами (или железой) принято называть группу желез, расположенных в прецеребральной области под кожно-мышечным мешком и открывающихся наружу одним или несколькими протоками. Степень развития желез может быть различной: от маленьких компактных до мощно развитых, простирающихся за мозг (рис. 25, В; табл. XXXVII, 6). Особенно длинные железы, достигающие задней части тела, описаны у некоторых *Ototyphlonemertes* (Envall, 1996; Чернышев, 2003а, 2007; Kajihara, 2007а) (табл. XXXVII, 8). Мощное развитие головных желез у некоторых моностилиферных немертин приводит к «расщеплению» продольной мускулатуры стенки тела (табл. VIII, 4, 5). У некоторых немертин головных желез нет вообще, хотя отсутствие явных желез не может быть свидетельством полного отсутствия их гомо-

логов (см. ниже). Несомненным признается отсутствие головных желез у *Pelagica*, хотя в прецеребральной области *Crassonemertes robusta* были выявлены отдельные железы неизвестной природы (табл. XXXVII, 9).

В последние три десятилетия морфология головных желез стала активно использоваться в систематике вооруженных немертин на видовом и родовом уровнях (Gibson, Moore, 1976, 1985; Maslakova, 2005; Maslakova, Norenburg, 2008a, b). По мере более углубленного изучения были выявлены важные детали строения головных желез, меняющие наше представление об эволюционных преобразованиях этих железистых структур. Было установлено, что головные железы представляют собой три группы желез, которые, по-видимому, имеют разное происхождение. Во-первых, это компактная фронтальная железа, связанная с фронтальным органом (табл. XXXVII, 1). По-видимому, фронтальная железа развивается из желез, входящих в состав апикального органа личинок. Во-вторых, собственно головные железы – более многочисленные и чаще расположенные диффузно, открывающиеся наружу через покровы в разных частях головы (табл. XXXVII, 5) или, реже, через дорсальную пору. И, наконец, субмускулярные железы, которые исходно залегают непосредственно под мускулатурой стенки тела и открываются наружу через покровы (рис. 25, А; табл. VIII, 5).

Дифференцировку всех трех типов желез проводят на основе окраски различными красителями. Однако лишь в недавнее время исследователи начали различать фронтальную и собственно головные железы (Crandall, Gibson, 1998; Crandall, 2010). Судя по имеющимся данным, фронтальная железа присутствует у всех немертин, у которых есть фронтальный орган. Отсутствие головных желез при наличии фронтальной указано лишь для одного вида пелагических кратенемертид (Crandall, 2001). У других пелагических кратенемертид кроме фронтальной и головных желез выявлены еще и циркумринходеальные железы (табл. XXXIV, 3), которые не гомологичны ни одному из трех типов желез (Crandall, Gibson, 2001; Chernyshev, 2005).

Головные железы исходно не связаны с фронтальным органом. Как предположил Зенц (Senz, 1994), головные железы многих палеонемертин располагаются в эпидермисе и в эпителии ринходеума. У представителей рода *Callinera* железы в эпителии ринходеума столь мощно развиты, что фактически закрывают просвет ринходеума (табл. XIII, 4). По мнению Зенца, в процессе эволюции происходит погружение желез из эпидермиса и ринходеума внутрь тела. Эта гипотеза позволяет объяснить, почему у тех же *Callinera* не удавалось найти типичных головных желез, а лишь отдельные погруженные в кожно-мускульный мешок железы (табл. XVII, 4).

Гипотеза Зенца порождает серьезную проблему – возможность происхождения головных желез из двух разных источников, эпидермиса и эпителии ринходеума. Пока имеющихся данных недостаточно, чтобы ответить на вопрос о гомологии головных желез в разных группах немертин. Например, у архинемертин головные железы, скорее всего, имеют только эпидермальное происхождение, в то время как у ряда тубулянид они явно ринходеального происхождения. Однако на этом трудности не заканчиваются. У ряда вооруженных немертин так называемые субмускулярные железы фактически объединяются с головными в единый комплекс. В одних случаях эти железы удается дифференцировать по характеру окраски и расположению, как, например, у *Paranemertopsis* (Gibson, 1990b), но иногда создается впечатление, что субмускулярные железы «переме-

шиваются» с головными. Подобная картина наблюдается у *Paranemertes peregrina*, *Tortus tokmakovae*, «*Amphiporus*» *angulatus* и ряда других немертин.

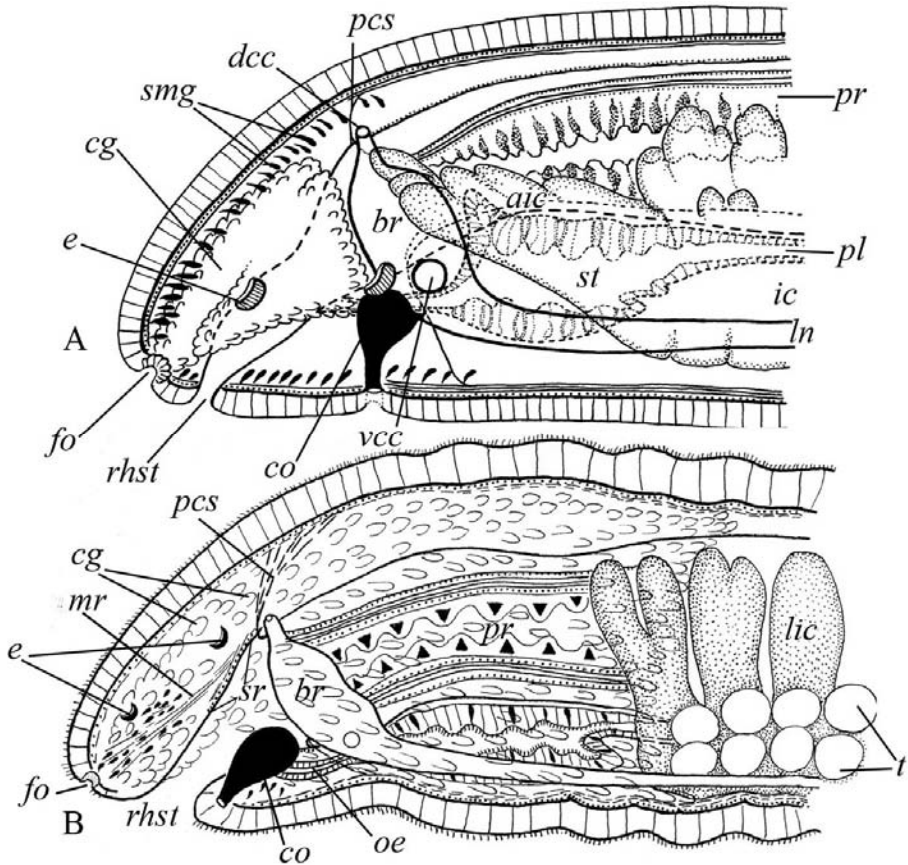


Рис. 25. Схемы организации переднего конца моностилиферных немертин (вид с латеральной стороны): А – *Protetrastemma viride*; В – *Antarctonemertes varvarae*. Сокращения: aic – передний карман слепой кишки, dcc – дорсальная комиссура мозга, br – мозг; cg – головная железа; co – церебральный орган; е – глаза; fo – фронтальный орган; ic – слепая кишка, lic – латеральные карманы слепой кишки, ln – боковой нерв; mr – мускулы-ретракторы головы, oe – пищевод, pcs – прецеребральная септа, pl – пилорус, pr – хобот; rhst – ринхостом, smg – субмышечные железы, sr – сфинктер ринходеума, st – желудок, t – семенники, vcc – вентральная комиссура мозга.

Головные железы некоторых гоплонемертин, например, представителей семейства Prosohochmidae состоят из 3–4 типов желез (1985; Moore, Gibson, 1988b;), что иногда используется в качестве диагностического признака. Как отмечает Маслакова (Maslakova, 2005), степень развития разных типов головных желез, по-видимому, зависит как от физиологического состояния особей в момент фиксации, так и от способа фиксации. Это обстоятельство заставляет с некоторым скептицизмом смотреть на использование разнообразных анестезирующих веществ, находясь в которых, немертины выделяют значительное количество слизи, опустошая содержимое желез. Исключение составляют ацидофильные железы, окрашенные оранжевым G (табл. XXXVII, 7): у одних видов их нет, у других они мощно развиты или распределяются диффузно. Различное

строение головных желез, безусловно, следует учитывать в систематике на уровне родов.

Сундберг (Sundberg, 1979), изучив большой материал по *Tetrastemma laminariae*, пришел к выводу, что протяженность головных желез варьирует в небольших пределах. Однако у типового экземпляра этого вида головная железа оказалась более протяженной, чем у немертин, изученных Сундбергом (Чернышев, 2003). Мощно развитые головные железы являются одним из основных признаков, которые отличает виды рода *Antarctonemertes* (табл. XXXVII, 8) от внешне похожих на него представителей рода *Tetrastemma* (Чернышев, 1998в, 1999а).

Таким образом, головные железы представляют собой разнородный комплекс желез. Его эволюционные преобразования шли в сторону объединения разных по происхождению желез и появления новых, что значительно усложняет установление гомологий. По-видимому, головные, эпидермальные и субэпидермальные железы являются, единственными структурами у немертин, на которые анестезия может оказывать существенное воздействие, искажая гистологическую картину. Важнейшими признаками, которые могут быть использованы в таксономических и филогенетических построениях, следует считать наличие-отсутствие головных желез и характер их локализации (в стенке ринхоцеля, в эпидермисе или под кожно-мышечным мешком). Следует отметить и то обстоятельство, что использование специфических красителей, по-видимому, позволяет выявить большее разнообразие желез, чем может быть дифференцировано традиционным методом Маллори (Ferraris, 1979). Так, у *Amphiporus lactiflorens* и *Ramphogordius sanguineus* Феррарис выявила 4 типа головных желез. Очевидно, что наши представления о клеточном составе головных желез подавляющего большинства немертин далеки от того, чтобы использовать этот признак в таксономических и филогенетических построениях.

3.12. Половая система

По мнению Турбевиля и Руперта (Turbeville, Rupert, 1985), половые мешки являются видоизмененным целомом, что, однако, принимается далеко не всеми зоологами (см. Harzprunar, 1996). Целотелий половых мешков, по-видимому, исходно был сплошным, как у *Amphiporus cruentatus* и *Cephalothrix spiralis* (Turbeville, Rupert, 1985), но в дальнейшем он подвергается редукции, как у *Nemertopsis bivitata* и *Quasitetrastemma nigrifrons* (Turbeville, Rupert, 1985; Реунов, Чернышев, 1992).

Выводные протоки гонад, как правило, формируются на момент размножения. После размножения гонады обычно подвергаются резорбции, хотя у некоторых симбиотических немертин (*Malacobdella*, *Carcinonemertes*) этого, по-видимому, не происходит. У самок *Poseidon viridis* мешки гонад и гонодукты не подвергаются резорбции, как это имеет место у самцов (von Döhren, Bartolomaeus, 2006). Большинство видов немертин описано по экземплярам без гонад или с неразвитыми гонадами, поэтому строение половой системы до сих пор имеет ограниченное применение в систематике этой группы. Кроме того, половая система в пределах типа имеет необычайно простое строение: отсутствуют копулятивные органы, семяприемники, желточники. Только пелагические немертины рода *Phallonemertes* обладают особыми копулятивными трубочками («пенисами»), в которые открываются протоки семенников (Brinkmann, 1917b).

Количество яйцеклеток в яичниках варьирует от нескольких десятков до одной крупной яйцеклетки (табл. XXXVIII, 2). Последнее состояние наиболее характерно для некоторых вооруженных немертин (*Pelagica*, мелкие *Monostilifera*) и его следует рассматривать как эволюционно продвинутое.

Половые отверстия располагаются дорсально, дорсолатерально, латерально или вентролатерально, реже – вентрально или дорсально (табл. XXXVIII, 4). Указать исходное состояние затруднительно, так как для многих немертин положение выводных протоков не описано. Наиболее вероятна плезиоморфность дорсального или дорсолатерального положения половых отверстий, поскольку такое состояние наиболее широко распространено среди различных групп немертин, включая палеонемертин. У представителей рода *Carcinonemertes* семенники впадают в особый медиальный канал («канал Такакуры») (рис. 26, F), который служит семяпроводом и открывается на заднем конце тела (Takakura, 1910; Numes, 1942). Это единственный пример среди немертин, когда половые мешки объединяются в единую систему.

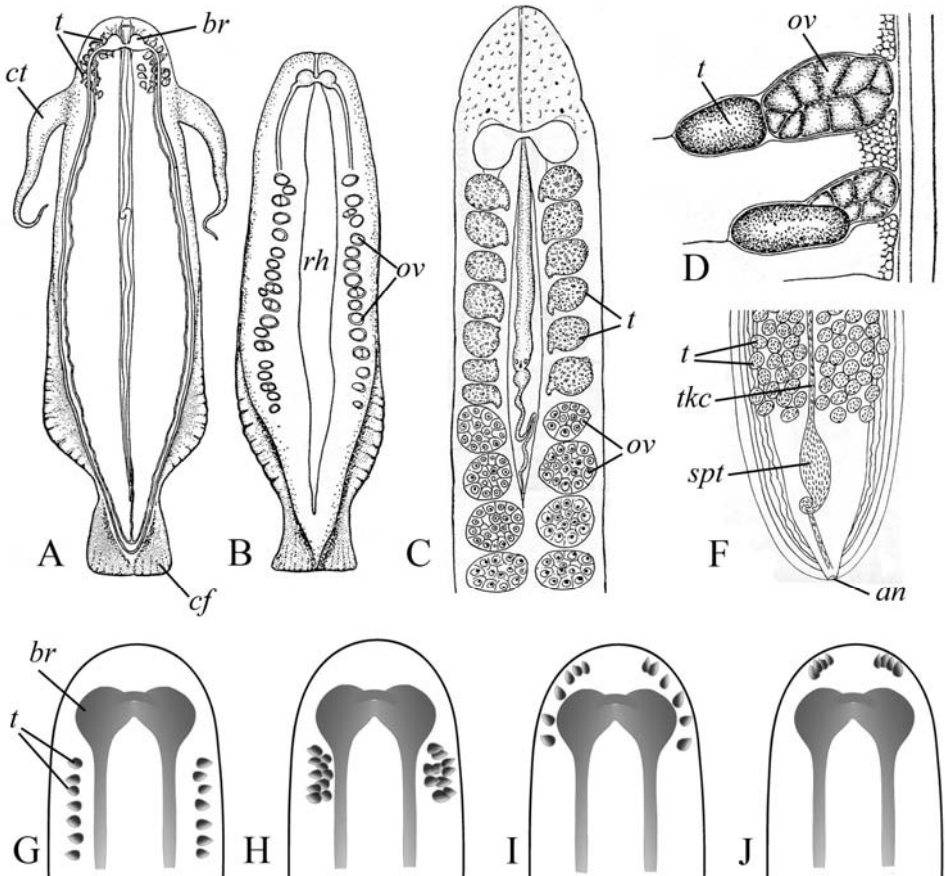


Рис. 26. Организация половой системы вооруженных немертин: А, В – *Nectonemertes mirabilis*, самец и самка (по: Сое, 1954); С – *Dichonemertes hartmanae* (по: Сое, 1938); D – гонады *Coenemertes caravela* (по: Corréa, 1966); F – задний конец тела *Carcinonemertes carcinophila* (по: Numes, 1942); G–J – схемы расположения семенников у пелагических немертин. Сокращения: an – анус, br – мозг, cf – каудальный плавник, ct – щупальца, ov – яичники, rh – ринхоцель, spt – сперматека, t – семенники, tkc – канал Такакуры.

У *Arhynchonemertes axi* наружные отверстия яичников, по-видимому, служат не для выведения наружу яйцеклеток или эмбрионов, а для проникновения спермиев внутрь (Riser, 1988, 1989). У этой немертины ооциты из яичников попадают в полость тела, где и происходит их созревание. Каким образом происходит оплодотворение и выход яиц (эмбрионов) наружу, остается неизвестным. Необычным является развитие пресноводной немертины *Koinoporus tapochi*, у которой эмбрион из яичника попадает в полость кишечника и выходит наружу через анус (Sánchez, Moretto, 1988). У других немертин яйцеклетки, эмбрионы или ювенильные особи покидают материнский организм через отверстия яичников.

Бринкманн (Brinkmann, 1917a, b) впервые использовал строение половой системы для выделения родов и семейств пелагических немертин. Для представителей этой группы характерен выраженный половой диморфизм: яичники располагаются в области средней кишки, а семенники – в области мозга, сразу за ним или в прецеребральном регионе (рис. 26, А, В, G–J). Смещение семенников в переднюю часть тела – уникальная особенность и за пределами Pelagica не встречается. У некоторых пелагических немертин (*Plotonemertes*, *Neuronemertes*, *Protopelagonemertes* и др.) семенники лежат двумя рядами, заходя далеко за мозг (рис. 26, G), но у большинства они располагаются удлинёнными или компактными группами сразу позади мозга (рис. 26, H), что следует рассматривать как более эволюционно продвинутое состояние. В свою очередь, в пределах Pelagica смещение семенников в прецеребральную область (рис. 26, I, J; табл. XXI, 2) – уникальная черта семейства Pelagonemertidae s.l. У некоторых пелагонемертид (*Natonemertes*, *Cuneonemertes*, «*Pelagonemertes*» *excisa*) задние семенники могут располагаться в области мозга и даже позади него, но у большинства они занимают исключительно прецеребральное положение (рис. 6, В). У моностилиферной пелагической немертины *Korotkevitschia pelagica* семенники располагаются в задней половине тела (Chernyshev, 2005) (табл. XXXVIII, 5), что, возможно, является синапоморфией семейства Korotkevitschiidae.

У донных немертин гонады располагаются за мозгом, вдоль кишечника. У невооруженных немертин они не заходят в область передней кишки, но у некоторых вооруженных немертин (*Antarctonemertes*, *Oerstedia* и др.) первая пара гонад может находиться в области слепой кишки и пилоруса (рис. 25, В). Обычно гонады чередуются с кишечными карманами, если таковые имеются (рис. 5, В; табл. XXXVIII, 3), но у многих немертин какая-либо упорядоченность отсутствует (табл. XXXVIII, 1). Метамерность в расположении гонад едва ли является первичной, скорее это следствие возникновения парных карманов кишечника. Исходным, вероятно, следует считать латеральное положение, при котором не прослеживается четкая парность гонад. У ряда симбиотических форм (*Malacobdella*, *Gononemertes* и др.) гонады столь многочисленны, что располагаются без явного порядка и не только латерально, но также дорсально и вентрально (рис. 6, F). Сходная картина, хотя и с меньшим числом гонад, наблюдается у представителей *Antarctonemertes*, *Paranemertes* и ряда других родов. У некоторых интерстициальных немертин из родов *Cephalothrix*, *Annulonemertes* (рис. 6, D) и *Ototyphlonemertes* гонады располагаются поочередно, что следует связывать с очень узким телом. Однако следует отметить, что положение гонад у раздельнополых донных немертин очень редко используется даже на родовом уровне, чего нельзя сказать о гермафродитных немертинах.

Гермафродитизм широко распространен среди вооруженных немертин, особенно у симбиотических, наземных и пресноводных видов. Обычно у моностилиферных немертин обнаружение гермафродитизма уже служит основанием для выделения вида(-ов) в отдельный род, хотя это «правило» имеет много исключений. Так, у немертин рода *Prostoma* в пределах вида могут встречаться раздельнополые особи и гермафродиты (Gibson, Moore, 1976). Среди 9 видов рода *Prosadenoporus* у 2 описан гермафродитизм (Maslakova, Norenburg, 2008b). По мнению Маслаковой (Maslakova, 2005), не следует придавать гермафродитизму значимый таксономический вес, поскольку он возникал многократно как у симбиотических, так и у свободноживущих немертин. С этим утверждением можно согласиться, однако следует учитывать организацию половой системы гермафродитов, которая далеко не однотипна. У некоторых немертин гонады устроены по типу оводестисов (виды родов *Prostoma*, *Sacconemertella*, *Prosorhochmus* и др.), но у многих семенники и яичники обособлены, хотя и располагаются вместе вдоль всего кишечника (*Amphinemertes*, *Digononemertes* и др.). У видов из родов *Potamonemertes* и *Dichonemertes* (рис. 26, С) семенники имеются лишь в передней части тела, в то время как яичники располагаются вдоль всего кишечника (Coe, 1938; Moore, Gibson, 1973). У *Coenemertes* семенники и яичники хотя и объединены, но в передней половине тела ближе к выводному протоку располагаются яичники, а в задней – семенники (Cogrèa, 1966) (рис. 26, В). У *Notogaeanemertes folzae* яйцеклетки мигрируют в гермафродитные гонады из боковых нервных стволов (Crandall et al., 1998). Подобные различия, по-видимому, могут иметь определенный таксономический вес и использоваться в филогенетических построениях (Chernyshev, Astakhova, 2007).

Среди невооруженных немертин гермафродитизм считается редким явлением и не имеет таксономической ценности. У палеонемертин настоящий гермафродитизм неизвестен, а у архинемертин описан один гермафродитный вид (Gibson et al., 1990). Недавно было высказано предположение о существовании последовательного гермафродитизма у *Poseidon viride* (von Dohren, Bartolomaeus, 2006) – одной из наиболее изученной немертины, раздельнополость которой считалась несомненной. У *Micrura kulikovae* наряду с раздельнополыми особями встречались и гермафродитные, у которых семенники располагаются в задней части тела (табл. XXXVIII, 3). По-видимому, гермафродитизм среди гетеронемертин – явление более распространенное, чем это считалось до сих пор.

Форма половых мешков не отличается большим разнообразием. Интерес представляют только раздвоенные гонадные мешки, описанные у многих рептантных и некоторых моностилиферных немертин. У рептантных немертин выделяют V-образные, W-образные и Y-образные гонады (Härlin, Sundberg, 1995), но, по моему мнению, все это разновидности двуветвистых гонад. Происхождение таких половых мешков следует связывать со смещением выводного протока ближе к средней части вытянутой гонады. Оценить таксономический вес двуветвистых гонад у *Reptantia* довольно сложно, поскольку в этой группе половые отверстия имеют разнообразное положение. У моностилиферных немертин с латеральными или сублатеральными гонопорами раздвоенные гонады встречаются в небольшой, но довольно хорошо очерченной группе родов (*Gurjanovella*, *Arctonemertes*, *Communoporus*, *Sacconemertopsis* и др.) (табл. XXXVIII, 6, 7).

Для некоторых пелагических немертин и кратенемертид была описана так называемая гонадная мускулатура, покрывающая стенку полового мешка снаружи (Сое, 1926; Crandall, 1993). Подобная мускулатура обнаружена нами у нескольких гоплонемертин, изученных методами конфокальной микроскопии (Chernyshev, 2010). Ее основу составляют продольные мышечные волокна, отходящие от гонопоры. У *Antarctonemertes varvarae*, *Quasitetrastemma nigrifrons* и *Emplectonema gracile* эти волокна упорядочены и в дистальной части образуют спиральный паттерн (табл. XXXIX, 2, 4–6). У *Collarenemertes bimaculata* и *Malacobdella grossa* продольные волокна образуют локальные переплетения друг с другом (табл. XXXIX, 9). У *Amphiporus imparispinosus* и *Tetrastemma* sp. мышечные волокна образуют беспорядочную сеть (табл. XXXIX, 7, 8). По всей видимости, «гонадиальная» мускулатура имеется у всех гоплонемертин. Ультрамикроскопические исследования показали, что мускульные волокна, связанные с целотелием, имеются в стенках гонад и невооруженных немертин (Turbeville, 1991; von Döhren, Bartolomaeus, 2006). Методами конфокальной микроскопии она была выявлена у *Callinera* sp. (табл. XXXIX, 3).

Недавно появились данные о возможностях использования ультраструктуры спермиев немертин в филогенетическом анализе (von Dören et al., 2010). Было показано, что наличие нескольких митохондрий, судя по всему, является синапоморфией *Pilidiophora*, наличие задней кольцевидной части акросомы – вероятная синапоморфия гетеронемертин. Также выдвинуто предположение, что исходно спермии немертин обладали одной митохондрией (образованной в результате слияния двух – см. Stricker, Folsom, 1998).

3.13. Личиночное развитие

Развитие большинства немертин проходит через личиночную стадию – свободноплавающую (планктотрофную у невооруженных немертин и лецитотрофную у вооруженных) или находящуюся внутри кладки. Бесполое размножение достоверно обнаружено только у *Ramphogordius sanguineus* (см. Сое, 1940, 1943). Настоящие яйцеживородящие и живородящие формы немногочисленны и известны среди вооруженных немертин (виды рода *Prosorhochmus*, *Neonemertes agricola*, *Notogaeaneartes folzae* и др.) и одной гетеронемертины (*Lineus viviparus*). При этом большинство живородящих немертин являются гермафродитами (Maslakova, 2005). Исключение, по-видимому, составляют пелагические немертины.

До недавнего времени многие зарубежные авторы придерживались мнения, что настоящими личинками можно называть лишь пилидии (рис. 27 А–С; табл. XL, 1, 2, 4, 5) (включая дезоровские и иватовскую личинки), для которых характерно образование имагинальных дисков и последующий катастрофический метаморфоз. Однако, как показали Маслакова и Малахов (1999), у личинок вооруженных немертин имеется провизорный эпидермис, замещающийся дефинитивным в процессе метаморфоза. Провизорный эпителий не был обнаружен у свободноплавающей личинки *Carcinonemertis epialti* (Stricker, Reed, 1981), хотя следует учитывать, что авторами была исследована лишь поздняя стадия. Наличие провизорного эпителия у личинок *Aporla* впервые установлено у загадочной немертины «*Cephalothrix galathea*» (Dieck, 1874), систематическое положение которой до сих пор остается неясным. Нами он выявлен у личинок *Callinera* sp.

(табл. XL, 8), и есть все основания предполагать о его наличии у других палео-немертин.

Строение провизорного эпителия и замещение его на дефинитивный недавно было изучено у личинок некоторых гопплонемертин (Магарламов, Чернышев, 2009; Maslakova, von Döhren, 2009; Hiebert et al., 2010). Провизорный эпителий у всех видов устроен довольно упорядоченно и состоит, по-видимому, из определенного числа клеток (табл. XL, 9, 10). Метаморфоз происходит раньше у тех видов, у которых меньше желтка в яйцеклетках. У личинок «*Pantionemertes*» *californiensis* обнаружено 5 эктодермальных инвагинаций, напоминающих имагинальные диски дезоровской личинки (Hiebert et al., 2010).

Маслакова и Малахов (1999) рассматривают как провизорную структуру апикальную пластинку личинок. Однако остается неясным, каким образом на том же месте формируется дефинитивный апикальный (фронтальный) орган. Лебединский (1898) описывает раннюю закладку «головной ямки» (апикального органа) и связанной с ней головной железы, но ни на одной из стадий не происходит их исчезновение. Ивата (Iwata, 1960), хотя и не дает описания, как изменяется апикальная пластинка у вооруженных немертин в ходе онтогенеза, однако приводит рисунки, из которых видно, что апикальный орган плавающих ювенильных особей *Emplectonema gracile* соответствует апикальной пластинке на ранних стадиях развития. Частичная редукция апикальной пластинки и исчезновение апикального султанчика описана у личинок *Gononemertes australiensis* (Egan, Anderson, 1979), но это происходит на поздних стадиях развития и может быть связано с необычной организацией фронтального органа у этого вида (Gibson, 1974). Нами на примере *Q. stimpsoni* показано, что апикальный орган, по всей видимости, трансформируется во фронтальный, а апикальные ганглии смещаются назад и входят в состав мозга (Чернышев, 2008; Чернышев, Магарламов, 2010). Несомненно редукция апикального органа только у личинок *Pilidiophora*.

По мнению некоторых авторов (Iwata, 1960, 1985; Иванова-Казас, 1975), исходной для немертин следует считать атрохную свободноплавающую личинку. Именно такие личинки описаны у архинемертин, тубулянид и вооруженных немертин.

Как показал Ивата (Iwata, 1960), в личиночном морфогенезе архи- и палео-немертин сохранились примитивные черты (поздняя закладка хобота и ануса, преемственность между мозгом и апикальным органом и др.), которых нет у личинок вооруженных немертин. Наиболее примитивными, по его мнению, являются личинки *Cephalotrichidae*, поскольку у них угол между продольной осью тела и передней кишкой составляет 45° (у личинок других немертин этот угол не менее 60°), т. е. рот менее смещен к переднему концу. На этом основании он выделил цефалотрихид к отдельный отряд *Archinemertea*. Однако некоторые авторы (Cantell, 1969; Salvini-Plawen, 1980; Nielsen, 2001) считают исходной пилидиальную личинку, опираясь на сходство пилидиев с мюллеровской личинкой поликладид.

Филогенетический анализ на основе морфологических и молекулярных данных свидетельствует о монофилии гетеронемертин и губрехтиид (Чернышев, 1999в; Thollessen, Norenburg, 2003) – двух групп, в развитии представителей которых имеется пилидиальная личинка. Толлессон и Норенбург выделяют группу *Pilidiophora* (*Heteronemertea*+*Hubrechtella*) с синапоморфией «наличие

пилидия». Таким образом, личинки с катастрофическим метаморфозом у немертин следует считать производными от атрохных личинок. Необходимо, однако, принимать во внимание недавнее открытие у атрохной личинки *Carinoma tremaphoros* зачаточного прототроха, который, возможно, гомологичен трохам личинок других Trochozoa (Maslakova et al., 2004). Впрочем имеются аргументы и против того, чтобы рассматривать личинку кариномы как трохофорную (Незлин, 2010). Очевидно, необходимы более убедительные доказательства того, что у личинки *C. tremaphoros* имеется прототрох.

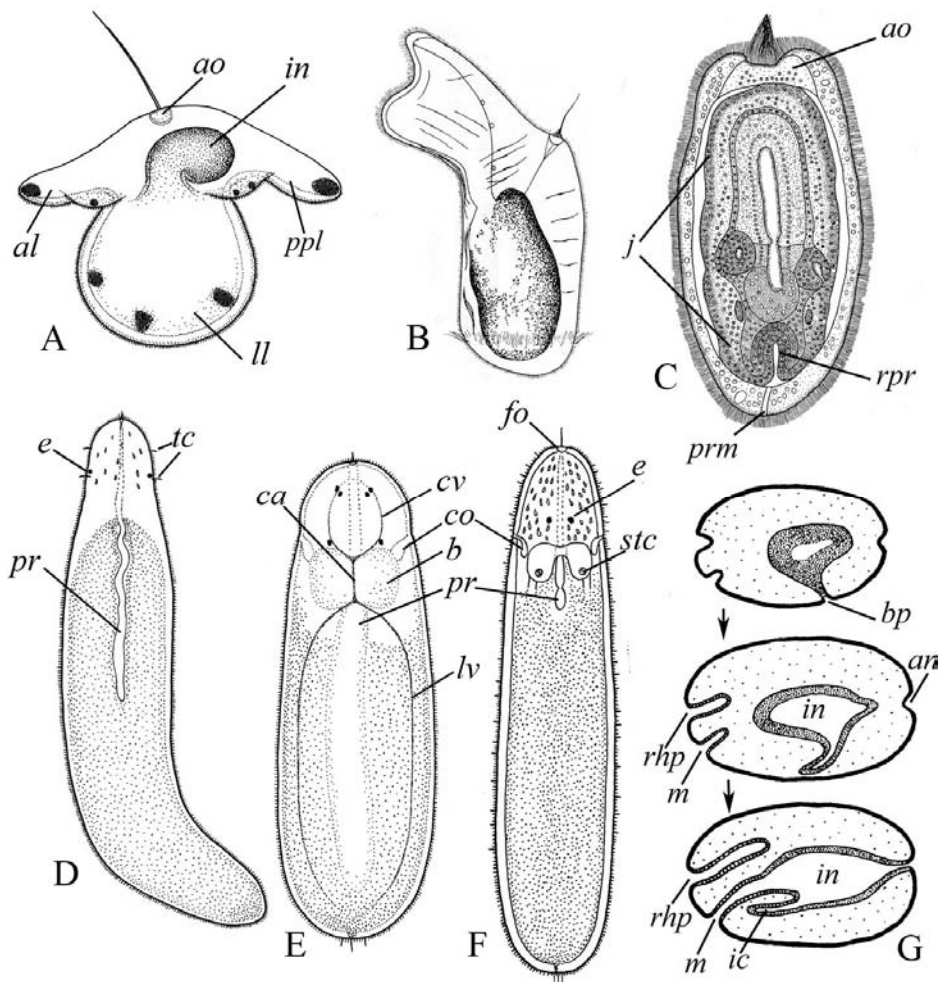


Рис. 27. Личинки немертин: А – *pilidium* ex gr. *gyrans*; В – *pilidium recurvatum* (по: Cantell, 1969); С – иватовская личинка (из: Friedrich, 1979); D – поздняя личинка *Cephalothrix simula*; E – поздняя личинка *QuasitetraSTEMMA stimpsoni*; F – поздняя личинка *Ototyphlonemertes martynovi*; G – схема формирования сквозного кишечника у личинки «*Drepanophorus spectabilis*» (из: Friedrich, 1979). Сокращения: al – передняя лопасть, ao – апикальный орган, an – анус, b – мозг, bp – бластопор, ca – церебральный кровеносный анастомоз, co – церебральные органы, cv – головной сосуд, e – глаз, fo – фронтальный орган, ic – слепая кишка, in – кишечник, j – эмбрион, ll – латеральная лопасть, lv – боковой сосуд, m – рот, ppl – задняя лопасть, pr – хобот, prm – провизорный рот, rhp – ринхопора, rpr – зачаток хобота, stc – статоцист, tc – тактильные цирри.

Эволюционное преобразование пилидиальных личинок представляет собой еще одну проблему, которую пытались решить некоторые исследователи (Шмидт, 1962; Iwata, 1960; Беклемишев, 1970; Jägersten, 1972; Иванова-Казас, 1975, 1995; Maslakova, 2010). Отношения переднезадних осей личинки и взрослой особи у гетеронемертин чрезвычайно разнообразны. Более распространена точка зрения, согласно которой исходными для гетеронемертин являются личинки, переднезадняя ось которых имеет тоже направление, что и переднезадняя ось ювенильных червей. Подобное наблюдается у пилидиев из группы *recurvatum* (рис. 27, В; табл. XL, 4), личинок *Micrura rubramaculosa* (Schwartz, Norenburg 2005) и *M. kulikovae* (табл. XL, 5). Однако примечательно, что у представителей наиболее примитивного рода пилидиофорных немертин, *Hubrechtella*, имеется пилидий (*pilidium auriculatum* – табл. XL, 1) главная ось которой не совпадает с переднезадней осью ювенильной особи.

Необычны различия в строении личинок представителей рода *Micrura*: пилидий *M. purpurea* относится к *pilidium pyramidale* (Cantell, 1969), *M. akkeshiensis* развивается через иватовскую личинку (Iwata, 1958 – рис. 27, С); у *M. rubramaculosa* пилидий похож на иватовскую личинку, но передний конец ювенильной особи направлен вперед (Schwartz, Norenburg, 2005) (сходную личинку имеют *Nipponomicrura* sp. и *M. kulikovae*). Это подтверждает мнение об эквивалентности развития у личинок с разными осевыми отношениями (Иванов, 1985) и позволяет предположить, что эволюционные преобразования пилидиев были более сложными и разнообразными, чем это предполагают многие авторы, и могут не отражать реальные эволюционные связи гетеронемертин. Кроме того, это может служить еще одним доказательством сборности рода *Micrura*. В противоположность микрурам, личинки нескольких видов сборного рода *Lineus* имеют очень сходные по форме пилидии (Cantell, 1969; Чернышев, 2006).

Особенности строения пилидиев и производных от них личинок могут быть использованы в таксономических целях. Наличие дезоровской личинки является синапоморфией видов рода *Poseidon* (Чернышев, 2004а), личинки типа *pilidium auriculatum* обнаружены у видов рода *Hubrechtella* (Cantell, 1969; Чернышев, 2001). Значительные различия в строении *pilidium auriculatum* и других пилидиальных личинок подтверждают раннюю дивергенцию губрехтиид и гетеронемертин. Одна из характерных особенностей *pilidium auriculatum* и близким к нему пилидиев – наличие пары «ретракторов» (реже ретрактор один, но парной природы – см. Чернышев, 2011), не связанных с апикальным органом, а также то, что шлем состоит из крупных эпителиальных клеток и имеет довольно слабую мускулатуру.

Атрофные личинки устроены более однотипно (табл. XL, 3, 6) и, как правило, лишены столь разнообразных диагностических признаков, как пилидии. У личинок палео- и архинемертин имеется пара или более боковых преоральных цирр и, как правило, эпителиальные глаза (Smith, 1935; Coe, 1943; Iwata, 1960; Чернышев, 2001; Norenburg, Stricker, 2002) (рис. 27, D; табл. XL, 3, 7). У личинок *Carinoma* развит только один глаз (Coe, 1943; Norenburg, Stricker, 2002). У поздних личинок тубулянидных немертин имеется характерное и для взрослых форм железисто-пигментное кольцо (Jägersten, 1972; собственные данные). У личинок немертин семейства *Ototyphlonemertidae* имеется пара провизорных глаз (Jägersten, 1972; Чернышев, 2000а) (рис. 27, F). Взрослые *Ototyphlonemertes* лишены

глаз, зато они описаны у более архаичной ототифлонемертиды *Otonemertes denisi* (Davydoff, 1937). Очень мелкие размеры *Otonemertes marcusii* и наличие лишь одной пары глаз позволили предположить, что единственный изученный Коррэ (Corrêa, 1958) экземпляр является ювенильной особью какого-то ототифлонемертеса с еще не редуцированными провизорными глазами (Чернышев, 2000а).

У вооруженных немертин описана своеобразная вторичноротовость, когда blastopore замыкается на некотором расстоянии за мозгом, а рот открывается уже в области перед мозгом – либо в ринходеум, либо на вентральной стороне головы (рис. 27, G) (Лебединский, 1898; Salensky, 1914; Hammarsten, 1918). Возможно, эту особенность следует рассматривать как синапоморфию Ecnopl (Чернышев, 2003в).

Недавно у личинок *Carinoma mutabilis* и двух видов *Cephalothrix* были обнаружены так называемые головные почки – пара очень просто устроенных протонефридиев (Bartolomaeus et al., 2009; Bartolomaeus, von Döhren, 2010). Скорее всего, у *Cephalothrix* эти протонефридии не исчезают в ходе метаморфоза и трансформируются в преоральные нефридии взрослых немертин. У *Carinoma* дефинитивные нефридии значительно удалены от преоральной области и едва ли являются производными головных почек. По-видимому, и у атрохных личинок других невооруженных немертин имеются сходные органы выделения, но, кроме архинемертин, они, вероятно, утрачиваются в ходе метаморфоза. Является ли наличие «головных почек» исходным состоянием для немертин или эти органы возникают независимо в разных группах Trochozoa, остается неясным.

Морфогенез у атрохных личинок немертин изучен недостаточно, на основе главным образом данных световой микроскопии. Нами были получены данные о нейрогенезе личинок *Quasitetrastemma stimpsoni*: исходно нервная система состоит из трех групп серотонинергических нейронов – апикальных, субапикальных и каудального (Чернышев, Магарламов, 2010) (табл. XXXII, 8). В дальнейшем появляется пара латеральных нейронов, отростки которых соединяются с каудальным и субапикальными нейронами, рано маркируя будущую нервную систему.

Вопрос о рекапитуляциях в личиночном развитии немертин является сложным и практически неосвещенным в литературе. Об изменении числа глаз в онтогенезе вооруженных немертин и его значении в установлении предкового состояния речь шла выше. Стилетогенез у личинок Monostilifera косвенно указывает на то, что исходно вооружение было лишено базиса. У взрослых форм *Emplectonema gracile* ринхоцель короче 1/4 длины тела, в то время как у поздних личинок ринхоцель почти достигает заднего конца тела (Iwata, 1960; наши данные), что может свидетельствовать об исходности длинного ринхоцеля. По нашим наблюдениям, у личинок *Quasitetrastemma stimpsoni* кровеносная система закладывается без дорсального сосуда, что, несомненно, рекапитулирует предковое состояние Neoneemertea. У тех же личинок ринходеум закладывается как структура, стенки которого состоят сплошь из крупных желез, и такое состояние, скорее всего, было присуще предкам хоботных немертин. Церебральные органы личинок Ecnopl всегда располагаются в области мозга (Iwata, 1960; наши данные), и лишь затем могут смещаться вперед. У только что вышедших из пилидиев ювенильных гетеронемертин мы наблюдали не столь сильное слияние церебральных органов с мозгом, как у взрослых форм. Все это подтверждает

выводы об эволюционных преобразованиях связей между мозгом и церебральными органами.

В ходе проведенного нами сравнительно-морфологического анализа приводились и другие данные о морфогенезе немертин, которые могут интерпретироваться с позиции биогенетического закона, однако их явно недостаточно, чтобы широко привлекать для эволюционных построений, поскольку сведения о строении личинок и ранних ювенильных стадий многих групп немертин отсутствуют или очень фрагментарны. К числу возможных рекапитуляций можно отнести наличие у ювенильных *Poseidon ruber* протонефридиев с моноцилиарными терминальными клетками (Bartolomaeus, 1985), появление у личинок немертин диагональной мускулатуры стенки тела после продольной и кольцевой (Maslakova, von Döhren, 2009; наши данные). У вышедших из пилидиев ювенильных гетеронемертин отсутствует дермальная и наружная продольная мускулатура, что указывает на позднее происхождение этих слоев. У ювенильных *Hubrechtella juliae* боковые нервные стволы располагаются интраэпителиально, и это также может быть рекапитуляцией состояния, которое у современных немертин представлено только у видов рода *Carinina*.

ГЛАВА 4. ПРОИСХОЖДЕНИЕ НЕМЕРТИН

Относительная простота организация немертин нередко служила достаточным основанием для рассмотрения их в качестве предков кольчатых червей, турбеллярий, моллюсков, полухордовых и даже хордовых. При этом самих немертин чаще выводили от турбеллярий (Bürger, 1897–1907; Ливанов, 1955; Karling, 1965; и др.) или кольчатых червей (Salensky, 1907, 1912). Общий план строения немертин во многих зоологических сводках рассматривался весьма схематизировано, что нередко приводило к ошибочным заключениям. Так, до недавнего времени кровеносную систему немертин считали вполне гомологичной таковой у большинства аннелид, хотя «кровеносные сосуды» немертин имеют латеральное, а не дорсовентральное положение. Только электронно-микроскопические исследования последних двух десятилетий позволили коренным образом изменить представление об общем плане строения немертин: из просто устроенных паренхиматозных червей с кровеносной системой и непонятным происхождением они «превратились» во вторично-полостных животных с сильно видоизмененным целомом и еще более неясными родственными связями с другими типами животных. Было установлено, что внутренняя поверхность ринхоцеля, кровеносных сосудов и половых мешков выстлана целомическим эпителием, клетки которого иногда сохраняют рудименты ресничек (Turbeville, Ruppert, 1985; Jespersen, Lützen, 1988; Turbeville, 1991; Реунов, Чернышев, 1992). Зачатки боковых кровеносных сосудов закладываются в виде мезодермальных полосок, которые, по-видимому, гомологичны таковым у кольчатых червей (Turbeville, 1986).

Молекулярные данные подтверждают принадлежность немертин к Lophotrochozoa (Turbeville et al., 1992; Peterson, Eernisse, 2001; Turbeville, Smith, 2007; Struck, Fisse, 2008; Podsiadlowski et al., 2009; и др.), однако эти исследования продемонстрировали поразительный разноречивый в том, какую группу следует считать сестринской по отношению к немертинам. На разных «молекулярных» деревьях таковыми были аннелиды, моллюски, форониды, камтозои, плоские черви (без Acoelomorpha), а также все Spiralia. Последней экстравагантной гипотезой стало объединение немертин и брахиопод в новый надтаксон Kryptotrochozoa – без форонид (Hejnol et al., 2009) или вместе с ними (Giribet et al., 2009). Если концепция Kryptotrochozoa в ближайшие годы не будет отвергнута, то это потребует активного поиска синапоморфий данной группы, иначе она окажется «морфологически фиктивной», демонстрируя, таким образом, ограниченные возможности эволюционной морфологии.

Все существующие гипотезы происхождения немертин можно свести к четырем более общим, которые в дальнейшем я буду называть платодной, аннелидной, планулярной и архицеломатной гипотезами.

Согласно платодной гипотезе предками немертин были плоские черви (турбеллярии) или организмы, близкие к ним. Эта гипотеза базируется главным образом на том, что у немертин нет целома и сегментации, имеются ресничный эпидермис, протонефридии и фронтальная железа. Немертины, подобно плоским червям, являются первично протоаксонными животными и если придавать этому факту особое филогенетическое значение, как это в свое время делал Беклемишев (1964), то тогда неизбежно следует, что немертины и плоские черви, с одной стороны, и кольчатые черви, с другой, относятся к разным эволюционным

ветвям. Некоторые авторы делают упор на сходство в строении пилидия и мюллеровской личинки (Lacalli, West, 1985; Nielsen, 2001), другие обращают внимание на то, что хоботок турбеллярий из рода *Haplopharynx* поразительно похож на хобот немертин (Karling, 1965). Подобно турбелляриям, немертины имеют ресничный эпидермис, полностью лишенный кутикулы, однако строение корневых нитей ресничек в этих группах существенно различается (Ehlers, 1985; Norenburg, 1985; Райкова, 1991). Наличие у немертин целома, глиоинтерстициальной системы, примитивных сперматозоидов и отсутствие общих с какой-либо группой турбеллярий синапоморфий ставят под сомнение их «платодное» происхождение. Некоторые авторы (Sørensen et al., 2000; Nielsen, 2001) полагают, что синапоморфией группы Parenchimia (Plathelminthes+Nemertea) является наличие сходно устроенных трохофороподобных личинок (пилидиев и мюллеровских личинок), у которых наблюдается редукция гипосферы. Однако пилидии свойственны монофилетической группе Piliophora (Heteronemertea+Hubrechtellidae) и, скорее всего, являются её синапоморфией (Norenburg, 1993; Чернышев, 1999в, 2003б; Thollesson, Norenburg, 2003). У более архаичных немертин имеются планулоподобные личинки (Palaeo- и Archinemertea). Данные молекулярного анализа в своем подавляющем большинстве не поддерживают платодной гипотезы.

Своеобразие строения и развития немертин позволило некоторым авторам сделать вывод о независимом и раннем происхождении этой группы. Так, Короткевич (1972) обращает внимание на элементы радиальной симметрии в организации нервной и кровеносной систем, а также на наличие «стрекательных» клеток (псевдокнид) в эпителии хобота невооруженных немертин. По ее мнению, предки немертин были близкородственны предкам книдарий и вели свободноплавающий образ жизни, поэтому данную гипотезу я называю планулярной. Следует, однако, отметить, что псевдокниды немертин не гомологичны стрекательным клеткам Cnidaria (Turbeville, 1991, 2006). Элементы бирадиальной симметрии в строении передних отделов нервной системы, по-видимому, действительно являются остатками настоящей радиальной симметрии, но при желании их можно найти не только у Acoelomorpha и Rhabditophora, но также у Annelida.

По мнению Малахова (1991), немертины занимают обособленное положение среди Spiraloblastica, поскольку у них нет ни бластомера 4d как основного источника энтомеződермы, ни первичного мозга. Относительно судьбы 4d бластомера у немертин среди эмбриологов долгое время не было единого мнения, однако исследования последних лет (Henry, Martindale, 1998) показали, что у *Cerebratulus lacteus* энтомеződерма формируется за счет 4d бластомера. Данные по развитию архинемертин показывают, что мозг происходит от двух бластомеров, тесно связанных с апикальным органом (Iwata, 1960). Два апикальных нейрона, которые затем смещаются назад и участвуют в формировании мозга, были выявлены нами у личинки *Quasitetrastemma stimpsoni* (Чернышев, Магарламов, 2010), поэтому утверждение об отсутствии первичного мозга у немертин требует больших обоснований. Удаленность мозгового кольца от переднего конца головы (т. е. развитая прецеребральная область), скорее всего, не является исходным состоянием для немертин.

Сторонники аннелидной гипотезы рассматривали немертин как «деградированных» потомков кольчатых червей, от которых в свою очередь могли про-

изойти плоские черви (Salensky, 1907; Давыдов, 1914). Старобогатов (2000) предполагал, что предки немертин имели сегментацию, хотя и не происходят напрямую от аннелид. Появление данной гипотезы во многом было продиктовано необходимостью доказать происхождение плоских червей от целомических предков, и немертинам отводилась роль связующего звена между этими группами. Главную роль при этом отдавали поиску у эмбрионов рудиментов целома (Salensky, 1909, 1912, 1914). Определенное внимание обращалось на метамерное расположение гонад, кишечных и ринхоцельных карманов, кровеносных и нервных комиссур у многих немертин.

Основной трудностью, с которой приходилось сталкиваться сторонникам аннелидной гипотезы, являлось отсутствие (как тогда полагали) у немертин типичного целома. Теперь, когда установлена целомическая природа кровеносной системы, появилась возможность спекулировать этим фактом, тем более что среди аннелид известны примеры специализации целома (например, у пиявок) и редукции сегментации (у эхиур и некоторых архианнелид). Основными возражениями против этой гипотезы является наличие у немертин не свойственных аннелидам плезиоморфий: лишенный кутикулы ресничный эпидермис, просто устроенная передняя кишка, поздняя закладка прямой кишки, настоящее гомоквадрантное спиральное дробление со смещением бластомеров после завершения деления и относительно поздней их детерминацией. Кроме того, у палеонемертин (наиболее архаичных представителей в типе) отсутствуют какие-либо следы метамерии мезодермальных структур. Указания на то, что у некоторых тубулярид имеются зачатки метамерных диссепиментов (Ливанов, 1955), не соответствуют действительности.

Определенный интерес представляют вооруженные немертины из рода *Annulonemertes* Berg, 1985, обладающие своеобразной сегментацией. Берг (Berg, 1985) высказал 3 гипотезы происхождения сегментации у аннулонемертезов: 1) сегменты *Annulonemertes* возникли независимо от сегментов других первичноротых и являются апоморфией этого рода; 2) сегментация *Annulonemertes* и других первичноротых является их общей апоморфией, а остальные немертины изначально не имели сегментации (т. е., при такой интерпретации немертины оказываются парафилетической группой), 3) сегментация – плезиоморфное состояние для немертин, но у представителей этого типа, кроме *Annulonemertes*, произошла утрата сегментации. Последнюю точку зрения поддерживают сторонники архицеломатной гипотезы (Balavoine, Adoutte, 2003). В настоящее время не вызывает сомнений, что *Annulonemertes* является специализированным родом вооруженных моностилиферных немертин, что подтверждается как морфологическими (Чернышев, Миничев, 2004), так и молекулярными данными (Sundberg, Strand, 2007).

До недавнего времени среди зарубежных зоологов были достаточно популярны различные варианты архицеломатных гипотез (Remane, 1954; Jägersten, 1972; Balavoine, Adoutte, 2003, и др.), которые подверглись критике отечественными морфологами (Иванов, 1968, 1991; Иванов, Мамкаев, 1973). В 80-90-х годах прошлого века некоторые наиболее активные сторонники архицеломатной гипотезы изменили свои воззрения (Rieger et al., 1991; Ax, 1996). В отношении немертин архицеломатная гипотеза мало отличается от аннелидной, поскольку в обеих концепциях немертин выводят от целомат, предки которых уже имели расчлененный целом. Недавно Малахов (2004) выдвинул гипотезу происхожде-

ния Bilateria, в которой, как и в других «архичеломатных сценариях», предполагается, что первые билатерально-симметричные животные имели сегментацию и метамерный целом. По его мнению, «теперь, обсуждая направления эволюции животного царства, мы должны рассматривать не теории происхождения целома и метамерии, а наоборот, причины, пути и последствия утраты целома и метамерии» (с. 107). Следует, однако, обратить внимание, что у немертин элементы метамерии (парные кишечные и ринхоцельные карманы, метамерные поперечные кровеносные сосуды) распространены в эволюционно продвинутых отрядах Heteronemertea и Hoplonemertea, хотя даже у них метамерия разных систем не подчиняется какой-либо общей закономерности. У низших палеонемертин (Tubulanidae s.l.) метамерия практически не наблюдается. Ливанов (1955) указывает на наличие у *Tubulanus* и *Carinina* поперечных септ, которые «образованы двойными пучками тонких преколлагенных волокон» (с. 147) и простираются от дермиса до кишечника. При этом он ссылается на краткое сообщение Тимофеева (1902). Эти септы, по мнению Н.А. Ливанова, поразительно похожи на диссепименты полихет и представляют собой начальные стадии формирования настоящей метамерии. На самом деле никаких метамерных септ у тубулянид нет, и речь, вероятно, идет о соединительно-тканых прослойках между складками кишечника или рудиментарными кишечными карманами.

Утрата сегментации и целома вследствие прогенеза (сценарий, который, по мнению В.В. Малахова, неоднократно реализовывался в ходе эволюции Bilateria) в отношении имеющих крупные размеры немертин едва ли применим. В этой группе сегментация не исчезает, а появляется у высокоспециализированных мейобентосных (и, скорее всего, педоморфных) аннулонемертесов. Против архичеломатной гипотезы также свидетельствуют данные молекулярно-генетического анализа, показывающие, что предки Bilateria, скорее всего, имели Acoela-подобный облик (см.: Hejnol, Martindale, 2008).

Принадлежность немертин к Lophotrochozoa не ставится нами под сомнение, хотя для этой группы до сих пор не определены четкие синапоморфии. Наличие у личинки *Carinoma tremaphoros* рудиментарного прототроха (Maslakova et al., 2004) может оказаться доказательством того, что немертины относятся к Trochozoa, однако пока неясно, гомологичен ли прототрох кариномы прототроху типичных трохозой (аннелид и моллюсков). Принадлежность немертин к Trochozoa подтверждается еще и тем, что основным целом у них закладывается в виде двух мезодермальных полосок (Turbeville, 1986), а у личинок имеется апикальный орган с апикальными нейронами (Чернышев, Магарламов, 2010). С другой стороны, нами не выявлено характерное для личинок Trochozoa нервное кольцо прототроха (с учетом того, что последний в явном виде также отсутствует). Не доказана пока гомология боковых нервных стволов немертин и брюшных нервов Trochozoa.

Во многих современных филогенетических схемах немертины и Neotrochozoa (последнее название было предложено для группы Annelida+Mollusca+Sipuncula (Peterson, Eernisse, 2001)) рассматриваются в качестве сестринских групп (см.: Jenner, 2004). Это точка зрения представляется нам наиболее обоснованной, так как немертины обладают некоторыми плезиоморфиями, отсутствующими у Neotrochozoa: полностью лишенный кутикулы ресничный эпителий, сплошная мускулатура стенки тела, исходно состоящая минимум из трех мускульных слоев (допуская, что внутренняя кольцевая муску-

латура первоначально могла быть связана с передней кишкой), латеральные (а не вентральные, как считают некоторые авторы) нервные стволы, планулоподобные атрохные личинки (лишенные явно видимого прототроха), прото-нефридиальная выделительная система, закладка ануса на постларвальной стадии (у *Anopla*), постцеребральный рот, лишенная глотки и недифференцированная на отделы передняя кишка. Тем не менее гомология целомов представителей обеих групп нередко ставится под сомнение (Haszprunar, 1995; Ax, 1996; Nielsen, 2001), что проистекает из своеобразия ринхоцеля, в то время как ультрамикроскопическое исследование закладки кровеносных сосудов немертин свидетельствует в пользу их гомологии целому аннелид (Turbeville, 1986). Залкадка клеточной выстилки половых мешков практически не изучена, а ее целомическая природа некоторыми авторами отрицается (см. Haszprunar, 1995). Тем не менее, тот факт, что клетки, выстилающие стенки гонад, ориентированы апикальной поверхностью к гаметам, позволяет рассматривать половые мешки как обособленные целомические полости, в которых в процессе эволюции может происходить утрата сплошного целотелия (Turbeville, Rupert, 1985; Реунов, Чернышев, 1992).

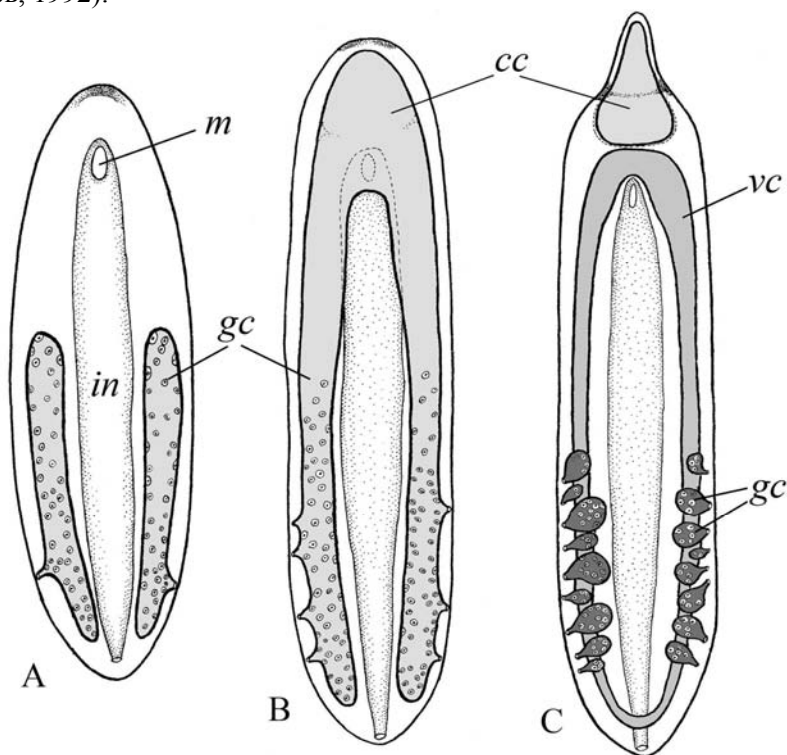


Рис. 28. Предполагаемая схема преобразования целома у предков немертин: А – гипотетический предок с парой гоноцелей; В – объединение гоноцелей в передней части тела; С – распад единого целома на три типа целомических полостей. Сокращения: *cc* – головной целом, *gc* – гоноцели, *in* – кишечник, *m* – рот, *vc* – васкулярный целом.

Реконструкция предка немертин на основе морфологических и эмбриологических данных представляется затруднительной. Тем не менее попытаемся представить возможный сценарий формирования "немертинового" плана строе-

ния. Прежде всего мы будем исходить из того, что целом немертин представлен тремя типами целомических полостей (ринхоцель, кровеносные сосуды и гоноцели). Попробуем предположить, каким образом у немертин могла сформироваться столь специализированная целомическая система. Здесь можно рассуждать в двух направлениях: 1) целом исходно состоял из трех типов обособленных полостей, 2) целом предков немертин представлял собой единую полость. Первая гипотеза может быть обоснована с позиции идей ряда авторов (Remane, 1954; Jägersten, 1972; Старобогатов, 1983, 2000) о происхождении и эволюции целома, согласно которым предок целомат имел непарный головной целом и две пары туловищных целома. У немертин гомологом головного целома может быть признан ринхоцель, а гомологами парных целома – кровеносные сосуды и половые мешки соответственно. Вайнгофф (Wijnhoff, 1914) и Зенц (1997b) рассматривали происхождение ринхоцеля отдельно от других внутренних полостей, полагая, что сначала сформировался хобот, а затем его влагалище.

Однако здесь мы принимаем концепцию, что трехмерному целома предшествовала одна пара целомических полостей (Чернышев, 1999г). Предком немертин и эуцеломат мог быть организм с парой (или несколькими парами) гоноцелей – целомическими полостями, выполняющими половую функцию (рис. 28, А). В качестве главного аргумента против гоноцельной гипотезы происхождения вторичной полости обычно выдвигается невозможность формирования целотелия из половых клеток. Это возражение легко снять, если допустить, что первичные гоноцели были синтекоцелями (*syntecoels*) (Salvini-Plawen, Splechtna, 1979), т. е. стенка целома сформировалась из недифференцированных мезенхимных клеток паренхимы, как это имеет место у некоторых турбеллярий (Мамкаев, 2005). С другой стороны, гоноцельная гипотеза объясняет, почему у немертин только гоноцели имеют целомодукты, так как все остальные целомические полости являются дериватами первичного полового целома.

Можно предположить, что у предков немертин, как и у аннелид (Clark, 1964), увеличение размеров тела привело к большему развитию целома и появлению у него опорной функции. Предки немертин, как и многие современные формы, по-видимому, жили в мягких грунтах и переход к «гидравлическому» способу закапывания в грунт стал причиной увеличения переднего отдела целома и его проникновения в головной конец (рис. 28, В). Интересно отметить, что у некоторых невооруженных немертин кровеносные сосуды в передней части тела образуют обширные полости, которые, по-видимому, выполняют опорную функцию (Turbeville, Ruppert, 1983). Это относится прежде всего к представителям отрядов *Carinomorpha*, *Tubulanomorpha*, а также многим гетеронемертинам. В дальнейшем могло произойти обособление опорного (переднего) и полового (заднего) отделов целома (рис. 28, С). Причины обособления этих двух отделов, скорее всего, кроются в необходимости формирования распределительно-опорного аппарата, который у немертин возник на основе передней части целома. Первоначально распределительно-опорная система, по-видимому, была отдаленно похожа на кровеносную систему некоторых палеонемертин и представляла собой пару длинных обширных полостей, соединяющихся в переднем и заднем концах тела и особенно мощно развитых в области передней кишки и головном регионе. В отличие от гоноцелей, эти полости закладываются как пара схизоцелей (Turbeville, 1986) и на всех стадиях развития лишены целомодуктов.

По мере удлинения тела обособившиеся гоноцели полимеризовались, сохранив у многих палеонемертин неупорядоченное расположение.

Последующая эволюция предков немертин, вероятно, была связана с преобразованием головного отдела целома и может быть реконструирована с большей определенностью. На переднем конце головы появился особый вырост для собирания пищи (подобные выросты имеются у некоторых кольчатых червей) (рис. 29, А). В дальнейшем этот вырост становится более длинным и втягивающимся вовнутрь головного конца, т. е. формируется хобот (рис. 29, В). Головная часть целома помимо опорной начинает выполнять функцию выталкивания хобота наружу. Удлинение хобота неизбежно должно было привести к обособлению головного отдела целома в полость, выполняющую функцию влагалища хобота – ринхоцель. Частичная рекапитуляция формирования хоботного аппарата, по-видимому, наблюдается при метаморфозе личинок гетеронемертин, когда зачаток хобота вдавливается в полость головной лакуны (Salensky, 1912; Nussbaum, Oхner, 1913). Целотелий выстилает не только ринхоцель, но и внутреннюю (т. е. обращенную в полость ринхоцеля) стенку хобота (Turbeville, Ruppert, 1985), что подтверждает когда-то произошедшее внедрение этого органа в целом. Будучи обширной замкнутой полостью, ринхоцель сохранил и опорную функцию, что способствовало окончательному преобразованию остального целома в кровеносный аппарат. Опорная функция ринхоцеля отчетливо выражена у вооруженных немертин, особенно у рептантных *Polystilifera*, имеющих многочисленные ринхоцельные карманы. Возникновение и дальнейшее развитие хоботного аппарата привело к формированию кольцевидного мозга, и это произошло еще до погружения нервной системы в мускулатуру стенки тела. В пользу этого говорит тот факт, что у всех палеонемертин кольцевидный интра- или субэпителиальный мозг отделен от ринхоцеля 3–4 слоями мускулатуры. Рот немертин исходно располагался позади мозга, как у всех *Anopla*, поэтому мозг в процессе погружения окружил не переднюю кишку, как у остальных *Trochozoa*, а ринхоцель. По мнению Догеля (1940), тот факт, что нервное мозговое кольцо у немертин окружает ринхоцель, а не переднюю кишку, связан с прохождением хобота сквозь мозг и расщеплением единственной комиссуры на две. Эта гипотеза не может быть принята, так как хобот располагается под кожно-мускульным мешком, а в то время как нервная система в исходном состоянии залегает под покровным эпителием или внутри него.

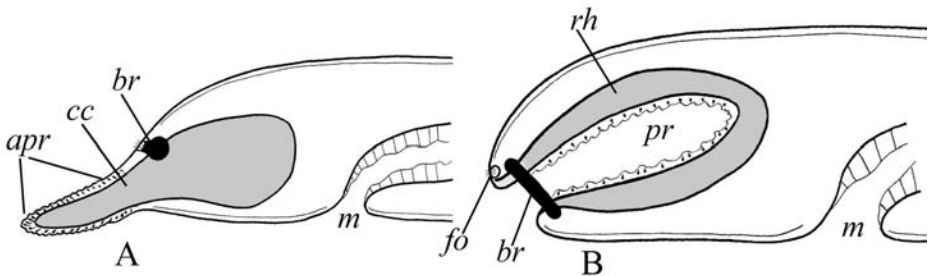


Рис. 29. Предполагаемая схема преобразования головного целома у предков немертин (вид сбоку): А – передний конец с головным выростом; В – передний конец с сформированной хоботной системой. Сокращения: apr – передний вырост, br – мозг, cc – головной целом, fo – фронтальный орган, m – рот, pr – хобот, rh – ринхоцель.

Изложенная выше схема эволюционных преобразований является гипотетической, но, тем не менее, позволяет объяснить, почему у немертин имеется столь специализированный целом. В отличие от гипотез происхождения хоботной системы, выдвинутых ранее (Wijnhoff, 1914; Senz, 1997b), в нашей гипотезе ринхоцель признается более ранним образованием, чем втяжной хобот. В ходе эволюции у хоботных немертин не происходит исчезновения ни одной из целомических полостей, хотя может наблюдаться их частичная редукция (уменьшения размеров ринхоцеля, редукция дорсального и головного сосуда). Именно этот вывод будет важен для нас при рассмотрении организации бесхоботной немертины *Arhynchonemertes axi*, у которой, по нашему мнению, хобот отсутствует изначально.

ГЛАВА 5. СИСТЕМАТИКА И ФИЛОГЕНИЯ НЕМЕРТИН

5.1. Бесхоботные и хоботные немертины

Среди немертин резко выделяется *Arhynchonemertes axi*, который был обнаружен среди ризоидов *Lessoniana variegata* в прибрежных водах Новой Зеландии (Riser, 1988) и отличается от остальных немертин отсутствием хобота и ринхоцеля. По мнению Райзера (Riser, 1989), хоботная система у *A. axi*, вероятно, утратилась вследствие перехода к иному способу питания. Однако среди немертин даже у видов рода *Malacobdella*, перешедших фильтрующему способу питания, ни хобот, ни ринхоцель не исчезают. Тем более странным было бы их исчезновение у свободноживущей немертины *A. axi*. Следует обратить внимание на то, что, будучи наиболее обширной целомической полостью, ринхоцель играет важную роль в передвижении немертин (Turbeville, Ruppert, 1983). Более вероятно то, что у *A. axi* хоботная система отсутствовала изначально, с чем, в свою очередь, связано наличие только одной комиссуры в мозге. Как известно, у остальных немертин мозг имеет кольцевидное строение, которое, по-видимому, изначально, поскольку свойственно группам с субэпителиальной нервной системой.

По нашему мнению, в процессе погружения нервной системы мозг немертин «наткнулся» на хоботную систему, сохранив тем самым кольцевидную форму. У предков аринхонемертеса, как и у палеонемертин, мозг, несомненно, располагался субэпителиально и, по-видимому, имел кольцевидное строение, которое он не сохранил в процессе погружения, поскольку отсутствовал хоботный аппарат. Следует отметить, что положение нервной системы не может быть доказательством родства *Arhynchonemertes* с вооруженными немертинами, так как ее погружение происходило независимо в разных отрядах, даже в таких примитивных, как Archinemertea и Palaeonemertea.

К сожалению, первичное отсутствие часто невозможно отличить от полной редукции. Если мы имеем дело с первым, то *A. axi* должен обладать и другими плезиоморфными признаками. К их числу можно отнести просто устроенную кровеносную систему без дорсального сосуда и церебрального анастомоза, расположенный под мозгом рот, не дифференцированную на отделы переднюю кишку, лишенный карманов кишечник. Необходимо отметить отсутствие *tunica propria* вокруг кишечника, что не свойственно остальным немертинам и может свидетельствовать о слабой обособленности кишечных клеток от паренхимы и близости к состоянию, свойственному Nemertodermatida (Riser, 1989). *A. axi* яв-

ляются гермафродитами, но строение половой системы весьма необычно. Яичники, хотя и соединяются с окружающей средой, но содержат лишь незрелые ооциты, в то время как зрелые располагаются в паренхиме у стенок кишечника. Проток яичника, по-видимому, функционирует не как овидукт, а как спермиодукт. Семенники отделены от яичников и имеют выводные протоки. К числу уникальных для немертин признаков также можно отнести расположение нефридиев только на правой стороне тела и положение нефропоры около рта. Таким образом, *A. axi* обладает как плезиоморфными, так и апоморфными состояниями признаков. Наличие последних вовсе не свидетельствует в пользу «регрессивного» происхождения аринхонемертеса от *Ecnora*, поскольку абсолютно примитивных форм в природе не существует. Напротив, плезиоморфные состояния *A. axi* указывают на то, что мы имеем дело с очень древней группой высокого ранга, для которой можно признать (или хотя бы предположить) первичное отсутствие развитой хоботной системы. С такой трактовкой организации аринхонемертеса не соглашается Старобогатов (2000), по мнению которого у предков аринхонемертеса все же мог иметься невтяжной короткий хобот. Это возражение не меняет сути выдвинутой мною гипотезы, поскольку речь идет не столько о хоботе, сколько о ринхоцеле.

Хотя Райзер (Riser, 1988, 1989) подчеркивает обособленность аринхонемертеса от остальных немертин, этот род не был выделен даже в отдельное семейство и до сих пор рассматривается зарубежными немертинологами в качестве «таксона неопределенного положения» (Gibson, 2002). Вероятно, определенную роль сыграл укоренившийся в систематике предрассудок – боязнь выделения маленьких таксонов в группы высокого ранга (Старобогатов, 1989). Нами для *A. axi* был установлен новый класс *Arhynchocoela*, который противопоставляется всем остальным немертинам, отнесенным в класс *Rhynchocoela* (Чернышев, 1995). Ранг «класса» был выбран исходя из значительной мономорфности всех хоботных немертин, которых едва ли обосновано разделять на два или более классов. Основные различия между двумя классами отображены в табл. 2:

Таблица 2. Различия хоботных и бесхоботных немертин

Признак	<i>Arhynchocoela</i>	<i>Rhynchocoela</i>
Хобот и ринхоцель	Отсутствуют	Имеются
Число комиссур мозга	Одна	Две (реже три)
Дорсальный кровеносный сосуд	Нет	Нет или есть
Положение мозга и боковых нервных стволов	Под кожно-мускульным мешком	Внутри кожно-мускульного мешка или под ним
Передняя кишка	Не дифференцирована на отделы	Не дифференцирована или дифференцирована на отделы
Средняя кишка	Без карманов	Без карманов или с ними
<i>Tunica propria</i> вокруг кишечника	Нет	Есть
Оогенез	Завершается в полости тела	Завершается внутри яичника
Нефридии	Непарный, позади рта	Парные, около боковых кровеносных сосудов

Включение аринхонемертеса в филогенетический анализ в качестве внешней группы представляется довольно проблематичным, поскольку у этого вида уникальные для немертин плезиоморфии сочетаются с комплексом уникальных апоморфий. Чрезвычайно актуальным остается получение последовательностей ДНК у *A. axi*: если эта немертина действительно окажется наиболее архаичной среди современных видов, то придется корректировать общепринятые представления о базальном плане строения типа.

5.2. Высшие таксоны хоботных немертин

Традиционное деление немертин на невооруженных (*Anopla*) и вооруженных (*Eopla*) является искусственным, о чем свидетельствуют данные морфологического и молекулярного анализа (Ax, 1996; Чернышев, 1999в; Sundberg et al., 2001; Thollesson, Norenburg, 2003). Подкласс (или класс) *Anopla* можно считать вполне очерченной группой, но ее морфологические отличия от вооруженных немертин базируются исключительно на плезиоморфных состояниях (отсутствие вооружения, положение нервной системы в кожно-мышечном мешке, постцеребральный рот, отсутствие пищевода и пилоруса). В качестве возможной синапоморфии *Anopla* были указаны псевдокниды, находящиеся в наружном эпителии хобота (Turbeville, 1991). Однако более вероятно, что наличие псевдокнид является синапоморфией всего типа *Nemertea*, но у *Eopla* они исчезли в связи с развитием специализированного вооружения для впрыскивания токсинов. При таком подходе парафилия невооруженных немертин становится еще более очевидной, в то время как вооруженные немертины образуют монофилетическую группу. Дальнейший анализ хоботных немертин следует проводить, оперируя группами, монофилия которых может быть доказанной комплексом синапоморфий.

Несомненный вывод, сделанный практически всеми исследователями, заключается в том, что *Palaeonemertea* является сборной группой. Палеонемертины могут быть разделены на 4 более или менее мономорфные группы с четкими границами: 1) *Tubulanidae* s.l., 2) *Cephalotrichidae*, 3) *Carinomidae* (включая *Statolitonemertidae*), 4) *Hubrechtiidae*. Из всех групп только губрехтиида не могут быть охарактеризованы какими-либо уникальными апоморфиями. Еще две мономорфные (и поэтому исходно рассматриваемые мною как монофилетические) группы немертин не относятся к палеонемертинам – это *Heteronemertea* и *Noplonemertea* (= *Eopla*).

Губрехтиида и гетеронемертины следует признать наиболее близкими группами, сходство которых может быть определено такими апоморфиями, как наличие дорсального сосуда и погруженных церебральных органов, а также нескольких митохондрий в спермиях. Развитие у представителей рода *Hubrechtella* проходит через пилидиальную личинку (у остальных родов развитие не изучено), которая свойственна также гетеронемертинам. Если наличие дорсального сосуда и погруженные церебральные органы имеются еще и у вооруженных немертин, то пилидий за пределами *Hubrechtiidae* и *Heteronemertea* не встречается. Близкие родственные связи губрехтиид и гетеронемертин подтверждаются наличием особого субдермального слоя – кутиса. У губрехтиид он имеет вид невральнй прослойки, но содержит единичные субэпителиальные железы и мышечные волокна. Наличие кольцевой дермальной мускулатуры у *Hubrechtella juliae* является доказательством того, что у губрехтиид действительно

имеется рудиментарный кутис. Еще одной синапоморфией Hubrechtidae+Heteronemertea (=Pilidiophora) может быть погружение церебральных органов в кровеносные лакуны, однако здесь нельзя исключать того, что данное состояние возникло независимо, так как и у губрехтиид, и у гетеронемертин есть представители, у которых церебральные органы не связаны с кровеносной системой. Каудальный циррус – более вероятная, причем уникальная синапоморфия Hubrechtidae+Heteronemertea. Хотя каудального цирруса нет у многих гетеронемертин, его наличие у *Hubrechtella* (=Coeia) *ijimai*, *H. juliae*, ювенильных *H. dubia* заставляет предположить, что эта структура была изначально свойственна предкам Pilidiophora, но неоднократно утрачивалась в ходе эволюции.

Наличие наружной продольной мускулатуры рассматривается мною как синапоморфия Heteronemertea, но не Pilidiophora. На мой взгляд, отсутствие наружной продольной мускулатуры у большинства губрехтиид первично, а её наличие у *Sundbergia* и Carinomidae – результат параллелизмов. На это указывает разная локализация наружной продольной мускулатуры: в области передней кишки у кариномид, в задней части тела у *Sundbergia* и вдоль всего тела у гетеронемертин. То, что Pilidiophora следует рассматривать как Hubrechtidae+Heteronemertea, а не как *Hubrechtella*+Heteronemertea (см. Norenburg, 1993), совершенно логично, так как отрывать один род от остальных губрехтиид только потому, что у него изучено развитие, едва ли оправдано. Монофилия Hubrechtidae вызывает сомнение, так как род *Hubrechtia* и роды *Hubrechtella*, *Tetramys* и *Sunbergia* образуют две морфологически различные группы, сходство между которыми базируется только на плезиоморфиях. Напротив, монофилия Heteronemertea подтверждается минимум тремя синапоморфиями: наличие продольной мускулатуры вдоль всего тела, гетеронемертиновый эпидермис и развитый кутис.

Монофилия гоппонемертин не вызывает сомнения благодаря наличию нескольких уникальных апоморфий: гоппонемертиновый эпидермис, отсутствие интраэпидермальной мускулатуры, наличие в хоботе среднего отдела с вооружением, отсутствие хоботной диагональной мускулатуры, полирадиально расположенные хоботные нервы, которые разделяют продольную мускулатуру на два слоя, погруженные под мускулатуру стенки тела мозг и боковые нервные стволы, наличие дорсолатеральных нервов и отсутствие буккальных. Явное сходство Pilidiophora и Hoplonemertea по ряду апоморфных состояний позволяет рассматривать обе группы в качестве сестринских, а за Pilidiophora+Enopla закрепить название Neonemertea, предложенное Толлессоном и Норенбургом (Thollesson, Norenburg, 2003), которые, однако, не снабдили эту группу диагнозом и не указали ее ранг. Синапоморфиями Neonemertea являются наличие дорсального сосуда и погруженные церебральные органы, расположенные за мозгом, а также, по-видимому, погружение глаз под эпидермис, наличие дорсовентральной мускулатуры и развитие внутренностной мускулатуры вокруг передней кишки.

Значительно труднее установить родственные связи трех оставшихся групп палеонемертин, а также определиться с тем, какая из них является сестринской по отношению к Neonemertea. Начнем рассмотрение с семейства Carinomidae, монофилия которой вызывает наименьшие сомнения, поскольку это семейство характеризуется 4 уникальными апоморфиями: интраэпителиальная сетчатая мускулатура, дополнительная пара лакун позади мозга, медиальные чувстви-

тельные ямки на голове, две пары железистых образований, связанных с нефридиями. Род *Statolitonemertes* отличается от рода *Carinoma* только наличием статоцисто-подобных органов и тем, что ринхоцельные сосуды перед вхождением в стенку ринхоцеля находятся внутри головных лакун, поэтому *Statolitonemertidae* было синонимизировано с *Carinomidae* (Чернышев, 1999а).

Близкие родственные связи *Carinomidae* и *Cephalotrichidae* предполагал Бюргер (Bürger, 1895), установив для обоих семейств отряд *Mesonemertini*. Следует, однако, отметить, что на более позднем эволюционном древе Бюргер (Bürger, 1897–1907) не выводит *Carinoma* и *Cephalothrix* из одного предка, т. е. *Mesonemertini* выглядит как парафилетическая группа. Основанием для сближения кариномид и цефалотрихид послужило отсутствие у них церебральных органов и погружение нервной системы в продольную мускулатуру. Однако те же признаки имеются у аберрантной тубулянидной немертины *Carinomella lactea* Coe (1905), поэтому более вероятно, что редукция церебральных органов (если она вообще имела место) и погружение нервных стволов у *Cephalotrichidae* и *Carinomidae* происходили независимо. В пользу этого указывает тот факт, что у кариномид боковые нервные стволы погружены в продольную мускулатуру лишь в области кишечника, в то время как у цефалотрихид в продольной мускулатуре находятся не только нервные стволы, но и мозг. Выделительная и кровеносная системы в обеих группах устроены по-разному. Существенно различается и строение стенки тела: если у кариномид диагональная мускулатура находится под наружной кольцевой мускулатурой, то у цефалотрихид она располагается под дермисом. Попытки найти какие-либо уникальные апоморфии для группы *Carinomidae*+*Cephalotrichidae* успехом не увенчались.

О возможных близкородственных связях тубулянидных немертин и кариномид высказывалась Вайнгофф (Wijnhoff, 1913). Наибольший интерес в этом плане представляет *Carinomella lactea*. По мнению Ку (Coe, 1905) и Гильбома (Hylbom, 1957), кариномелла занимает промежуточное положение между *Tubulanidae* и *Carinomidae*, а некоторые авторы (Wijnhoff, 1913; Gibson, 1982a) даже относили этот род к последнему семейству. Главным основанием для подобных взглядов послужило то, что у *Carinomella*, как и у кариномид, в области кишечника происходит погружение боковых нервных стволов в продольную мускулатуру, а также нет церебральных органов (Coe, 1905). Наличие у *Carinomella* пигментного кольца, латеральных органов и развитой вдоль всего тела внутренней кольцевой мускулатуры (синапоморфии *Tubulanidae* s.l.) однозначно свидетельствует о принадлежности этого рода к тубулянидным немертинам. Семейство *Carinomidae*, напротив, не обладает ни одной из перечисленных синапоморфий. С другой стороны, если не считать положение боковых нервных стволов, *Carinomella* не имеет характерных для *Carinomidae* синапоморфий. Кроме того, специфическая по своему строению стенка ринхоцеля кариномид не может быть выведена из двуслойной стенки *Carinomella* (см. сравнительно-морфологический анализ строения ринхоцеля).

Особенности внутреннего строения *Statolitonemertes sachalinica* (Чернышев, 1999а) дают повод для сравнения *Carinomidae* с родом *Carinina* из семейства *Tubulanidae*, поскольку среди каринин известны виды со статоцисто-подобными органами в мозге и нефридиальными железами, вдающимися в полость кровеносных сосудов. Однако гомология этих структур у *Carinina* и *Carinomidae* не может быть доказана без ультрамикроскопических исследований (в частности,

до сих пор не ясно – являются ли в действительности статоцистоподобные органы статоцистами). Следует отметить различное положение статоцистоподобных органов: у *Carinina* они располагаются на границе между дорсальными и вентральными ганглиями, в то время как у *Statolitonemertes* примыкают к вентральным ганглиям. Нефридиальные железы Carinomidae располагаются двумя группами с каждой стороны, что не свойственно *Carinina*. Наконец, необходимо обсудить наличие у кариномид пары ринхоцельных (т. е. входящих в полость ринхоцеля) сосудов, которые также имеются у многих Tubulanidae. Отсутствие ринхоцельных сосудов у *Callinera*, *Carinesta* и *Carinomella*, а также многих *Carinina* и *Tubulanus* является, по всей видимости, первичным, из чего неизбежно вытекает независимое происхождение этих сосудов у кариномид и тубулянид. В этом нет ничего необычного, если принять во внимание, что вхождение сосудов (двух или одного) в стенку ринхоцеля – достаточно распространенное явление, которое происходило независимо у гетеронемертин, вооруженных немертин и архинемертин. Подводя итог всему вышесказанному, можно заключить, что Carinomidae не могут быть сближены с Tubulanidae.

Кариномиды не имеют дорсального сосуда и церебральных органов, их развитие проходит через планулоподобную личинку, поэтому они не могут быть отнесены к Pilidiophora или Heteronemertea, хотя в литературе имеются предположения об их родстве (Wijnhoff, 1913; Hylbom, 1957). Причиной тому послужило наличие у кариномид наружной продольной мускулатуры и мощно развитого дермиса в переднем конце тела, который отдаленно напоминает кутис некоторых гетеронемертин. Турбевилль (Turbeville, 1991) выдвинул гипотезу, согласно которой синапоморфией Heteronemertea и Carinomidae может быть наличие интраэпителиальных мускульных отростков, отходящих от основной мускулатуры тела, однако подобные отростки были найдены нами у всех Anopla.

Если все же принять, что наружная продольная мускулатура является синапоморфией группы Pilidiophora + Carinomidae, то тогда либо у кариномид редуцировался дорсальный сосуд, либо у губрехтиид произошла утрата слоя наружной продольной мускулатуры. Первое предположение не может быть принято, поскольку у кариномид наблюдается скорее не упрощение, а усложнение кровеносной системы. Трудно представить, чтобы у предков этого семейства сначала полностью редуцировался дорсальный сосуд, а затем возникли два новых ринхоцельных сосуда. Полная редукция наружной продольной мускулатуры у губрехтиид вполне возможна, хотя и маловероятна у таких крупных форм, как *Hubrechtia* и *Tetramys*. Наличие наружной продольной мускулатуры в задней части тела у *Sundbergia* скорее свидетельствует о независимом происхождении этого слоя. Можно допустить, что у губрехтиид упрощение организации произошло вследствие педоморфоза, хотя данные по строению ювенильных *Hubrechtella dubia* и некоторых гетеронемертин (Cantell, 1969) не дают для этого больших оснований. Наглядный пример педоморфоза среди гетеронемертин демонстрирует интерстициальный *Riserius pugetensis* Norenburg (1993), у которого редуцировались кутис и субдермальные железы, в хоботе только продольная мускулатура, церебральные органы обособлены от мозга, но в то же время наружная продольная мускулатура развита вдоль всего тела. Я склоняюсь к мнению, что у губрехтиид наружная продольная мускулатура отсутствует первично и, таким образом, эта мускулатура возникла независимо у кариномид, гетеронемертин, а также у *Sundbergia albula* и двух видов *Tubulanus*.

Группы *Neonemertea* и *Carinomidae* имеют сходство по одной апоморфии, отсутствующей у остальных немертин – наличию парных боковых кишечных карманов, между которыми располагаются гонады. Пока трудно сказать, может ли эта апоморфия оказаться синапоморфией *Neonemertea+Carinomidae*. Обособленность кариномид позволяет рассматривать их в качестве самостоятельного отряда *Carinomiformes* (Чернышев, 1999б), который, возможно, является сестринской группой по отношению к *Neonemertea* (Thollesson, Norenburg, 2003). В пользу родства этих групп говорит наличие ряда параллелизмов у кариномид и неонемертин: у кариномид и гетеронемертин независимо возникает наружная продольная мускулатура, а также перекресты в хоботе; у кариномид и гоппонемертин независимо редуцируются псевдокниды и происходит погружение нервных стволов в мускулатуру стенки тела.

Две оставшиеся группы, *Tubulanidae s.l.* и *Cephalotrichidae*, не могут быть объединены друг с другом на основании каких-либо надежных апоморфий, хотя молекулярно-генетический анализ, проведенный Толлессоном и Норенбургом (Thollesson, Norenburg, 2003), поддерживает родство этих семейств. В этом главное отличие предложенной мною кладограммы (рис. 30) от филогенетического древа Толлессона и Норенбурга. Монофилия *Tubulanidae s.l.* поддерживается, по крайней мере, двумя синапоморфиями (аутапоморфиями): наличие железисто-пигментного кольца в эпидермисе и развитие кольцевой мускулатуры в области средней кишки. Латеральные органы также могут быть синапоморфией тубулянид, однако пока нет уверенности, что их отсутствие у видов рода *Carinina* является следствием редукции. Тубуляниды имеют сходное с кариномидами и многими гетеронемертинами строение выделительной системы: пара длинных трубковидных каналов, расположенных далеко позади рта и открывающихся наружу в задней части нефридиев. Подобное строение, скорее всего, является плезиоморфным. Нефридии цефалотрихид имеют уникальные терминальные органы, которых нет у других немертин, что указывает на производный характер выделительной системы в этой группе. Аутапоморфией *Cephalotrichidae* может быть и наружное положение слоя диагональной мускулатуры в стенке тела.

У некоторых представителей тубулянид имеются чрезвычайно архаичные состояния признаков, которых нет у других немертин: эпителиальные церебральные органы у *Carinina* и многих *Tubulanus*, слабое развитие в стенке ринхоцеля единственного (кольцевого) слоя мускулатуры (*Callinera*, многие *Carinina*), положение головных желез в эпидермисе и ринходеальном эпителии. Полностью субэпидермальная нервная система кроме тубулянид известна еще у губрехтиид, а слабо развитая стенка ринхоцеля, состоящая из кольцевой мускулатуры, имеется в передней части тела кариномид. Архинемертины (*Cephalotrichidae*) в этом плане более эволюционно продвинуты, так как их нервная система погружена в продольную мускулатуру, стенка ринхоцеля состоит из двух слоев мускулатуры, головные железы обособлены от эпителия.

Как уже отмечалось в сравнительно-морфологическом обзоре, развитие цефалотрихид, по мнению Иваты (Iwata, 1960, 1985), имеет некоторые архаичные черты, несвойственные остальным немертинам. Если это так, то большее смещение бластопора (равно как и рта, который у большинства цефалотрихид расположен далеко за мозгом) к переднему концу тела у остальных немертин можно рассматривать как апоморфное состояние. Однако остается неизученным развитие тех цефалотрихид (*Cephalotrichella*, *Balionemertes* и некоторые *Procepha-*

5.3. Отряд Tubulaniformes

Большинство немертинологов объединяет всех представителей данной группы в одно семейство Tubulanidae, и лишь немногие (Bergendal, 1901; Wijnhoff, 1913; Senz, 1993d; Чернышев, 2002a; Kajihara, 2006) признают еще и семейство Callineridae. Значительные различия между родами в пределах отряда логично вписываются в концепцию исходного морфологического разнообразия (Мамкаев, 1991a), что не дает оснований для запрета на выделение нескольких надродовых групп. Среди немертинологов сформировалась негласная парадигма, согласно которой, какой бы ни была необычной морфология нового вида тубуляниды, он не может быть выделен не только в отдельное семейство, но даже в отдельный род. Исключение было сделано для рода *Parahubrechtia*, да и то только потому, что вид *P. jillae* оказался в общей кладе с губрехтиидами (Sundberg, Hylbom, 1994). В итоге мы имеем довольно парадоксальную ситуацию: отряд, который несомненно является одним из самых древних и морфологически разнообразных, содержит 1 семейство и 6 родов, 2 из которых (*Tubulanus* и *Carinesta*) – сборные (Sundberg, Hylbom, 1994). Выделение из Tubulanidae одного семейства Callineridae ничего не дает, поскольку диагноз Tubulanidae будет перекрываться с диагнозом каллинерид.

По положению нервной системы и наличию-отсутствию церебральных органов роды тубулянид могут быть разделены на 4 группы: 1) *Carinina* (церебральные органы есть, нервная система интраэпителиальная), 2) *Tubulanus* (церебральные органы есть, нервная система субэпителиальная), 3) *Callinera*, *Carinesta*, *Parahubrechtia* (церебральных органов нет, нервная система субэпителиальная), 4) *Carinomella* (церебральных органов нет, боковые нервные стволы в задней части погружены в продольную мускулатуру).

Род *Carinina* (включая *Procarinina*) многие авторы рассматривали как наиболее архиачный, но в кладистическом анализе Сундберга и Гильбома (Sundberg, Hylbom, 1994) интраэпителиальное положение нервной системы оказывается синапоморфией каринин. Среди всех Tubulaniformes именно у каринин наиболее просто устроенные церебральные органы. К числу явных плезиоморфий следует отнести и простое строение стенки ринхоцеля. С другой стороны, у *Carinina* нет латеральных органов, хобот присоединяется к ринхоцелю постцеребрально. Можно согласиться с Сундбергом и Гильбомом (Sundberg, Hylbom, 1994) в том, что род *Carinina* образует монофилетическую группу, однако, по моему мнению, её следует рассматривать как отдельное семейство.

Следующая группа, которая представляется мне обособленной, – это семейство Callineridae, в состав которого включают два рода, *Callinera* и *Carinesta* (Wijnhoff, 1913; Чернышев, 2002a). К числу явных плезиоморфий обоих родов следует отнести простое строение стенки ринхоцеля, в которой кольцевая мускулатура представлена разрозненными волокнами. С родом *Carinina* их объединяет постцеребральное прикрепление хобота к ринхоцелю, мощное развитие железистого эпителия ринходеума, а также то, что хотя бы в передней части боковые кровеносные сосуды располагаются изнутри внутренней кольцевой мускулатуры. Строго говоря, еще нельзя утверждать, что роды *Callinera* и *Carinesta* очень близки, поскольку они сходны по плезиоморфным состояниям или состояниям, для которых пока трудно установить полярность. Несомненно то, что из состава *Carinesta* в отдельный род следует вывести вид *C. tubulanoides*, у которого хобот прикрепляется к ринхоцелю в области мозга, а боковые кровенос-

ные сосуды располагаются снаружи внутренней кольцевой мускулатуры. Пестрая окраска свидетельствует о возможной близости этого вида к представителям Tubulanidae, от которых он отличается отсутствием церебральных органов.

Неясным остается положение *Parahubrechtia jillae*: внешне эта немертина похожа на некоторых *Carinina* или *Callinera*, кровеносные сосуды в передней части тела располагаются изнутри внутренней кольцевой мускулатуры, стенка ринхоцеля без внутренней продольной мускулатуры, но в то же время хобот присоединяется к ринхоцелю в области мозга. Такое сочетание признаков не позволяет отнести *Parahubrechtia* ни к Callineridae, ни к Tubulanidae. То, что этот род в результате кладистического анализа был отнесен к семейству Hubrechtiiidae (Sundberg, Hylbom, 1994), является следствием какой-то ошибки. Последующий кладистический анализ дал более корректные результаты (Sundberg et al., 2003). По-видимому, парегубрехтию следует выделить в отдельное семейство, однако пока я условно рассматриваю этот род в составе Callineridae.

Еще одна тубулянидная немертина, которая не имеет церебральных органов – *Carinomella lactea*. Погружение боковых нервных стволов в продольную мускулатуру послужило основанием для выделения *Carinomella* в отдельное семейство Carinomellidae (Чернышев, 1995). Положение кровеносных сосудов сначала изнутри, а потом снаружи внутренней кольцевой мускулатуры, а также постцеребральное прикрепление хобота к ринхоцелю сближают этот род с Callineridae, и особенно с родом *Callinera*, у видов которого, так же как и у кариномеллы, хобот имеет выраженную региональную дифференцировку. Однако у *Carinomella* имеется двуслойная стенка ринхоцеля, что, по моему мнению, является апоморфным состоянием, присущим также многим Tubulanidae s.str. Последнее семейство в объеме *Tubulanus* s. l. объединяет довольно разнообразные с точки зрения морфологии виды. Родовая систематика этого семейства нуждается в пересмотре, а само оно, по-видимому, является парафилетическим. Пересмотру родовой систематики мешает то обстоятельство, что положение нервной системы относительно дермиса является единственным «родовым» признаком. И только тубулянусы, у которых ганглиозная часть мозга залегает интраэпителиально, выделены мною в отдельный род *Protubulanus* (Чернышев, 1995).

Таким образом, исходя из морфологических различий в пределах отряда Tubulaniformes, можно выделить, по меньшей мере, 4 группы ранга семейств – Carininidae, Callineridae, Carinomellidae и Tubulanidae. Первые три семейства характеризуются постцеребральным прикреплением хобота к ринхоцелю, что может рассматриваться в качестве вероятной синапоморфии. Редукция церебральных органов в пределах отряда, по-видимому, происходила неоднократно, по крайней мере, у Callineridae и Carinomellidae, с одной стороны, и «*Carinesta tubulanoides*», с другой.

5.4. Отряд Archinemertea

Архинемертины – небольшая группа сходно устроенных немертин. В пределах отряда можно выделить две хорошо очерченные группы, которые рассматриваются мною как сестринские: *Cephalothrix*+*Procephalothrix* и *Cephalotrichella*+*Balionemertes*. Такая группировка родов расходится с мнением Сундберга с соавторами (Sundberg et al., 2003), которые полагают, что *Cephalothrix*, *Procephalothrix* и *Cephalotrichella* образуют монофилетическую группу, характеризующуюся полным погружением мозга и боковых нервных стволов в толщу продольной мускулатуры. Однако тип погружения нервной системы

Balionemertes не имеет принципиальных отличий от таковой у других архинемертин (см. гл. 3.9.1).

Монофилия группы *Cephalotrichella*+*Balionemertes* может быть обоснована уникальной апоморфией – наличием четырех «блоков» экстраганглиозной нервной ткани в головной области. У обоих родов полностью отсутствуют нефридии, имеется пара крупных буккальных нервов, хобот с наружной продольной мускулатурой, что следует считать синапоморфиями данной группы. Глаза у *Cephalotrichella* и *Balionemertes* находятся внутри эпидермиса, и поскольку у личинок *Cephalothrix* s. l. имеется пара эпидермальных глаз, вероятно, их наличие является симплезиоморфией.

Группа *Cephalothrix*+*Procephalothrix* объединяет безглазых архинемертин с нефридиями. Отсутствие глаз и, по-видимому, расположенный далеко за мозгом рот также следует считать апоморфными состояниями. У видов рода *Procephalothrix* сохраняется внутренняя кольцевая мускулатура, однако, по неопубликованным данным (Dr. Hiroshi Kajihara, личное сообщение), она имеется и у *Cephalothrix rufifrons*. В таком контексте выглядит вполне обоснованным объединение обоих родов (Sundberg et al., 2003).

Недавний молекулярный анализ показал, что систематика этой группы на видовом уровне довольно сложна и требует дальнейших исследований (Chen et al., 2010).

5.5. Надотряд *Pilidiophora*

В пределах *Pilidiophora* можно выделить большую и, вероятно, монофилетическую группу *Heteronemertea*, в состав которой не входит только семейство *Hubrechtiiidae* s.l. Обе группы могут рассматриваться как отряды, причем за губрехтиидами следует сохранить название *Hubrechtiiiformes* (Чернышев, 1995). Отряд *Hubrechtiiiformes* объединяет 4 рода, виды которых не имеют развитой наружной продольной мускулатуры и кутиса. Вместо последнего у них имеется подкожная невральная прослойка, которая, вероятно, является зачатком кутиса. Поскольку этот отряд не может быть охарактеризован уникальными апоморфиями, он, скорее всего, является парафилетическим. Для *Hubrechtella* характерен специфический тип пилидиев – *pilidium auriculatum*, который может оказаться синапоморфией отряда. В пределах *Hubrechtiiiformes* имеются два семейства – монотипное *Hubrechtiiidae* и *Hubrechtellidae*. Последнее семейство выделено на основании уникальной для *Pilidiophora* апоморфии – отсутствия нефридиев (Чернышев, 2003б). Внутри *Hubrechtellidae* наблюдаются параллелизмы, указывающие на родство с гетеронемертинами: развитие наружной продольной мускулатуры (*Sundbergia*), перекрестов в хоботе (*Hubrechtella ijimai*), сосудистого плексуса в области передней кишки (многие *Hubrechtella*) и др. *Hubrechtiiidae* отличаются от *Hubrechtellidae* наличием глаз, нефридиев и кишечных карманов, а также отсутствием в стенке ринхоцеля продольной мускулатуры. Все эти признаки, скорее всего, являются базовыми для *Pilidiophora*.

Основные эволюционные направления в пределах *Heteronemertea* следующие: развитие головных щелей (сначала поперечных и косых, а затем продольных), слияние церебральных органов с мозгом, развитие в хоботе наружной продольной мускулатуры, увеличение головных желез и формирование трех фронтальных органов, обособление кутиса от наружной продольной мускулатуры и т. д. Филогенетические связи между родами гетеронемертин остаются про-

блематичными, поскольку есть все основания предполагать множественные параллелизмы в пределах отряда. С высокой вероятностью можно говорить о монофилии трех групп: 1) *Paralineus* + *Paralineopsis* + ?*Planolineus* (далее Paralineidae), 2) гетеронемертины с боковыми продольными головными щелями (далее Lineidae), 3) Baseodiscidae s. str. (*Baseodiscus* + *Cephalomastax*).

Paralineidae характеризуются необычным строением наружной продольной мускулатуры, которая отделена от наружной кольцевой и выглядит как часть мускулатуры кутиса. Расположение рта на значительном расстоянии за мозгом сближает эту группу родов с родом *Riserius*, у которого есть другая морфологическая особенность – отсутствие кутиса. *Riserius pugetensis*, по-видимому, следует рассматривать как пример педоморфного упрощения морфологии в связи с переходом к интерстициальному образу жизни, иначе трудно объяснить, почему у этой немертины отсутствуют субэпителиальные железы и нет кольцевой мускулатуры в хоботе. Однако, согласно данным молекулярного анализа (Thollessen, Norenburg, 2003), *R. pugetensis* является одной из наиболее архаичных гетеронемертин. Предком *Riserius* могла быть немертина из семейства Paralineidae, хотя доказательств этому нет. Не вызывает сомнения, что Paralineidae, *Riserius*, а также роды *Zygeupolia*, *Valencinura*, *Paramicrura* и др. представляют наиболее эволюционно примитивных гетеронемертин, но в этой группе только Paralineidae удается объединить по комплексу апоморфий.

Роды *Oxyupolia*, *Valencinia* и *Valencinina* характеризуются уникальной для невооруженных немертин апоморфией – расположением ринхопоры на вентральной стороне головы около рта, но иных оснований сближать указанные роды нет. Кроме того, вентральная ринхопора известна у линеиды *Cerebratulus ventriporis* (Friedrich, 1958). Немертины, не попадающие в семейства Paralineidae и Baseodiscidae и не имеющие продольных головных щелей, пока следует рассматривать в составе парафилетического семейства Valenciniidae. Исключение мы делаем только для рода *Riserius*, выделяя его в отдельное семейство. Lineidae, напротив, образуют группу, которую можно признать предположительно монофилетической по наличию двух важных апоморфий: боковые продольные головные щели и 3 фронтальных органа. Выделение из состава семейства родов, представители которых имеют разветвленный хобот (Gibson, 1985b), едва ли обоснованно, так как по всем остальным признакам они относятся к типичным линеидам. Существует сомнение относительно того, попадает ли в группу Lineidae род *Micrella*, для которого характерно необычное сочетание трех признаков: отсутствие фронтального органа, наличие боковых продольных головных щелей и пары латеральных органов. Если отсутствие фронтального органа является следствием редукции, то этот род не следует отделять от других линеид, но если предположить, что фронтальный орган отсутствует изначально, то тогда можно признать правомочность гипотезы Паннетта (Punnett, 1901a) об эволюционной примитивности *Micrella*.

С большей уверенностью можно предполагать, что сестринской группой по отношению к линеидам является семейство Baseodiscidae s.str. Состав этого семейства следует ограничить типовым родом, а также близким родом *Cephalomastax*. У представителей обоих родов головные железы необычайно мощно развиты и могут заходить в область передней кишки, наружная кольцевая мускулатура в хоботе отсутствует, нервная система хобота имеет вид плексуса. Церебральные органы базеодисцид глубоко погружены и слиты с мозгом, что

сближает данное семейство с линеидами. Вероятной синапоморфией Baseodiscidae является наличие поперечно-косых головных щелей, имеющих вторичные продольные бороздки.

Монофилия семейства Lineidae была подтверждена данными молекулярного анализа (Tholleson, Norenburg, 2003; Schwartz, 2009), хотя кладистический анализ на основе морфологических признаков отнес линеид, *Baseodiscus* и *Zygeupolia* в единую неразрешенную кладу (Schwartz, Norenburg, 2001). Семейство Lineidae, как и Valenciniidae, можно разделить на группы родов (условные подсемейства), базируясь на строении хобота (Чернышев, 1995). Это позволит упорядочить родовое разнообразие, чтобы избежать хаотичного выделения новых родов, число которых уже превысило 90. Однако в настоящей работе мы ограничиваемся рассмотрением лишь семейств, поскольку три основных рода, *Lineus*, *Cerebratulus* и *Micrura*, являются сборными и включают виды с разным строением хобота. Роды с разветвленным хоботом (*Gorgonorhynchus*, *Panorhynchus*, *Dendrorhynchus* и *Polybranchiorhynchus*) едва ли правомочно выделять в отдельные семейства, как это делает Гибсон (Gibson, 1985b), поскольку все они обладают синапоморфиями Lineidae.

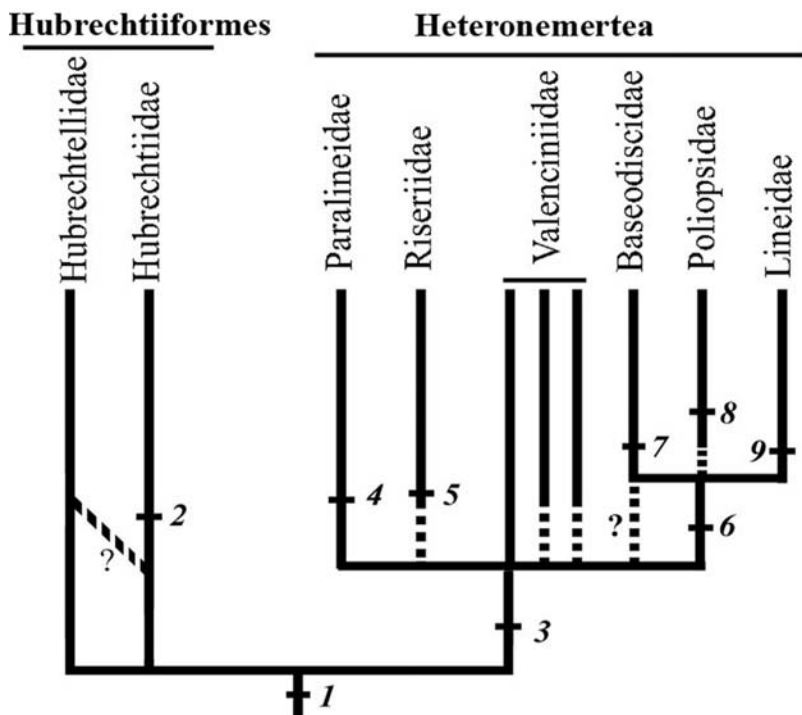


Рис. 31. Схема филогенетических отношений между семействами Piliidiorphora. Синапоморфии: 1 – пилидий, каудальный циррус, ? прокутис; 2 – редукция нефридиев; 3 – наружная продольная мускулатура стенки тела, кутис; 4 – постцеребральное присоединение хобота; 5 – редукция кутиса; 6 – слияние церебральных органов с мозгом, ? головные щели; 7 – вторичные бороздки головных щелей, редукция наружной кольцевой мускулатуры в хоботе; 8 – продольные дорсальная и вентральная головные щели; 9 – продольные латеральные головные щели, три фронтальных органа.

Положение рода *Poliopsis* остается проблематичным, поскольку головные щели располагаются не латерально, а дорсально и вентрально. Наличие только одного фронтального органа не позволяет с уверенностью отнести данный род к линеидам, поэтому, вероятно, следует согласиться с Гибсоном (Gibson, 1982a), выделившим монотипическое семейство *Poliopsidae*, хотя такой шаг и не решает вопроса о родстве *Poliopsis* и *Lineidae*. Полиопсис – единственная гетеронемертина, у которой боковые нервные стволы претерпевают частичное погружение под наружную кольцевую мускулатуру.

Система Гибсона (Gibson, 1985b), построенная исключительно на строении хобота, является слишком искусственной и лишенной каких-либо филогенетических обоснований. В этом плане первая система гетеронемертин, построенная Гибсоном (Gibson, 1982a), представляется более удачной, поскольку в её основе лежала вполне обоснованная гипотеза монофилии группы гетеронемертин с продольными головными щелями. Я не разделяю скептических выводов Шварц и Норенбурга (Schwartz, Norenburg, 2001) о невозможности построения филогенетической системы *Pilidiophora* на основе имеющихся морфологических данных. Даже предварительные кладограммы с большой степенью неразрешенности (см. рис. 31) позволяют выделить вероятные базальные и эволюционно продвинутые группы. Недавний компьютерный филогенетический анализ с привлечением большего числа признаков (Schwartz, 2009) дает более обнадеживающие результаты, хотя требует включения большего числа видов *Heteronemertea* и *Hubrechtiidae* s.l. Данные молекулярного анализа с использованием последовательностей разных генов пока не оправдали ожиданий, поскольку клада *Lineidae* оказалась по большей части неразрешенной (Schwartz, 2009). Однако молекулярно-филогенетический анализ может дать чрезвычайно важную информацию, если в дальнейшем в него будет включено большее число низших *Pilidiophora* (гетеронемертин без продольных боковых щелей и губрехтиид).

5.6. Надотряд *Noplomertea*

5.6.1. Отношения между высшими таксонами. В контексте того, что вооруженные немертины рассматриваются здесь как сестринская группа по отношению к *Pilidiophora*, ранг этой группы понижается нами до надотряда. Используя результаты сравнительно-морфологического анализа, в пределах *Eopla* можно выделить 4 предположительно монофилетические группы высокого ранга: *Pelagica*, *Reptantia*, *Cratenemertea* (= *Cratenemertidae* s.l.) и остальные моностилиферные немертины (*Eumonostilifera*) (Чернышев, 2003в). У *Malacobdella* нет даже рудиментов стилетов, однако молекулярно-генетические данные (Tholleson, Norenburg, 2003) однозначно говорят в пользу принадлежности малакобделл к *Eumonostilifera*. Особенности развития (раннее объединение рта и ринхопоры) также свидетельствуют в пользу этой гипотезы (Iwata, 1960).

Родственные связи между 4 группами едва ли могут быть раскрыты методами компьютерной кладиистики, поскольку для вооруженных немертин характерны множественные конвергенции и параллелизмы. Такие ключевые признаки, как организация среднего отдела хобота и тип вооружения, «тонут» в общей массе всех остальных признаков. Наиболее обособленной группой являются пелагические немертины, которые могут быть сближены только с *Reptantia*. Представители *Pelagica* и *Reptantia* объединяются в одну группу (*Polystilifera*) на основании полистилиферного вооружения – иных уникальных сходств нет. В раз-

деле, посвященном вооружению, мною было показано, что полистилиферное вооружение не может быть признано исходным для моностилиферного, поэтому более обосновано признать независимое происхождение этих двух типов стилетного аппарата. Полное отсутствие у пелагических немертин головной железы и фронтального органа довольно необычно, равно как и то, что у них нет развитого пищевода. Эти состояния могут трактоваться и как следствия редукции, и как плезиоморфии. На последнем настаивает Стиасни-Вайнгофф (Stiasny-Wijnhoff, 1923b).

Компьютерный кладистический анализ вооруженных немертин, который недавно провел Крэндэлл (Crandall, 2001), едва ли может пролить свет на отношения между основными группами немертин, поскольку в него не включены *Pelagica*. Крэндэлл не мог однозначно ответить, какая из групп вооруженных немертин наиболее подходит на роль внешней. Этот вопрос может быть решен, если выбрать в качестве внешних групп представителей невооруженных немертин, а именно – *Hubrechtia* или *Hubrechtella*.

Данные молекулярного анализа (Thollesson, Norenburg, 2003) поддерживают гипотезу Бринкманна (Brinkmann, 1917b), выведившего *Pelagica* из *Reptantia*, однако этот вывод следует рассматривать как предварительный из-за небольшого числа включенных в анализ видов. Стенка ринхоцеля *Reptantia* является равномерно переплетенной, в то время как у *Pelagica* переплетения никогда не бывают равномерными, часто носят локальный характер или едва выражены. В сравнительно-морфологическом анализе мною показано, что исходной для вооруженных немертин следует считать двуслойную стенку ринхоцеля, свойственную также сестринской группе – *Pilidiophora*. В таком контексте *Pelagica* не могут быть выведены из *Reptantia*. Слабое развитие прецеребральной области у *Pelagica* и двух видов *Reptantia* чрезвычайно сложно интерпретировать с позиции того, является ли данное состояние плезиоморфным или апоморфным (см. Сравнительно-морфологический анализ).

Сходство в строении стенки ринхоцеля и церебральных органов *Reptantia* и *Cratenemertea* рассматривается мною как конвергентное. Это предположение вытекает из проведенного сравнительно-морфологического анализа. Сходное строение среднего отдела хобота у *Cratenemertea* и *Eumonostilifera*, напротив, рассматривается мною как возможная синапоморфия этих групп. Еще одной возможной синапоморфией группы *Monostilifera* (*Cratenemertea* + *Eumonostilifera*) может быть наличие V-образной шейной борозды. *Reptantia* и *Cratenemertea* сходны по ряду гомоплазий: крупные глаза, раздвоенный канал церебральных органов с мешковидной полостью, вторичные борозды в боковых головных щелях, одинаковый характер переплетения мускулатуры в стенке ринхоцеля. Хотя эти состояния возникли независимо у *Reptantia* и *Cratenemertea*, число гомоплазий (включая параллелизмы) в обеих группах выше, чем у *Cratenemertea* и *Eumonostilifera* или *Reptantia* и *Pelagica*.

Вероятные родственные связи в пределах *Euploa* показаны на кладограмме (рис. 32). Эта кладограмма наиболее близка к альтернативной кладограмме в одной из наших ранних работ (Чернышев, 2003в: рис. 2в). Однако возведение ранга *Pelagica*, *Reptantia*, *Cratenemertea* и *Eumonostilifera* до отрядов едва ли оправдано, поскольку представители всех четырех групп, в отличие от отрядов невооруженных немертин, имеют очень сходное внутреннее строение.

POLYSTILIFERA

MONOSTILIFERA

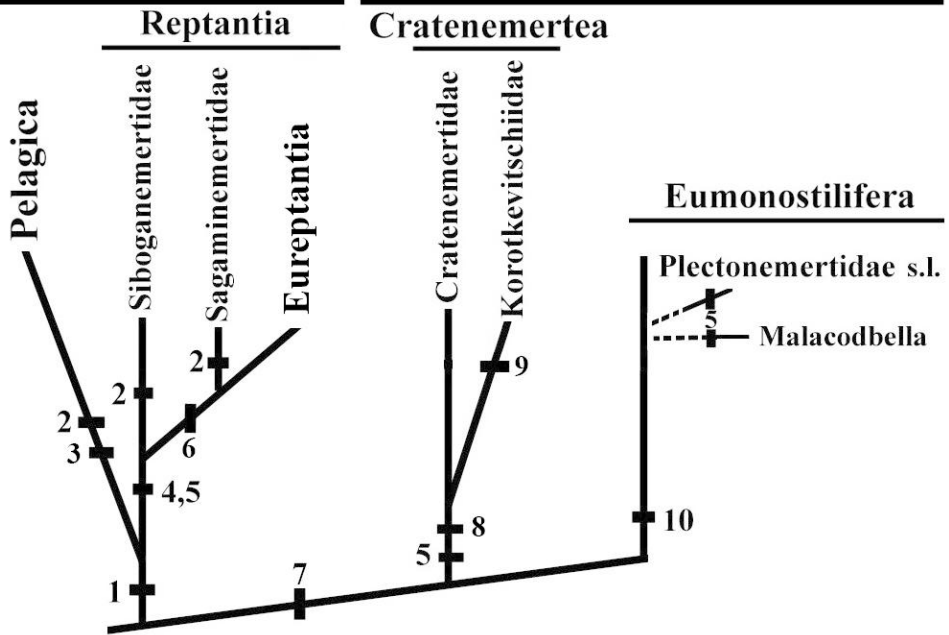


Рис. 32. Схпа филогенетических взаимоотношений между основными группами вооруженных немертин. Синапоморфии: 1 – полистилиферное вооружение; 2 – редукция прецеребральной области; 3 – переднее положение семенников, редукция нефридиев и церебральных органов; 4 – боковые карманы ринхоцеля; 5 – переплетение мускульных волокон в ринхоцеле; 6 – дорсальные доли мозга хорошо развиты; 7 – моностилиферное вооружение, развитый бульбус без кольцевой эндотелиальной мускулатуры, шейная борозда; 8 – инкапсулированные миофибриллы в боковых нервных стволах; 9 – редукция базиса и бульбуса, длинная прямая кишка, нефропоры в средней части тела; 10 – смещение церебральных органов и головных щелей в прецеребральную область, шейная борозда на границе головы и туловища.

5.6.2. Подотряд Pelagica. Монофилия Pelagica поддерживается комплексом «отрицательных» синапоморфий: отсутствие нефридиев, головной железы, фронтального органа. «Смещение» семенников в переднюю часть тела тоже может рассматриваться как «отрицательная» синапоморфия, поскольку при этом редуцируются семенники в области кишечника. Именно эта синапоморфия рассматривается как уникальная (Maslakova, Norenburg, 2001). Деление пелагических немертин на две большие группы Archipelagica и Eupelagica (Stiasny-Wijnhoff, 1936), которые рассматриваются как подотряды (Sundberg, 1991), вызывает серьезные сомнения. Признак, положенный в основу такого разделения (наличие-отсутствие продольной мускулатуры на латеральных участках тела), отражает характер адаптации к пелагическому образу жизни: уплощение тела и мощное развитие паренхимы ведут к неизбежной редукции продольной мускулатуры в латеральных областях. По моим наблюдениям, в пределах семейства Armaueriidae есть формы как с латеральной продольной мускулатурой (например, *Armaueria rubra*), так и без нее (*Zinarmaueria platonovae*).

В пределах отряда *Pelagica* несомненна монофилия двух семейств, в состав которых входит более одного рода, – *Armaueriidae* и *Pelagonemertidae*. Синапоморфией армауериид является отсутствие вхождения спинного сосуда в стенку ринхоцеля, а у пелагонемертид – слепо заканчивающийся в стенке ринхоцеля спинной сосуд, т. е. обе синапоморфии относятся к числу «отрицательных», являющихся следствием редукции. Однако возможно существование и других синапоморфий. Маслакова и Норенбург (Maslakova, Norenburg, 2001) указывают, что заднелатеральные железы армауериидного типа, по-видимому следует рассматривать как особое состояние, производное от заднелатеральных желез пелагонемертидного типа. «Рудиментарные глаза» пелагонемертид, если не являются редуцированными глазами, а особыми чувствительными органами, могут рассматриваться как синапоморфия этого семейства.

Хотя морфологически армауерииды и пелагонемертиды сильно различаются, по моему мнению, они являются близкородственными, о чем свидетельствует ряд параллелизмов. В обоих семействах появляются формы с мощно развитой паренхимой и расширенной передней частью тела, небольшим числом простых кишечных карманов, короткой слепой кишкой, редуцированным головным сосудом, смещенными в церебральную область семенниками (у армауериид в церебральную область могут заходить только передние семенники), гермафродитными гонадами и т. д. Единственная более или менее весомая апоморфия, свойственная этим двум семействам – наличие многочисленных периферийно расположенных миофибрилл в боковых нервах (среди других *Pelagica* они имеются только у рода *Pendonemertes*).

Несколько подробнее остановимся на родовой систематике пелагонемертид. В состав этого семейства однозначно должен быть включен род *Balaenonemertes*, выделяемый ранее в отдельное семейство (Сое, 1945). Если принять гипотезу однократного возникновения шупалец в пределах семейства, то *Balaenonemertes* образует отдельную филогенетическую ветвь, в которой редукция карманов слепой кишки и смещение семенников в прецеребральную область произошло параллельно остальным пелагонемертидам.

Роды *Pelagonemertes* и *Obnemertes*, по-видимому, нуждаются в объединении, поскольку частичная инверсия и переплетение слоев в стенке ринхоцеля характерно не только для представителей рода *Obnemertes*, но и для *P. rollestoni* (типовой вид рода *Pelagonemertes*) (Chernyshev, Chaban, 2005). Род *Loranemertes* также может быть объединен с *Pelagonemertes*, поскольку полное переплетение ринхоцельной мускулатуры у *L. nana*, скорее всего, стало следствием истончения стенки ринхоцеля с частичным переплетением. В самостоятельный род должны быть выделены пелагонемертесы с двуслойной стенкой ринхоцеля, такой, как у *P. brinkmanni*. Остальные роды нуждаются в основательной ревизии. Я считаю целесообразным объединить роды *Cuneonemertes* и *Natonemertes* в один род, поскольку для обоих характерно слабо уплощенное тело, полное отсутствие хвостового плавника, ветвистые карманы кишечника (хотя и в разной степени), а также частично постцеребральное положение семенников – это сочетание плезиоморфных состояний указывает на базальное положение *Natonemertes* s.l. Базальное положение занимает также «*Pelagonemertes*» *excisa*, у которого семенники заходят за мозг.

По-видимому, монофилетическим является еще одно семейство, *Dinonemertidae*, представители которого характеризуются наличием в стенке ринхоцеля

слоя внутренней кольцевой мускулатуры. Этот слой также развит у армауериид, но эволюционно-морфологические преобразования у *Dinonemertidae* и *Armaueriidae* существенно различаются. Для динонемертид следует отметить увеличение размеров тела, группировку семенников в кластеры, редукцию в ринхоцеле наружной кольцевой мускулатуры (*Alexandronemertes* и *Tononemertes*). Последняя особенность позволяет объединить семейства *Dinonemertidae* и *Buergeriellidae*, поскольку *Buergeriella* по строению ринхоцеля не отличается от некоторых динонемертид. Однако из состава *Dinonemertidae* следует изъять роды с переплетенной стенкой ринхоцеля (*Paradinonemertes*, *Tubonemertes*), поскольку нет никаких оснований полагать, что у этих форм предок имел трехслойную стенку. Исключение составляет только род *Mononemertes*, у которого сохраняются наружная и внутренняя кольцевая мускулатура в виде отдельных слоев. В целом как для динонемертид, так и для армауериид и пелагонемертид характерна тенденция к локальным переплетениям в стенке ринхоцеля. Все остальные пелагические немертины по строению стенки ринхоцеля могут быть разделены на две группы. В первую попадают роды *Nectonemertes* и *Chuniella*, имеющие двуслойный ринхоцель, а во вторую – *Planktonemertes*, *Protopelagonemertes*, *Plotonemertes*, *Paradinonemertes* и другие, у которых стенка ринхоцеля состоит из переплетенных слоев. Очевидно, что обе группы едва ли являются монофилетическими, однако деление их на несколько семейств так, как это предлагали Бринкманн и Ку, нельзя признать обоснованным. Указанные авторы выделяли в монотипные семейства роды с такими признаками, как наличие копулятивных «трубочек» (*Phallonemertes*), головных щупалец (*Nectonemertes*) или очень толстого тела (*Pachinemertes*). С другой стороны, в одних и тех же семействах (*Planktonemertidae*, *Dinonemertidae*, *Chuniellidae*) оказывались роды с разным строением ринхоцеля, но со сходной формой тела. Такой подход едва ли оправдан, поэтому до более тщательных исследований представителей первой группы следует объединить в семейство *Nectonemertidae*, а второй – в *Planktonemertidae* s.l.

Представители, по крайней мере, трех семейств, *Planktonemertidae* (*Coeiana*), *Pelagonemertidae* (*Natonemertes*) и *Nectonemertidae* (*Chuniella*), обладают совокупностью архаичных состояний, связанных с формой тела, длиной ринхоцеля, строением пищеварительной системы и кожно-мускульного мешка. Два из них (*Natonemertes* и *Chuniella*) имеют двуслойную стенку ринхоцеля, что может быть еще одним доказательством плезиоморфности этого состояния. Остается открытым вопрос о том, сколько раз происходило переплетение мускулатуры в стенке ринхоцеля и подвергалось ли это состояние реверсии.

Кладистический анализ, проведенный Маслаковой и Норенбургом (Maslakova, Norenburg, 2001), нельзя признать удачным, поскольку построенное ими древо отличается значительной неразрешенностью. Авторы включили в анализ 83 из 98 известных видов *Pelagica*, однако, на мой взгляд, в анализ не следовало бы включать те виды, для которых не известны состояния более трети анализируемых признаков. В противном случае на кладограмме могут быть «реализованы» маловероятные морфологические трансформации (Kitching et al., 1998). Поскольку многие пелагические немертины известны лишь по описаниям самок, то признаки, связанные с морфологией мужской половой системы (всего их в анализе 3, но также можно добавить еще и число семенников), для этих видов не могут быть точно установлены. Если исключить все виды, для которых

самцы остаются неизвестными, то в анализе осталось бы 49 видов *Pelagica*. Еще два признака (наличие модифицированного латерального эпителия и «рудиментарных глаз») неизвестны у большинства видов и, таким образом, совершенно бесполезны в кладистическом анализе.

Маслакова и Норенбург в качестве внешних групп выбирают невооруженных немертин из родов *Baseodiscus* и *Carinoma*, у которых нет, например, слепой кишки, а у *Carinoma*, кроме того – дорсального сосуда. Более того, для *Carinoma* указывается наличие переплетения мускулатуры в стенке ринхоцеля, хотя оно негомологично таковому у вооруженных немертин (Чернышев, 1999б). Необходимо изменить кодировку состояний признаков, связанных с переплетением мускулатуры ринхоцеля согласно данным, приведенным в сравнительно-морфологическом анализе. Кроме того, в анализ следует ввести наличие-отсутствие дополнительного нерва в боковых нервных стволах, так как этот признак используется в систематике пелагических немертин при разграничении не только видов, но и родов. Аргументы Маслаковой и Норенбурга о вариабельности этого признака я не нашел убедительными: длина дополнительного нерва действительно может варьировать в пределах вида, но, как показали наши исследования видов рода *Oerstedia* и *Antarctonemertes*, полностью дополнительный нерв не исчезает. Скорее всего, наличие-отсутствие дополнительного нерва в пределах вида – это редкое исключение. Гораздо более вариабельной и зависящей от фиксатора является степень прозрачности тела. Также следует исправить явно ошибочные состояния признаков у отдельных видов. Например, для трех видов пелагонемертид (*Pelagonemertes excisa*, *Balaenanemertes chuni*, *Natonemertes acutocaudata* и *Cuneonemertes nigra*) неверно указано положение семенников, для *P. excisa* ошибочно приведено наличие щупалец и т. д. Но даже с учетом этих поправок имеющихся данных о морфологии пелагических немертин явно недостаточно, чтобы реконструировать их филогенетические отношения как компьютерным, так и «ручным» способами.

5.6.3. Подотряд Reptantia. Монофилия *Reptantia* поддерживается по меньшей мере одной безусловной синапоморфией – наличием многочисленных метамерно расположенных боковых карманов ринхоцеля. Проблема поиска архаичных немертин в пределах *Reptantia* менее актуальна, чем у *Pelagica*. Эту группу принято делить на две подгруппы (подтрибы) – *Archi-* и *Eureptantia* (Stiasny-Wijnhoff, 1923b), и именно архирептанции рассматриваются всеми авторами в качестве архаичных донных полистилиферных немертин. В пользу этого говорят следующие особенности строения *Siboganemertes weberi*: простые каналы церебральных органов, почти субцеребральный рот, слабовыраженный пищевод, отсутствие поперечных сосудов, небольшие дорсальные доли мозга. *Sagaminemertes nagaiensis* также рассматривается в составе *Archireptantia* (Iwata, 1988; Härlin, Sundberg, 1995), хотя эта немертина имеет иное строение мозга и расположение боковых карманов ринхоцеля. Ивата отмечает, что у *S. nagaiensis* канал церебральных органов с мешковидным каналом (или мешковидной полостью), но не указывает, представляет ли этот канал самостоятельную ветвь или продолжение основного канала. Наличие подобной полости, а также развитого пищевода и прецеребрального положения рта позволяют рассматривать морфологию *Sagaminemertes* как «промежуточную» между *Archi-* и *Eureptantia*.

В пределах *Eureptantia* мною было выделено 3 инфраотряда – *Sagaminemertida* с единственным родом *Sagaminemertes*, *Uniporida* с родом *Uniporus*, *Dre-*

panorphorida с остальными родами (Чернышев, 2003в). Такое разделение соответствовало особенностям внутреннего строения всех трех групп (наличие-отсутствие поперечных сосудов, глаз и прецеребральной области, положение гонопор). Однако в свете новых данных я прихожу к выводу о необходимости понизить ранг Reptantia до подотряда и объединить Uniporida и Drepanophorida в один инфраотряд, сохранив за ним название Eureptantia. Это решение продиктовано тем, что среди других дрепанофорид известно два рода без поперечных сосудов (*Kameginemertes* и *Drepanophoriella*), а также один вид, лишенный глаз («*Drepanophorus*» *longiceps*) – состояния, которые присущи видам рода *Uniporus*. Sagaminemertida, напротив, не может быть объединен ни с Eureptantia, ни Archireptantia, поэтому рассматривается мною в равном с ними ранге.

Проблемным остается разделение на семейства инфраотряда Eureptantia, который объединяет исключительно разнообразных в плане строения церебральных органов и кровеносной системы немертин. Стиасни-Вайнгофф (Stiasny-Wijnhoff, 1936) выделяет в нем 7 семейств в составе двух когорт – Aequifurcata и Inaequifurcata. Предварительно их можно сгруппировать в 4 семейства: Uniporidae, Paradrepanophoridae (включая виды семейств Drepanophorellidae, Drepanogiantidae и Drepanophoringiidae), Brinkmanniidae (с единственным родом *Brinkmannia*) и Drepanophoridae (включая Coellidae и Drepanobandidae). Семейства Paradrepanophoridae и Uniporidae характеризуются, по крайней мере, двумя апоморфиями: ветвистые карманы ринхоцеля и объединенные рот и ринхопора. Указанные состояния с высокой долей вероятности могли возникнуть независимо, поэтому гипотеза монофилии когорты Inaequifurcata остается недостаточно обоснованной, если только не считать, что и наличие асенсорного кармана в церебральных органах – также апоморфное состояние, возникшее либо независимо от состояния, присущего представителям когорты Aequifurcata, либо на базе последнего.

К сожалению, выяснению родственных связей, равно как и построению филогенетической системы рептанций, мешают неполные или противоречивые данные о строении церебральных органов у *Sagaminemertes*, а также *Drepanophoriella* и '*Drepanophorus*' *longiceps*. Поскольку представитель внешней группы, *Siboganemertes*, имеет простые каналы церебральных органов, то остается непонятным, какое строение является плезиоморфным у Eureptantia. Кладистический анализ не дает однозначного ответа, так как на построенных кладограммах первой происходит дивергенция Uniporidae и остальных рептанций (среди последних виды Aequifurcata находятся в основании клады) (Härlin, Härlin, 2001). Как уже отмечалось выше, противопоставление унипорид остальным эурептанциям едва ли обосновано.

Неопределенным остается положение, по крайней мере, двух родов – *Kameginemertes* и *Drepanophoriella*, а также '*Drepanophorus*' *longiceps* (этот вид был описан Иватой (Iwata, 1957) и предварительно помещен им в новый род *Hirochitonemertes* (Crandall et al., 2002)). Тот факт, что все три рода имеют раздельное положение рта и ринхопоры, сочетающееся с рядом других плезиоморфных состояний (отсутствие поперечных сосудов и простые карманы ринхоцеля), позволяет предполагать, что они могут быть наиболее архаичными не только среди Aequifurcata, но и Eureptantia. Род *Brinkmannia* обособлен от остальных дрепанофорид по трем признакам: церебральные органы располагаются за мозгом, их выводные каналы находятся в их задней части, головной сосуд не входит в моз-

говое кольцо. По двум первым признакам (свойственным внешней группе Eopla, например Hübrecthiidae s.l.) бринкмания также относится к числу наиболее архаичных родов Eureptantia, и не исключено его родство с *Kameginemertes*, у которого головной сосуд также не входит в мозговое кольцо (уникальное среди немертин состояние).

Наиболее полным на сегодняшний день следует считать кладистический анализ Reptantia, проведенный Харлином и Харлин (Härlin, Härlin, 2001). На основе 40 признаков они построили консенсусную кладограмму для 37 видов. Именно этот анализ взят мною за основу, так как все предыдущие содержат меньшее число видов и базируются только на компилятивных данных. Главная проблема в кладистическом анализе рептанций связана с недостаточным числом признаков и выбором внешней группы. Виды *Siboganemertes weberi* и *Sagaminemertes nagaensis* не могут быть объединены ни одной синапоморфией, поэтому Archireptantia целесообразно считать монотипической группой, включающей только *S. weberi*. Установление только одной внешней группы (*Siboganemertes* или *Sagaminemertes*) приводит к тому, что второй вид оказывается не в основании клады эурептантных немертин, а среди Aequifurcata. Род *Sagaminemertes* обладает общими с другими эурептанциями синапоморфиями (латеральные, а не «центральные» карманы ринхоцеля, развитый пищевод, мешковидная полость в церебральных органах, прецеребральное положение рта), но его причисляют к Archireptantia, поскольку он не имеет развитой прецеребральной области (Iwata, 1988).

Как и все предыдущие кладограммы Reptantia (Härlin, Sundberg, 1994; Härlin, 1998), древо Харлинов оказалось чрезвычайно «чувствительным» на введение новых таксонов. Неслучайно ни один из перечисленных авторов не проводил bootstrap-анализ, поскольку он показывает высокую поддержку только одной клады – рода *Uniporus* (до 90%). Относительно устойчивыми (но без поддержки bootstrap-анализом) являются 3 клады, объединяющие виды из семейств Drepanophorellidae+Drepanophoringidae и родов *Drepanophorina* и *Paradrepanophorus*. Обе «когорты» (Aequifurcata и Inaequifurcata), выделенные Стиасни-Вайнгофф, на кладограммах не являются монофилетическими. Из группы Inaequifurcata «выпадает» семейство Uniporidae, которое обособливается раньше других эурептанций. Группа Aequifurcata, равно как и семейство Drepanophoridae, оказывается парафилетической. Наибольшие сомнения вызывает положение *Drepanophoriella histriana*. Для этого вида Харлины (Härlin, Härlin, 2001), на основе изучения типового материала, приводят состояние «неразвоенный канал церебральных органов». Это противоречит первоописанию *D. histriana* (Senz, 1993d), но каких-либо комментариев Харлины не приводят. На кладограммах Харлинов простые каналы церебральных органов *Drepanophoriella histriana* оказываются результатом упрощения развоенных каналов. Трансформация основного паттерна строения каналов церебральных органов довольно необычна: в семействе Uniporidae асенсорный мешковидный канал возникает на базе простого канала, в то время как у всех остальных рептанций – из каналов, устроенных по типу Aequifurcata, причем дважды. Согласно кладограммам Харлинов, исходной для Eureptantia являются развоенные каналы с сенсорным эпителием, и даже у *Siboganemertes* происходит упрощение канала, что ставит под сомнение саму идею разделения Reptantia на Archi- и Eureptantia.

В целом кладистический анализ *Reptantia* представляет собой очевидный пример всей поспешности создания новой системы на мало обоснованных филогенетических реконструкциях. Из надвидовых таксонов, выделенных Сундбергом и Плейялем (Sundberg, Pleijel, 1994), анализ Харлинов подтверждает только 4.

5.6.4. Подотряд *Cratenemertea*. Монофилия этой группы, выделенной нами как подотряд *Cratenemertiformes* (Чернышев, 1996), поддерживается одной уникальной синапоморфией – инкапсулированные мускульные волокна в нервных стволах. Всех кратенемертид принято объединять в семейство *Cratenemertidae*, хотя из его состава следует выделить два рода – *Korotkevitschia* и *Achoronemertes* (Чернышев, 2003в). Оба рода отличаются от остальных кратенемертид частично редуцированным средним отделом хобота без базиса и центрального стилета (Crandall, Gibson, 1998; Chernyshev, 2005). По данным Крэндэлла (Crandall, 2001, 2006), в южной части Атлантики обитает еще один, неописанный род из этой группы ('Atlantic H'), у которого сохранился *ductus ejaculatorius* и нет головных желез, хотя имеется фронтальная железа. Выделение эпипелагических кратенемертид в отдельное семейство *Korotkevitschiidae* подтверждает кладистический анализ Крэндэлла (Crandall, 2001). Уникальными синапоморфиями этого семейства является очень длинная прямая кишка, наличие циркумринходеальных желез и расположенные в средней части тела нефропоры. Наличие простых головных щелей, по-видимому, является плезиоморфией короткевичиид, поскольку это состояние присуще и некоторым неописанным кратенемертидам (неопубликованные данные). Сборным следует признать род *Nipponnemertes* (Crandall, 2001). Что касается семейства *Cratenemertidae* s.str., то оно, хотя и является довольно мономорфным, пока не может быть охарактеризовано какими-либо надежными синапоморфиями.

Недавно описанное семейство *Cinclidonemertidae*, хотя и сближается с кратенемертидами (Crandall, 2010), не может быть отнесено к подотряду *Cratenemertea*, поскольку обладает положением шейной борозды на границы головы и туловища, неинкапсулированными нейромиофибриллами, длинным коническим базисом.

5.6.5. Подотряд *Eumonostilifera*. Наибольшие трудности связаны с построением системы самой большой группы немертин – отряда *Eumonostilifera*. Эта группа, являясь сестринской по отношению к *Cratenemertea*, характеризуется двумя синапоморфиями: расположение шейной борозды на границе между головой и туловищем и смещение отверстий церебральных органов и головных щелей в прецеребральную область. При поразительно однотипном плане строения немертины из этого отряда отличаются наибольшим разнообразием таких признаков, как число глаз, расположение церебральных органов, длина ринхоцеля, строение прецеребральной септы и др. Все попытки сгруппировать это многообразие в нескольких семействах были безуспешными, так как находились роды, сочетающие в себе признаки двух или даже трех семейств (см. табл. 3). Кладистический анализ эумоностилифер на основе морфологических признаков заведомо обречен на неудачу, так как при большом количестве родов (более 100) систематика данной группы базируется на относительно небольшом числе признаков, причем уровень гомоплазий и реверсий исключительно велик. В качестве такой неудачи можно привести кладистический анализ, проделанный Каджихарой (Kajihara, 2001).

Таблица 3. Некоторые роды отряда Eumonostilifera, сочетающие признаки двух семейств

Семейства	Tetrastemmatidae	Emplectonematidae
Prosorhochmidae	<i>Oerstedia, Divanella, Friedrichia, Obuergeria, Antarctonemertes</i>	<i>Gononemertes, Eonemertes</i>
Amphiporidae	<i>Nareda, Sacconemertes, Psammamphiporus</i>	<i>Tortus, Paranemertopsis, Paranemertes (part.)</i>
Emplectonematidae	<i>Nemertellina, Coenemertes, Dichonemertes</i>	
Carcinonemertidae	<i>Pseudocarcinonemertes</i>	

Исходным для отряда следует признать «*Amphiporus*»-подобный тип организации, в котором сочетаются следующие состояния: длинный двуслойный ринхоцель, крупные церебральные органы в области мозга, закрытая прецеребральная септа радиального типа, хорошо развитая дорсовентральная мускулатура, продольная мускулатура стенки тела без расщеплений, расположенные прецеребрально головные железы, длинная слепая кишка с многочисленными боковыми карманами, лопастные карманы кишечника, многочисленные глаза, не заходящие за мозг, выделительная система в области передней кишки, простое строение кровеносной системы с длинным вхождением дорсального сосуда в стенку ринхоцеля, мешковидные гонады. Среди наиболее типичных преобразований этой исходной организации следует выделить уменьшение длины ринхоцеля (сходная тенденция наблюдается также у *Pelagica*, но не характерна для *Reptantia* и *Cratenemertea*), уменьшение размеров церебральных органов с одновременным смещением их вперед, уменьшение числа глаз и карманов слепой кишки, развитие головных желез и связанная с этим трансформация прецеребральной септы в пологую и продольную, развитие выделительной системы, выход дорсального сосуда из ринхоцеля или смещение вхождения в область головного сосуда, редукция дорсовентральной мускулатуры.

На фоне этих распространенных преобразований могут появляться уникальные морфологические структуры (или уникальное расположение структур), которые можно рассматривать как вероятные маркеры родства. Например, появление постцеребральных глаз – уникальная черта *Zygonemertes* и близких родов, которая сочетается с наличием эпидермальных спикул и массивного цилиндрического базиса центрального стилета. К этой группе примыкает немертина *Emplectonema echinoderma*, которую традиционно помещали в семейство *Emplectonematidae* из-за короткого ринхоцеля и маленьких церебральных органов. Однако в компьютерном кладистическом анализе единичные уникальные апоморфии крайне редко выделяют отдельные клады, поскольку «теряются» среди других менее информативных апоморфий.

На мой взгляд, современные знания о морфологии эумоностилифер позволяют выделить на основе отдельных синапоморфий несколько групп родов и придать им предварительный статус семейств. Большая часть этих «семейств» будет лишь отдельными кладами с неопределенными кладогенетическими связями между ними. Некоторые группы останутся пара- или полифилетическими,

поскольку не могут быть охарактеризованы надежными синапоморфиями. Такой подход соответствует начальным этапам филогенетического анализа, в котором тестируются гипотезы о синапоморфиях и родстве (Песенко, 1991). Подобная система «семейств» может стать основой для установления новых родов и последующего филогенетического анализа. Ниже мною будут рассмотрены отдельные традиционные семейства Eumonostilifera с указанием того, какие группы могут быть выделены из их состава.

Amphiporidae и Tetrastemmatidae. Различия между двумя крупнейшими семействами Amphiporidae и Tetrastemmatidae изначально ограничивались лишь числом глаз: у амфипорид глаз много, реже 2 или нет вообще, а у тетрастемматид их обычно 4. Ку (Сое, 1940, 1943) использовал также и другие признаки – форму карманов кишечника, длину передних карманов слепой кишки и расположение гонад. Однако описание новых видов и родов, в том числе четырехглазых амфипорусов и двуглазых тетрастемм, привело к невозможности провести четкую границу между двумя семействами. Отдельные виды (например, *Nareda superba* и *Amphiporus elongatus*) могли быть отнесены как к роду *Tetrastemma*, так и к роду *Amphiporus*. Основная причина создавшейся ситуации заключается в том, что Amphiporidae и Tetrastemmatidae – две сборные группы, которые остаются сборными и после неоднократных ревизий.

К сожалению, провести морфологические исследования более чем 200 видов амфипорусов и тетрастемм невозможно. Выход из создавшейся ситуации видится в том, что основу диагнозов этих родов должны составлять признаки типовых и близких к ним видов. К сожалению, у типовых видов, *Amphiporus lactifloreus* и *Tetrastemma flavidum*, не выявлено каких-либо специфических апоморфий, позволяющих выделить хотя бы небольшую группу родственных видов. Однако существует реальная возможность конкретизировать диагнозы и более четко обозначить границы обоих родов, что в какой-то мере было сделано некоторыми авторами (Gibson, Crandall, 1989, 1991; Sundberg, Gibson, 1995). Весьма обнадеживают данные молекулярного анализа видов рода *Tetrastemma*, свидетельствующие в пользу того, что многие (если не большинство) тетрастеммы образуют монофилетическую группу (Strand, Sundberg, 2005a, b). В то же время, род *Amphiporus* образует чрезвычайно гетерогенную группу, и выделение из его состава представителей с 4 простыми (*Psammamphiporus*) или 4 сложными (*Nareda*) глазами вполне оправдано.

Диагнозы семейств Amphiporidae и Tetrastemmatidae следует базировать на признаках типовых и близких к ним родов, хотя даже в более узком понимании оба семейства сохраняют статус пара- или, возможно, полифилетических групп. В настоящее время можно определить лишь такой объем этих семейств, при котором удастся снабдить их более четкими дифференциальными диагнозами, а точнее, следует сузить диагноз Amphiporidae, при котором семейство объединит только те роды, для которых кроме длинного ринхоцеля и многочисленных глаз характерно отсутствие постцеребральных глаз, дополнительного нерва в боковых нервных стволах и настоящего расщепления продольной мускулатуры стенки тела, а также наличие мешковидных гонад и нормально развитой выделительной системы. Естественно, что такой набор состояний уменьшает объем семейства, но не делает его монофилетической группой.

Труднее составить четкий диагноз для тетрастемматид, среди которых кроме типичных форм с длинным ринхоцелем имеются еще симбиотические и интер-

стициальные формы с упрощенной внутренней организацией. Условно к тетрастемматидам отнесены роды *Nemertellina*, *Nemertellopsis*, *Paraminutanemertes* и *Austroprostoma*, представители которых обладают необычной для семейства морфологией, но связаны рядом переходных форм. Особо следует выделить род *Annulonemertes*, объединяющий сегментированных немертин. Этот род кажется обособленным, если учитывать морфологию только типового вида (*A. minuscula*), у представителей которого нет церебральных органов и глаз. Немертины этого рода из Баренцева моря имеют рудименты церебральных органов (Чернышев, Миничев, 2004), а с побережья Северной Америки (Norenburg, 1988) обладают и церебральными органами, и глазами, благодаря чему последних можно сблизить с родом *Arenonemertes*.

Ряд родов (*Nemertellina*, *Nemertellopsis* и др.) имеют признаки, которые больше свойственны эмплектонематидам, чем тетрастемматидам (очень тонкое тело, короткий ринхоцель, маленькие церебральные органы, расположенные на значительном расстоянии перед мозгом). Проведенный недавно филогенетический анализ на основе различных последовательностей ДНК подтвердил принадлежность *Nemertellina yamaokai* к семейству Tetrastemmatidae (Thollesson, Norenburg, 2003). Возникновение эмплектонемапоподобных тетрастемматид, по видимому, было неоднократным. Даже у близкого к *Tetrastemma* рода *Quasitetrastemma* наблюдаются некоторые преобразования в этом направлении (тело более тонкое, ринхоцель часто не доходит до заднего конца тела, церебральные органы немного смещены вперед). Наличие «переходных» форм между аберрантными и «типичными» родами позволяет надеяться, что большая часть Tetrastemmatidae s.l. действительно образует монофилетическую группу, поэтому состав этого семейства не был мною редуцирован так, как это имело место у амфипорид.

Из состава Amphiporidae следует выделить *Poseidonemertes* и близкие к нему роды, представители которых имеют настоящее расщепление продольной мускулатуры. Для этих немертин пока невозможно указать причину расщепления продольной мускулатуры, поскольку головные железы у них обычно слабо развиты и оканчиваются перед мозгом. Можно предположить, что это уникальное для немертин состояние является синапоморфией, и роды *Poseidonemertes*, *Paramphiporus*, *Correanemertes*, *Fasciculonemertes*, *Diopsonemertes* из Amphiporidae, а также *Alaxinus*, *Tetranemertes*, *Aenigmanemertes* и *Kirsteueriella* образуют монофилетическую группу, для которой мною было предложено название Poseidonemertidae (Чернышев, 2002б). Сходство этих родов не ограничивается строением продольной мускулатуры. У всех них имеется короткая слепая кишка, лишенная карманов или имеющая короткие боковые карманы (у *Aenigmanemertes* слепая кишка полностью редуцировалась), удлинненные и открывающиеся на значительном расстоянии перед мозгом церебральные органы, слаборазвитая дорсовентральная мускулатура, расположенные перед мозгом головные железы. Посейдонемертиды образуют весьма интересный эволюционный «ряд», аналогичный таковому у просорохмид. В начале ряда располагается род *Paramphiporus* с многочисленными глазами и развитой прецеребральной септой, а далее в разных родах мы наблюдаем сокращение глаз до 4 или 2, смещение церебральных органов вперед, сокращение длины ринхоцеля и редукцию прецеребральной септы.

Из состава Tetrastemmatidae и Amphiporidae следует выделить еще одну группу, которая ранее рассматривалась нами как подсемейство Sacconemertinae (Tetrastemmatidae) с тремя родами солоноватоводных немертин (Chernyshev et al., 1998). *Sacconemertopsis* и *Sacconemertella* исходно относились к семейству Tetrastemmatidae условно, так как имели многочисленные глаза. Связь обоих родов и типичных тетрастемматид поддерживалась через род *Sacconemertes*, для которого характерно наличие 4 глаз. Недавно описанный род *Potamostoma* близок к роду *Sacconemertopsis*, но имеет двуветвистые семенники (Kajihara et al., 2003). Проведенное мною исследование половозрелых экземпляров *Sacconemertopsis belogurovi* показало, что и этот вид имеет двуветвистые семенники. Этот признак позволил вывести сакконемертин из семейства Tetrastemmatidae и объединить их с *Potamostoma* и родами группы «*Gurjanovella*» из семейства Amphiporidae, а также родом *Cyanophthalma* из семейства Tetrastemmatidae (Чернышев, 2005).

Группа «*Gurjanovella*» объединяет роды немертин с двуветвистыми семенниками: *Gurjanovella*, *Arctonemertes*, *Elcania*, *Communoporus* и др. Морфологические преобразования в этой группе связаны с уменьшением числа глаз и появлением двойных глаз, развитием выделительной системы (особенно длинной у солоноватоводных форм), смещением отверстия церебральных органов вперед, в результате чего церебральные органы становятся вытянутыми в длину. Необычным является довольно слабое развитие хобота у многих сакконемертид, и даже у таких крупных форм, как *Gurjanovella* и *Arctonemertes*, хобот тонкий. У немертин рода *Sacconemertella* хобот подвергается значительной редукции, вплоть до частичного исчезновения вооружения. Еще одна особенность некоторых сакконемертид – появление карманообразных выпячиваний ринхоцеля (*Gurjanovella*, *Amphiporella*, *Elcania*).

Три амфипоридных рода, *Zygonemertes*, *Quequenina* и *Pheroneonemertes*, выделены мною в отдельное семейство, Zygonemertidae, характеризующееся, по меньшей мере, одной уникальной синапоморфией – наличием постцеребральных глаз (к числу вероятных синапоморфий также относится наличие в эпидермисе минеральных спикул и цилиндрический базис центрального стилета) (Чернышев, 2005). В эту группу также следует включить «*Emplectonema*» *echinoderma* с коротким ринхоцелем, но со всем комплексом «зигонемертидных» признаков. У зигонемертид не наблюдается уменьшения числа глаз (скорее, напротив, число глаз увеличивается), но происходит редукция слепой кишки, от которой остаются два длинных, направленных вперед кармана. Исключение составляет неизвестный науке вид и род зигонемертид, найденный мною в Южно-Китайском море: внешне он очень похож на тетрастемму и имеет 4 глаза, хотя по всем другим признакам очень близок к *Zygonemertes*.

Ранее мы обосновали возможность выделения пресноводных немертин из родов *Prostoma* и *Koinoporus* в отдельное подсемейство Prostomatinae семейства тетрастемматид (Chernyshev et al., 1998). Молекулярный анализ показал удаленное родство родов *Prostoma* и *Tetrastemma* (Strand, Sundberg, 2005a, b). Наличие 4–6 крупных глаз и дополнительных «мелких» глазков сближает *Prostoma* и *Koinoporus* не с *Tetrastemma*, а с родом *Sacconemertopsis*, у представителей которого, к тому же, хорошо развита выделительная система. Однако строение половой системы у простоматин иное, чем у сакконемертид. Учитывая это обстоятельство, мы полагаем, что ранг *Prostomatinae* можно поднять до уровня семей-

ства, так как в противном случае остается неясным, к какому семейству их отнести.

Emplectonematidae. В семейство Emplectonematidae на протяжении 100 лет помещали почти всех моностилиферных немертин с тонким телом и коротким ринхоцелем, но в дальнейшем стало ясно, что оба состояния возникали в пределах Monostilifera неоднократно. Типовой род, *Emplectonema*, также сборный, но его ревизия не столь проблематична, поскольку типовой вид, *E. gracile*, и близкий *E. friedrichi* обладают по меньшей мере одной уникальной синапоморфией – изогнутыми стилетами. Однако если род *Emplectonema* s. str. безусловно является монофилетическим, то семейство Emplectonematidae s. str. остается искусственной группой, хотя и с более четким диагнозом и границами. Из его состава следует выделить виды с расщепленной продольной мускулатурой стенки тела. Представители родов *Tetranemertes* и *Kirsteueriella*, имеющие настоящее расщепление, перемещены мною в семейство Poseidonemertidae. У видов *Neesia*, *Paranemertes*, *Tortus*, *Paranemertopsis* и *Neoemplectonema* прецеребральная септа из-за мощного развития головных желез стала продольной или смешанного типа. Сама по себе данная апоморфия не является уникальной, однако, учитывая явное сходство представителей этих родов, мы сочли возможным объединить их в отдельное семейство Neesiidae. Все перечисленные формы имеют укороченный ринхоцель, сворачивающееся в клубок тонкое тело, иногда достигающее больших размеров, небольшие церебральные органы с тенденцией смещаться вперед. Род *Tortus* занимает «промежуточное» положение между амфипоридами и неесидами, поскольку у видов этого рода ринхоцель достигает заднего конца тела или оканчивается в задней четверти, церебральные органы находятся непосредственно перед мозгом, тело узкое, но не тонкое. В настоящее семейство в дальнейшем могут быть условно отнесены немертины из группы «*Amphiporus hastatus*». Они также имеют продольную прецеребральную септу и развитую диагональную мускулатуру, но их слабо суженное тело, длинный ринхоцель и крупные церебральные органы, заходящие под мозг, характерны для амфипорид. Можно предположить, что либо виды из группы «*Amphiporus hastatus*» занимают в семействе Neesiidae базальное положение и близки к амфипоридным предкам, либо расщепление продольной мускулатуры у них произошло независимо от других неесид.

Семейства Prosorhochmidae и Plectonemertidae. Оба семейства не являются родственными и даже близкими, но в их состав входят все известные наземные и полуназемные немертины. Семейство Plectonemertidae было выделено из состава Prosorhochmidae относительно недавно (Moore, Gibson, 1988a; Gibson, 1990a), хотя гипотеза о разнородности наземных немертин высказывалась и раньше. До работ Мур и Гибсона (Moore, Gibson, 1988a, b) родовой состав Prosorhochmidae носил неопределенный характер. Более четкий диагноз семейства сократил число входящих в него родов до 4, но позже было описано еще 4 новых рода. В работах Маслаковой и Норенбурга (Maslakova, Norenburg, 2008a, b) диагноз Prosorhochmidae был существенно уточнен, в частности в нем появилась вероятная синапоморфия семейства – латеральная дифференцировка эпителия, связанная с фронтальным органом. Это сделало неопределенным положение родов *Eonemertes*, *Arhochmus* и других, у которых подобной дифференцировки не наблюдается.

Кладистический анализ родов семейства на основе морфологических признаков не подтвердил, но и не опроверг монофилию просорохмид, в то время как молекулярный анализ показал полифилию *Prosorhochmidae* s.str. (Maslakova, 2005). Следует согласиться с Мур и Гибсоном, что из состава просорохмид необходимо вывести *Oerstedia* и близкие к нему роды. Для них мною было установлено отдельное семейство *Oerstedidae* (Чернышев, 1993б, 1999а). Данные молекулярного анализа (Thollesson, Norenburg, 2003) сначала подтвердили ранее высказанную гипотезу о принадлежности эрстедий к тетрастемматидам (Чернышев, 1993б). Однако данные другого молекулярного анализа (Strand, Sundberg, 2005а) показали обособленность этих двух групп.

Семейство *Oerstedidae* можно охарактеризовать следующими синапоморфиями: наличие дополнительного нерва в боковых нервных стволах, отсутствие вхождения дорсального сосуда в стенку ринхоцеля, состоящая из отдельных радиальных пучков прецеребральная септа. К их числу, по-видимому, можно отнести и наличие пучков радиальной мускулатуры, отходящих от стенок передней кишки. Подсемейство *Antarctonemertinae* с родом *Antarctonemertes* сохранило ряд плезиоморфий, не свойственных высшим эрстедиидам – уплощенное тело, слабо обособленная голова, дорсовентральная мускулатура, расположенные рядом с мозгом церебральные органы. У некоторых антарктонемертесов (*A. papilliformis* и *A. varvarae*, но, возможно, и других видов) имеется незначительное расщепление продольной мускулатуры стенки тела (Чернышев, 1999а). Подобное расщепление, скорее всего, связано с мощным развитием головных желез у представителей *Antarctonemertes*, в результате чего место присоединения части радиальных волокон прецеребральной септы к стенке тела сместилось назад.

Эволюционно продвинутое подсемейство *Oerstedinae* характеризуется следующими апоморфиями: цилиндрическое тело с узкой головой, слабое развитие или отсутствие головных щелей, отсутствие дорсовентральной мускулатуры, расположение церебральных органов на значительном расстоянии перед мозгом. Рассматривая род *Antarctonemertes* как наиболее архаичный среди *Oerstedidae*, нельзя обойти вниманием еще один род эрстедий, имеющий неясное положение – *Typhloerstedea* (Anadon, Bitar, 1992; Чернышев, 1999а). Для этого рода характерно расположение церебральных органов под мозгом. В ряду *Typhloerstedea* – *Antarctonemertes* – *Oerstedea* можно проследить все стадии смещения церебральных органов вперед и уменьшение их размеров. Аналогичный ряд можно привести и для тетрастемматид (*Protetrastemma* – *Tetrastemma* – *Minutaneemertes*). В обоих семействах наблюдаются очень сходные эволюционные тенденции, а именно уменьшение размеров тела, упрощение кишечных карманов, редукция дорсовентральной мускулатуры, стабилизация числа нервов в хоботе в пределах 10–12.

Семейство *Plectonemertidae* также, вероятно, является сборным, что показал недавний кладистический анализ (Crandall, 2001). По моему мнению, в составе *Plectonemertidae* следует оставить только типовой род. Полуназемных, наземных и пресноводных плектонемертид, необходимо выделить в отдельные семейства *Acteonemertidae* и *Potamonemertidae*. Переплетение мускулатуры в стенке ринхоцеля, а также двойное вхождение кровеносных сосудов в ринхоцель, хотя и не являются уникальными апоморфиями, но могут свидетельствовать в пользу того, что все три семейства входят в состав широко распространенной монофилетической группы.

Ototyphlonemertidae и Carcinonemertidae. Ototyphlonemertidae – группа высокоспециализированных интерстициальных немертин с уникальной синапоморфией «пара статоцистов». Рассматривая ранг Ototyphlonemertidae с кладистических позиций, приходится констатировать противоречие, вскрывающее несовершенство системы моностилиферных немертин: если ототифлонемертиды – семейство, то число таксонов Monostilifera такого же ранга должно быть на порядок больше. Однако подавляющее большинство немертинологов, хотя и признает самостоятельность Ototyphlonemertidae, не поддерживает выделение новых семейств. Следует отметить монотипический род *Aenigmanemertes*, который характеризуется наличием статоцистоподобных образований (Sundberg, Gibson, 1995). Если эти образования действительно окажутся статоцистами, то можно будет выдвинуть гипотезу о близком родстве семейств Poseidonemertidae и Ototyphlonemertidae. По крайней мере, данные молекулярной филогенетики показали, что *Ototyphlonemertes* и *Poseidonemertes* образуют одну кладу (Thollessen, Norenburg, 2003).

Семейство Carcinonemertidae долгое время оставалось монотипическим. Род *Carcinonemertes* характеризуется несколькими синапоморфиями, из которых особо выделяется наличие канала Такакуры в мужской половой системе. После того как к карцинонемертидам был отнесен род *Pseudocarcinonemertes*, семейство «лишилось» всех уникальных синапоморфий. Представители *Pseudocarcinonemertes* имеют церебральные органы, хорошо развитый стилетный аппарат и лишены каналов Такакуры, поэтому отнесение этого рода к карцинонемертидам крайне сомнительно. Проблема может быть разрешена, если *Pseudocarcinonemertes* перевести в семейство Tetrastemmatidae, как это предлагалось сделать ранее (Uhazi et al., 1985). В то же время в составе семейства Carcinonemertidae следует сохранить недавно описанный род *Ovicides*, стилетный аппарат которого не столь редуцирован, как у карцинонемертесов (Shields, 2001). Данные молекулярного анализа (Thollessen, Norenburg, 2003) показали, что карцинонемертиды обособились раньше других групп Eumonostilifera, но во внутренней морфологии *Carcinonemertes* пока не найдено плезиоморфий, подтверждающих их базальное положение.

ГЛАВА 6. СИСТЕМА НЕМЕРТИН С ДИАГНОЗАМИ ОТ КЛАССОВ ДО СЕМЕЙСТВ

Класс Arhynchocoela Chernyshev, 1995

Хобот и ринхоцель отсутствуют. Мозг с одной комиссурой.

Отряд Arhynchonemertea Chernyshev, 1995

Стенка тела состоит из наружной кольцевой и внутренней продольной мускулатуры. Мозг и боковые нервные стволы находятся в паренхиме. Церебральные органы отсутствуют. Дорсальный кровеносный сосуд отсутствует. Один непарный трубковидный нефридий расположен вентрально, позади рта. Рот располагается под мозгом, передняя кишка не дифференцирована на отделы, кишечник без боковых карманов.

Единственное семейство **Arhynchonemertidae** Chernyshev, 1995 с одним родом *Arhynchonemertes* (прибрежные воды Новой Зеландии).

Класс Rhynchocoela Schultze, 1851

Хобот и ринхоцель имеются. Мозг с двумя, реже – тремя комиссурами.

Подкласс Palaeonemertea Hubrecht, 1879 (paraphyletic group)

Эпителий палеонемертинового типа. Дорсальный кровеносный сосуд отсутствует. Мозг и боковые нервные стволы располагаются в кожно-мышечном мешке. В хоботе пара нервов располагается под железистым эпителием. Дорсо-вентральная мускулатура не развита, внутренняя кольцевая мускулатура имеется. Церебральные органы, если имеются, эпидермальные или слабо погруженные в кожно-мышечный мешок. Рот располагается позади мозга. Вокруг передней кишки нет внутренностной мускулатуры. Глаза отсутствуют или эпидермальные. Фронтальный орган отсутствует.

Отряд Tubulaniformes Chernyshev, 1995, stat. emend. Chernyshev, 1999

В нефридиальной области у фиксированных особей имеется пигментное железистое кольцо. Эпидермальная мускулатура хорошо развита, радиальная. Стенка тела состоит из слоев наружной и внутренней кольцевой и продольной мускулатуры; диагональная мускулатура располагается под наружной кольцевой; внутренняя кольцевая мускулатура хорошо развита в области передней, а также имеется в области средней кишки. Мозг и боковые нервные стволы находятся в эпидермисе или под ним, иногда в области кишечника боковые нервные стволы погружены в продольную мускулатуру стенки тела. Эпителий хобота с псевдокидами. Латеральные и церебральные органы имеются или отсутствуют. Кишечник без боковых карманов. Пара трубковидных нефридиев устроена просто или имеет терминальные железистые образования. У личинок угол между продольной осью тела и передней кишкой достигает 60°.

Семейство Tubulanidae Bürger, 1905 (1874) (?paraphyletic group)

Мозг и боковые нервные стволы располагаются между дермисом и наружной кольцевой мускулатурой. Церебральные и латеральные органы имеются. Хобот прикрепляется к ринхоцелю в области мозга или перед ним. Стенка ринхоцели состоит из кольцевых и продольных мышечных волокон, реже – только из кольцевых. Боковые кровеносные сосуды располагаются снаружи слоя внутренней кольцевой мускулатуры.

Распространены всемирно (наибольшее разнообразие в бореальных водах).

Роды *Tubulanus*, *Protubulanus*. Условно к данному семейству отнесена *Carinesta tubulanoides* Gibson, 1990.

Семейство *Callineridae* Bergendal, 1901

Мозг и боковые нервные стволы располагаются между дермисом и наружной кольцевой мускулатурой. Церебральные органы отсутствуют, латеральные органы имеются или отсутствуют. Хобот прикрепляется к ринхоцелю позади мозга. Стенка ринхоцеля состоит из кольцевых мускульных волокон. Боковые кровеносные сосуды располагаются сначала изнутри, а затем снаружи внутренней кольцевой мускулатуры.

Северное полушарие (наибольшее видовое разнообразие в бореальных и субтропических водах).

Роды *Callinera* и *Carinesta*. Условно к семейству отнесен род *Parahubrechtia* Gibson et Sundberg, 1999.

Семейство *Carinomellidae* Chernyshev, 1995

Мозг и передняя часть боковых нервных стволов располагаются между дермисом и наружной кольцевой мускулатурой; в области кишечника боковые нервные стволы погружаются в продольную мускулатуру. Церебральные органы отсутствуют, латеральные органы имеются. Хобот прикрепляется к ринхоцелю позади мозга. Стенка ринхоцеля состоит из кольцевых и продольных мускульных волокон. Боковые кровеносные сосуды располагаются сначала изнутри, а затем снаружи внутренней кольцевой мускулатуры.

Род *Carinomella* (бореальные воды Пацифики).

Семейство *Carininidae* fam. n.

Мозг и боковые нервные стволы располагаются в эпидермисе. Церебральные органы имеются, латеральные органы отсутствуют. Хобот прикрепляется к ринхоцелю позади мозга. Стенка ринхоцеля состоит из кольцевых мускульных волокон. Боковые кровеносные сосуды располагаются сначала изнутри, а затем снаружи внутренней кольцевой мускулатуры или только изнутри этого слоя.

Типовой и единственный род *Carinina* Hubrecht, 1885 (субтропические, бореальные и арктические моря; один вид в Антарктике).

Отряд *Archinemertea* Iwata 1960

Пигментного кольца нет. Эпидермальная мускулатура слабо развита, радиальная. Стенка тела состоит из слоев наружной кольцевой, продольной мускулатуры, а также очень тонкой внутренней кольцевой мускулатуры в области передней кишки; диагональная мускулатура располагается над наружной кольцевой. Мозг и боковые нервные стволы находятся в продольной мускулатуре стенки тела, реже мозг погружается под продольную мускулатуру. Эпителий хобота с псевдокнидами. Латеральные и церебральные органы отсутствуют. Кишечник без боковых карманов. Нефридии отсутствуют или многочисленные, имеют терминальные грибовидные образования. У личинок угол между продольной осью тела и передней кишкой не превышает 45°.

Семейство *Cephalotrichidae* McIntosh 1873–1874

Глаз нет. Нефридии имеются. Хобот бирадиально симметричный, без наружной продольной мускулатуры. В головном конце нет экстраганглиозной ткани.

Распространены всесветно, обитают на мелководье.

Род *Cephalothrix* (= *Procephalothrix*).

Замечание. Нельзя согласиться с мнением ряда авторов, полагающих, что загадочный *Cephalothrix galatheaе*, симбионт краба *Galathea strigosa*, на самом деле является младшим синонимом *Carcinonemertes carcinophila*. Судя по перво-

описанию и рисункам (Dieck, 1874), этот вид действительно относится к архинемертинам, на что указывают положение боковых нервов в продольной мускулатуре и расположенный далеко за мозгом рот.

Семейство **Cephalotrichellidae** fam. n.

Имеются многочисленные эпителиальные глаза. Нефридии отсутствуют. Хобот билатерально симметричный, с 2–3 тяжами наружной продольной мускулатурой. В головном конце есть 4 скопления («блока») экстраганглиозной ткани.

Субтропические моря обоих полушарий.

Типовой род *Cephalotrichella* Wijnhoff, 1913. В состав семейства также входит род *Balionemertes*.

Отряд Carinomiformes Chernyshev, 1995, stat. emend. Chernyshev, 1999

Эпидермис с многочисленными радиальными, продольными и диагональными мускульными волокнами. Пигментного кольца нет. Стенка тела состоит из слоев наружной кольцевой, внутренней продольной мускулатуры, хорошо развитой в области передней кишки внутренней кольцевой мускулатуры; в области мозга и рта имеется наружная продольная мускулатура. Мозг и передняя часть боковых нервных стволов находятся между дермисом и наружной кольцевой мускулатурой, в области кишечника боковые нервные стволы погружены в продольную мускулатуру стенки тела. Эпителий хобота без псевдокнид. Латеральные и церебральные органы отсутствуют. Кишечник с боковыми карманами. Пара трубковидных нефридиев имеет терминальные железистые образования. У личинок угол между продольной осью тела и передней кишкой достигает 60°.

Семейство **Carinomidae** Bergendal, 1900 (= *Statolitonemertidae* Korotkevitch, 1982) с родами *Carinoma* и *Statolitonemertes*. Распространены всесветно.

Замечание. Род *Statolitonemertes* Korotkevitch, 1982 едва ли валиден, поскольку наличие статоцистов у единственного вида нельзя считать доказанным.

Подкласс Neonemertea Thollessen et Norenburg, 2003, stat. n.

Эпителий гетеронемертинового или гопплонемертинового типа. Дорсальный кровеносный сосуд имеется. Мозг и боковые нервные стволы располагаются в кожно-мускульном мешке или в паренхиме. В хоботе пара или несколько нервов (реже – нервный плексус) располагаются под железистым эпителием или находятся в толще мускулатуры. Внутренняя кольцевая мускулатура частично или полностью трансформирована в дорсовентральную (если дорсовентральная мускулатура отсутствует, то нет и внутренней кольцевой). Рот располагается позади мозга или перед ним. Вокруг передней кишки внутренностная мускулатура обычно имеется. Глаза, если имеются, погруженные. Церебральные органы, если имеются, глубоко погружены внутрь. Фронтальный орган обычно имеется.

Замечание. Клада *Neonemertea* была предложена без диагноза (или ссылки на синапоморфию) и указания ранга группы. Тем не менее это название сохраняется мною и рассматривается в ранге подкласса. Диагноз приводится впервые.

Надотряд Pilidiophora Thollessen et Norenburg, 2003, stat. n.

Эпителий гетеронемертинового типа (как исключение – переходного типа от палеонемертинового к гетеронемертиновому), с развитой радиальной мускулатурой. Имеется кутис или кутисоподобный слой (субэпителиальная прослойка нервной ткани), а также дермальная мускулатура. Каудальный циррус имеется или отсутствует. Рот расположен за мозгом. В кожно-мускульном мешке слой наружной продольной мускулатуры имеется или отсутствует. Мозг и боковые нервные стволы расположены снаружи наружной кольцевой мускулатуры. Це-

ребральные органы располагаются постцеребрально и обособлены от мозга или необособленные, плотно соединяющиеся с мозгом. Хобот без стилетного отдела, с перекрестами или без них; диагональная мускулатура в переднем отделе хобота имеется; эпителий хобота с псевдокидами. Симметрия хобота билатеральная или бирадиальная, хоботных нервов 2, а если более, то они либо образуют сплошной нервный плексус, либо расположены в латеральных группах (кроме *Baseodiscus*); хоботные нервы находятся под железистым эпителием, а если в мускулатуре, то не соединяются с эндотелиальным слоем. Личинка пилидиального типа.

Отряд Hubrechtiformes Chernyshev, 1995, stat. emend. (?paraphyletic group)

Настоящего кутиса нет, имеется лишь кутисоподобный невральный слой, дермальная мускулатура кольцевая, имеется в области мозга. Наружная продольная мускулатура отсутствует или имеется только в задней части тела. Диагональная мускулатура располагается под наружной кольцевой. Церебральные органы обособлены от мозга. Нефридии имеются или отсутствуют.

Семейство Hubrechtidae Bürger, 1892

Нефридии нормально развиты. Глаза имеются. Мускульная стенка ринхоцеля состоит из слоя кольцевой мускулатуры. Кишечник с боковыми карманами.

Род *Hubrechtia* (Средиземное море).

Замечание. В последнее время в немертинологической литературе утвердилось неправильное написание данного семейства – Hubrechtidae (см.: Maslakova, 2010; Bartolomaeus, von Döhren, 2010). Впервые оно появилось в работе Вайнгофф (Wijnhoff, 1913).

Семейство Hubrechtellidae Chernyshev, 2003

Нефридии отсутствуют. Глаз нет. Мускульная стенка ринхоцеля состоит из слоев кольцевой и продольной мускулатуры. Кишечник без боковых карманов.

Распространены всесветно, за исключением арктических и антарктических вод.

Роды *Hubrechtella*, *Coeia*, *Tetramys*, *Sundbergia*.

Замечание. Каджихара (Kajihara, 2006) синонимизировал роды *Hubrechtella* и *Coeia*, однако мы сохраняем валидность последнего, поскольку *C. ijimai* обладает уникальным для Hubrechtellidae признаком – наличием перекреста в хоботе.

Отряд Heteronemertea Bürger, 1892

Кутис имеется (как исключение – нет ни кутиса, ни кутисо-подобного слоя), дермальная мускулатура различного строения, имеется в области мозга и за ним. Наружная продольная мускулатура развита на всем протяжении тела. Диагональная мускулатура (не считая дермальной) чаще отсутствует, реже – располагается под наружной продольной или наружной кольцевой мускулатурой. Церебральные органы обособлены от мозга или сливаются с ним. Нефридии имеются.

Семейство Paralineidae Chernyshev, 1995, stat. emend. Chernyshev, 1999

Головных щелей нет. В стенке тела наружная продольная мускулатура обособлена от наружной («средней») кольцевой мускулатуры и входит в состав кутиса. Хобот без перекрестов, с наружной кольцевой и внутренней продольной мускулатурой. Фронтальный орган отсутствует или имеется.

Роды *Paralineus* и *Paralineopsis* (субтропики Тихого и Атлантического океанов). Условно в это семейство помещается род *Planolineus* (пресные водоемы Явы).

Семейство **Riseriidae** Chernyshev, 1995, stat. emend. Chernyshev, 1999

Головных щелей нет. В стенке тела наружная продольная мускулатура не обособлена от наружной кольцевой мускулатуры. Кутис отсутствует, но имеется субэпителиальная кольцевая мускулатура (рудимент дермальной мускулатуры?). Хобот без перекрестов, только с продольной мускулатурой. Фронтальный орган отсутствует.

Род *Riserius* (тихоокеанское побережье США).

Замечание. Семейство ранее рассматривалось как подсемейство *Valenciniidae*, однако своеобразное строение представителей *Riserius pugetensis* (отсутствие кутиса и кольцевой мускулатуры в хоботе) не позволяет отнести его ни к одному из известных семейств.

Семейство **Valenciniidae** Hubrecht, 1879 (paraphyletic group)

Головных щелей нет. Наружная продольная мускулатура стенки тела не обособлена от наружной кольцевой мускулатуры. Кутис имеется. Хобот без перекрестов или с ними, всегда с наружной кольцевой и внутренней продольной мускулатурой, кроме которых может быть развит дополнительный слой наружной продольной мускулатуры; диагональная мускулатура располагается под наружной кольцевой. Фронтальный орган отсутствует или имеется.

Распространены всеветно.

Роды *Valencia*, *Valencinina*, *Valencinura*, *Zygeupolia*, *Oxypolia*, *Oxypolella*, *Parapolia*, *Paramicrura*.

Семейство **Baseodiscidae** Bürger, 1897–1907

(= *Cephalomastaxidae* Iwata, 1972, nom. nud.)

Головные щели косо-поперечные с вторичными бороздками или (?) отсутствуют. Наружная продольная мускулатура стенки тела не обособлена от наружной кольцевой мускулатуры. Кутис имеется. Хобот без перекрестов и наружной кольцевой мускулатуры; диагональная мускулатура располагается под наружной продольной. Фронтальный орган имеется (?).

Распространены всеветно (наибольшее видовое разнообразие в тропиках и субтропиках).

Роды *Baseodiscus* и *Cephalomastax*. Род *Nematodemus* Graff, 1896, возможно, следует восстановить как валидный, поскольку он отличается от *Baseodiscus* строением кутиса. Вероятно, к этому семейству относится род *Pseudobaseodiscus*, для которого не известно строение хобота.

Семейство **Poliopsiidae** Gibson, 1982

Головные щели продольные: одна дорсальная и одна вентральная. Наружная продольная мускулатура стенки тела не обособлена от наружной кольцевой мускулатуры. Кутис имеется. Хобот без наружной кольцевой мускулатуры (и перекрестов?). Фронтальный орган имеется.

Род *Poliopsis* (один вид, распространенный от бореальных до нотальных вод).

Семейство **Lineidae** McIntosh, 1874

(= *Pussylineidae* Gibson, 1982, *Cerebratulidae* Gibson, 1985, *Mixolineidae* Gibson, 1985, *Gorgonorhynchidae* Gibson, 1985, *Panorhynchidae* Gibson, 1985, *Polybranchiorhynchidae* Gibson, 1985, *Uchidanidae* Iwata, 1972, nom. nud., *Hinumanemertidae* Iwata, 1972, nom. nud.)

Головные щели продольные, боковые. Наружная продольная мускулатура стенки тела не обособлена от наружной кольцевой мускулатуры. Кутис имеется

(как исключение – отсутствует). Хобот без перекрестов или с ними, всегда с наружной кольцевой и внутренней продольной мускулатурой, кроме которых может быть развит дополнительный слой наружной продольной мускулатуры; диагональная мускулатура располагается под наружной кольцевой. Фронтальных органов 3, реже их 2, 4 или нет вообще.

Распространены всеветно; 6 родов – в пресных и солоноватых водоемах, *Uchidana* и *Nemertosclex* – симбионты беспозвоночных (двустворчатых моллюсков и эхиурид). Наибольшее видовое разнообразие в тропических и субтропических морях.

Роды: *Adenorhagas*, *Aetheolineus*, *Aetheorhynchus*, *Ammolineus*, *Amniclineus*, *Amorphonemertes*, *Antarctolineus*, *Apatronemertes*, *Austrolineus*, *Bennettiella*, *Chilineus*, *Cephalurichus*, *Cerebratulides*, *Colemaniella*, *Cerebratulina*, *Cerebratulus*, *Corsoua*, *Craticulineus*, *Dendrorhynchus*, *Dokonemertes*, *Dushia*, *Diplopleura*, *Euborlasia*, *Evelineus*, *Eousia*, *Flaminga*, *Fragilonemertes*, *Hinumanemertes*, *Gastropion*, *Gorgonorhynchus*, *Heteroenopelus*, *Heteronemertes*, *Huilikia*, *Huilkalineus*, *Iwatanemertes*, *Lineopsis*, *Kohnia*, *Kukumia*, *Leucocephalonemertes*, *Lineopsella*, *Lineopselloides*, *Lineus*, *Micconemertes*, *Micrellides*, *Micrura*, *Micrurides*, *Micrurina*, *Micrurinella*, *Mixolineus*, *Myorhynchonemertes*, *Nemertosclex*, *Neolineus*, *Nipponomicrura*, *Notospermus*, *Paracerebratulus*, *Paramicrurinella*, *Parborlasia*, *Perissonemertes*, *Pontolineus*, *Panorhynchus*, *Polybrachiorhynchus*, *Parvicirrus*, *Poseidon*, *Pseudomicrura*, *Pussylineus*, *Ramphogordius*, *Riseriellus*, *Siolineus*, *Siphonenteron*, *Quasiutolineus*, *Quasiutolineides*, *Tarrhomyos*, *Tenuilineus*, *Uchidana*, *Urcholemma*, *Utolineus*, *Utolineides*, *Wiotkenia*, *Yinninemertes*, *Zodionemertes*.

Замечания. Родовое название *Neolineus*, по-видимому, является *nom. nudum*, поскольку было установлено в диссертационной работе (Santos, 1974).

Название *Siphonenteron* Renier, 1847 приводится мною как валидное, в качестве его типового вида обозначен *Cerebratulus bilineatus* Renier, 1807 – вид, который не может быть отнесен ни к одному из известных родов. Традиционно его рассматривают в составе рода *Lineus*, хотя в его хоботе имеется наружная продольная мускулатура. Данные молекулярного анализа свидетельствуют об обособленности *Siphonenteron bilineatum* от типовых видов родов *Lineus* и *Cerebratulus* (Strand, Sundberg, 2011).

Недавно восстановленный род *Poseidon* (Чернышев, 2004а), по данным молекулярного анализа образует единую кладу с типовым видом рода *Lineus* (Thollesson, Norenburg, 2003; Schwartz, 2009). Однако их объединение не целесообразно, поскольку тогда придется синонимизировать с *Lineus* и виды родов *Ramphogordius* и *Riseriellus*, которые также входят в состав этой клады.

Надотряд Hoplonemertea Hubrecht, 1879

Эпителий гоплонемертинового типа. Кутиса и эпидермальной мускулатуры нет. Каудальный циррус имеется или отсутствует. Рот расположен перед мозгом, реже – под мозгом. В кожно-мускульном мешке наружно продольной мускулатуры нет. Мозг и боковые нервные стволы расположены в паренхиме (изнутри внутренней продольной мускулатуры стенки тела). Церебральные органы (если имеются) располагаются за, перед или в области мозга, от которого они обособлены. Хобот со стилетным отделом, который может частично или полностью редуцироваться у симбиотических форм; перекресты, диагональная мускулатура и псевдокнид в переднем отделе хобота отсутствуют. Симметрия хобота

полирадиальная, с 7 и более хоботными нервами, которые располагаются в продольной мускулатуре и соединяются с эндотелиальной мускулатурой. Личинка атрохного типа.

Отряд Polystilifera Brinkmann, 1917

Вооружение полистилиферного типа (на уплощенном или серповидном базисе несколько коротких стилетов). Бульбарный отдел хобота выражен слабо, имеет кольцевую эндотелиальную мускулатуру и не содержит спиральной мускулатуры.

Подотряд Pelagica Brinkmann, 1917

Головные железы, нефридии, головные щели, фронтальный и церебральные органы отсутствуют. Пищевод не развит или рудиментарный. Головной конец не обособлен, прецеребральная область слабо развита. Рот и ринхопора обособлены или открываются в общий атриум. Ринхоцель без боковых карманов. Стенка ринхоцеля двуслойная, трехслойная или однослойная с неупорядоченно переплетенными мускульными волокнами, которые местами могут группироваться в слои. Батипелагические формы с выраженным половым диморфизмом. Семенники располагаются в передней части тела.

Распространены всесветно на глубинах свыше 300 м, за исключением большинства внутренних морей.

Семейство Nectonemertidae Verrill, 1892

(= Chuniellidae Brinkmann, 1917)

Стенка ринхоцеля состоит из слоев наружной кольцевой и внутренней продольной мускулатуры. Дорсальный сосуд нормально развит, входит в стенку ринхоцеля. Нейромиофибриллы не развиты. Семенники расположены в двух вытянутых группах или рядах за мозгом.

Роды *Nectonemertes* и *Chuniella*.

Семейство Planktonemertidae Brinkmann, 1917 (s.l.) (paraphyletic group)

(= Phallonemertidae Brinkmann, 1917, Protopelagonemertidae Brinkmann, 1917, Pachinemertidae Coe, 1954).

Стенка ринхоцеля состоит из переплетенных мускульных волокон. Дорсальный сосуд нормально развит, входит в стенку ринхоцеля. Нейромиофибриллы отсутствуют. Семенники расположены в двух группах или рядах за мозгом.

Роды *Planktonemertes*, *Phallonemertes*, *Paradinonemertes*, *Protopelagonemertes*, *Plotonemertes*, *Crassonemertes*, *Mergonemertes*, *Neuronemertes*, *Calonemertes*, *Plenanemertes*, *Coeiana*, *Leonoviana*.

Замечание. Родовое название *Chunianna* Coe, 1954 является *nom. nudum*, поскольку для него не был фиксирован типовой вид. Вместо него было предложено название *Coeiana* Chernyshev, 1992 (Чернышев, 1992a).

Семейство Pendonemertidae Chersyshev, fam. n.

Стенка ринхоцеля состоит из переплетенных мускульных волокон. Дорсальный сосуд нормально развит, входит в стенку ринхоцеля. Нейромиофибриллы образуют тяж, примыкающий к наружной неврилемме. (Расположение семенников неизвестно).

Типовой и единственный род – *Pendonemertes* Brinkmann, 1917.

Семейство Pelagonemertidae Moseley, 1875

(= Balaenanemertidae Coe, 1945)

Стенка ринхоцеля состоит из слоев наружной кольцевой и внутренней продольной мускулатуры; слои могут частично переплетаться или инвертироваться.

Дорсальный сосуд короткий, слепо оканчивается в стенке ринхоцеля. Нейромиофибриллы разрозненные или образуют тяж, примыкают к наружной неврилемме. Семенники расположены двумя компактными или вытянутыми группами прецеребрально или в области мозга.

Роды *Pelagonemertes* (= *Obnemertes*, *Loranemertes* syn. n.), *Natonemertes*, *Parabalaenanemertes*, *Probalaenanemertes*, *Cuneonemertes*, *Balaenanemertes*, *?Nannonemertes*, *?Gelonemertes*.

Замечания. Автором *Obnemertes* является не Короткевич (1960), которая не обозначила типовой вид, а Прюдо (Prudhoe, 1963) (подробнее см. Chernyshev, Chaban, 2005). Частичное переплетение мускульных слоев в стенке ринхоцеля у *Pelagonemertes rollestoni* (Martin, Gibson, 2000) сближает его с видами *Obnemertes*. Устанавливать для *Pelagonemertes* с двуслойной стенкой ринхоцеля новый род преждевременно, поскольку он может оказаться младшим синонимом *Nannonemertes* или *Gelonemertes*.

Семейство **Armaueriidae** Brinkmann, 1917

Стенка ринхоцеля состоит из слоев наружной и внутренней кольцевой и промежуточной продольной мускулатуры. Дорсальный сосуд нормально развит, не входит в стенку ринхоцеля. Нейромиофибриллы разрозненные, примыкают к наружной неврилемме. Семенники расположены в двух рядах за мозгом (передние семенники могут заходить в область мозга).

Роды *Armaueria*, *Proarmaueria* (= *Proarmaueriella* syn. n.), *Neoarmaueria* (= *Zinarmaueria* syn. n., *Xenarmaueria* syn. n.).

Семейство **Dinonemertidae** Brinkmann, 1917

(= *Buergeriellidae* Brinkmann, 1917 syn. n.)

Стенка ринхоцеля состоит из слоев наружной и внутренней кольцевой и промежуточной продольной мускулатуры; наружная кольцевая мускулатура может частично или полностью редуцироваться. Если мускульные слои стенки ринхоцеля переплетаются, то с сохранением наружной и внутренней кольцевой мускулатуры. Дорсальный сосуд нормально развит, входит в стенку ринхоцеля. Нейромиофибриллы не развиты. Семенники расположены в группах за мозгом (передние семенники не заходят в область мозга).

Роды *Dinonemertes*, *Buergeriella* (= *Tononemertes* syn. n.), *Planonemertes*, *Plionemertes*, *Alexandronemertes*, *Mononemertes*.

Замечания. Род *Tononemertes* Сое, 1954 сходен с *Buergeriella* Brinkmann, 1917 как по строению стенки ринхоцеля, так и по форме кишечных карманов, поэтому их необходимо синонимизировать. Представители типового вида рода *Mononemertes* Сое, 1926 (*Planktonemertes sargassicola* Joubin, 1906) не были изучены на серийных срезах (Joubin, 1906), однако другой вид этого рода, *M. scarlata* Сое, 1945 имеет трехслойную стенку ринхоцеля с переплетением мускульных слоев. Если тип *M. sargassicola* сохранился, то есть реальная возможность установить систематическое положение рода *Mononemertes*. Если тип утерян или непригоден для гистологических исследований, то для *M. scarlata* следует установить новый род.

Подотряд **Reptantia** Brinkmann, 1917

Головные железы, нефридии, фронтальный и церебральные органы имеются. Церебральные органы заходят за мозг, имеют раздвоенные, реже – простые каналы. Боковые (передние) головные щели находятся на границе между головой и туловищем, шейная борозда отсутствует. Прецеребральная область развита

нормально, реже – не развита. Рот и ринхопора обособлены или открываются в общий атриум. Ринхоцель по всей своей длине с метамерными боковыми карманами: длинными и имеющими тонкую стенку. Стенка ринхоцеля однослойная, мускульные волокна переплетены упорядоченно и не группируются в слои. Бен-тосные формы без полового диморфизма. Семенники располагаются вдоль кишечника.

Инфраотряд **Archireptantia** Stiasny-Wijnhoff, 1923

Прецеребральный регион не развит. Пищевод не выражен. Каналы церебральных органов простые. Дорсальные доли мозга развиты слабо. Карманы ринхоцеля имеют центральное положение.

Семейство **Siboganemertidae** Stiasny-Wijnhoff, 1923 с родом *Siboganemertes* (Южный Тимор).

Инфраотряд **Sagaminemertida** Chernyshev, 2003

Прецеребральный регион не развит. Пищевод имеется. Каналы церебральных органов с мешковидной полостью. Дорсальные доли мозга развиты хорошо. Карманы ринхоцеля имеют дорсолатеральное положение.

Семейство **Sagaminemertidae** Chernyshev, 2003 с родом *Sagaminemertes* (зал. Сагами).

Инфраотряд **Eureptantia** Stiasny-Wijnhoff, 1923

Прецеребральный регион развит. Пищевод имеется. Каналы церебральных органов со слепым мешком, обычно с двумя ветвями. Дорсальные доли мозга хорошо развиты. Карманы ринхоцеля имеют дорсолатеральное положение. Дорсальный сосуд входит в стенку ринхоцеля.

Семейство **Uniporidae** Stiasny-Wijnhoff, 1923

Глаза отсутствуют. Поперечных метамерных кровеносных сосудов нет. Головной сосуд входит в «мозговое» кольцо. Ринхопора и рот открываются в атриум. Карманы ринхоцеля ветвистые. Один из каналов церебральных органов без сенсорного эпителия. Гонопоры дорсальные.

Род *Uniporus* (арктические и высокобореальные воды).

Семейство **Paradrepanophoridae** Stiasny-Wijnhoff, 1936

(= *Drepanogigantidae* Stiasny-Wijnhoff, 1936 syn. n., *Drepanophoringiidae* Stiasny-Wijnhoff, 1936 syn. n., *Drepanophorellidae* Stiasny-Wijnhoff, 1936 syn. n.).

Глаза имеются. Поперечные метамерные кровеносные сосуды есть. Головной сосуд входит в «мозговое» кольцо. Ринхопора и рот открываются в атриум. Карманы ринхоцеля ветвистые, реже простые. Один из каналов церебральных органов без сенсорного эпителия. Гонопоры вентральные.

Распространены главным образом в субтропических и тропических морях.

Роды *Paradrepanophorus*, *Drepanogigas*, *Drepanophorella*, *Drepanophoresta*, *Drepanophoringia*, *Hubrehtonemertes*, *Drepanophoria*.

Замечания. Различия между семействами *Paradrepanophoridae*, *Drepanogigantidae*, *Drepanophoringiidae* и *Drepanophorellidae* базировались на деталях строения мозга, церебральных органов и пищеварительной системы (Stiasny-Wijnhoff, 1936). Кладистический анализ показывает искусственность такого деления. Все семейства объединяются комплексом признаков, которые позволяют рассматривать их в рамках одного таксона.

Семейство **Brinkmanniidae** Stiasny-Wijnhoff, 1926

Глаза имеются. Поперечные метамерные кровеносные сосуды есть. Ринхопора расположена на переднем конце головы, а рот под мозгом. Карманы рин-

хоцеля простые. Оба канала церебральных органов с сенсорным эпителием. Гонопоры вентральные.

Роды *Brinkmannia* и *Kameginemertes* (Средиземное море и зал. Сагами).

Семейство **Drepanophoridae** Verrill, 1892 (paraphyletic group)

(= Coellidae Stiasny-Wijnhoff, 1936 syn. n., Drepanobandidae Stiasny-Wijnhoff, 1936 syn. n.).

Глаза имеются. Поперечные метамерные кровеносные сосуды есть. Ринхопора расположена на переднем конце головы, а рот перед мозгом. Карманы ринхоцеля простые, реже разветвленные. Оба канала церебральных органов с сенсорным эпителием. Гонопоры вентральные.

Распространены главным образом в субтропических и тропических морях.

Роды *Drepanophorus*, *Coella*, *Punnettia*, *Drepanophorina*, *Polyschista*, *Curranemertes*, *Urichonemertes*, *Xenonemertes*, *Drepanobanda*.

Замечание. Семейства Coellidae и Drepanobandidae отделены от Drepanophoridae признаками, которые не могут быть признаны значительными, что и послужило основанием для их объединения. Семейство Drepanophoridae как в новом, так и в старом понимании остается парафилетическим. Неопределенным остается положение рода *Drepanophoriella* Senz, 1993 и вида "*Drepanophorus*" *longiceps* Iwata, 1957 (последний не имеет глаз).

Отряд Monostilifera Brinkmann, 1917

Вооружение моностилиферного типа (на удлинённом базисе один длинный стилет). Бульбарный отдел хобота выражен хорошо, кольцевая эндотелиальная мускулатура в нем не развита, основу мускулатуры этого отдела составляют спиральные мышцы.

Подотряд Cratenemertea Thollessen et Norenburg, 2003 (emend. Chernyshev, 2003) (= Cratenemertiformes Chernyshev, 1996, nom. nudum)

Церебральные органы заходят за мозг, имеют раздвоенные каналы с мешковидной полостью. Головные щели находятся на границе между головой и туловищем, шейная борозда располагается на туловище. Прецеребральная область развита нормально. Рот и ринхопора открываются в общий атриум или в короткий ринходеум; реже они обособлены, но располагаются рядом. Стенка ринхоцеля однослойная, мускульные волокна переплетены упорядоченно. Нейромиофибриллы инкапсулированы в соединительнотканной прослойке на границе между фибриллярной и ганглиозной частей боковых нервов. Бентосные или эпипелагические формы без полового диморфизма Семенники располагаются вдоль кишечника.

Замечания. Клада Cratenemertea была предложена на несколько месяцев раньше (Thollessen, Norenburg, 2003), чем одноименный отряд (Чернышев, 2003в). И хотя Толлессон и Норенбург не привели диагноза, мною сохранено их авторство. Название Cratenemertiformes не может считаться приоритетным, так как предложено в диссертационной работе (Чернышев, 1996).

Семейство **Cratenemertidae** Friedrich, 1968

Центральное вооружение и диафрагма в среднем отделе хобота хорошо развиты. Головные щели с вторичными бороздками. Нефридии и нефропоры располагаются в области передней кишки. Прямая кишка короткая. Бентосные формы с крупными глазами.

Распространены всесветно.

Роды *Cratenemertes*, *Nipponnemertes*, *Duosnemertes*, *Collarenemertes*, *Valdivianemertes*.

Замечания. Род *Nipponnemertes* был установлен без фиксации типового вида (Friedrich, 1968). Крэндэлл (Crandall, 2001) был первым, кто корректно обозначил типовой вид. В связи с этим автором рода должен считаться Крэндэлл, а не Фридрих. Род *Collarenemertes*, хотя и был выделен на основе признаков, которые, как потом оказалось, имеются и у ниппоннемертесов (Чернышев, 1993а), не может быть признан младшим синонимом *Nipponnemertes*, так как установлен раньше. Изученные мною экземпляры *C. bimaculata* не имеют существенных отличий от описанных Иватой (Iwata, 2006). Дифференцировка обоих родов должна быть проведена в ходе дальнейших исследований.

Семейство **Korotkevitschiidae** Chernyshev, 2003

Центральное вооружение и диафрагма в среднем отделе хобота отсутствуют. Головные щели без вторичных бороздок. Нефридии тянутся вдоль всего тела, нефропоры располагаются в средней части тела. Прямая кишка длинная. Эпипелагические формы, лишённые глаз.

Распространены южнее зоны антарктической дивергенции.

Роды *Korotkevitschia* и *Achoronemertes*.

Подотряд Eumonostilifera Chernyshev, 2003

(= Amphiporiphormes Chernyshev, 1996, nom. nudum, Distromatonemertea Thollesson et Norenburg, 2003, nom. nudum)

Церебральные органы не заходят за мозг, имеют простые, реже – раздвоенные каналы с мешковидной полостью. Головные щели находятся на границе между головой и туловищем, шейная борозда располагается на туловище. Рот и ринхопора открываются в ринходеум, реже – в атриум. Стенка ринхоцеля двуслойная, реже – мускульные волокна упорядоченно переплетены. Нейромиофибриллы располагаются в фибриллярной части боковых нервов.

Мы используем название *Eumonostilifera* (понижив его до подотряда и включив в его состав *Malacobdellidae*), поскольку предложенное несколькими месяцами раньше название *Distromatonemertea* не сопровождалось диагнозом (Thollesson, Norenburg, 2003).

Семейство **Amphiporidae** Oersted, 1844 (polyphyletic group)

Крупные или средних размеров немертины, тело обычно узкое или умеренно широкое, длиной более 10 мм (до 20 см). Глаз много, реже их 4 или нет, постцеребральных глаз нет. Эпидермис без минеральных гранул и спикул. Ринхоцель достигает заднего конца тела, стенка ринхоцеля двуслойная. Вооружение обычного строения, хобот хорошо развит. Продольная мускулатура стенки тела не расщеплена. Дорсальный сосуд входит в стенку ринхоцеля. Нефридии обычного строения, развиты в области передней кишки. Боковые нервные стволы без дополнительного нерва. Церебральные органы крупные или средних размеров, примыкают к мозгу. Статоцистов нет. Гонады мешковидные. Морские свободноживущие формы.

Распространены всесветно.

Роды *Amphiporus*, *Psammamphiporus*, *Furugelmina*, *Thallassionemertes*, *Alaonemertes*, *Atrionemertes*, *Raygibsonia*. Род *Proneurotes* отнесен к настоящему семейству условно.

Семейство **Tetrastemmatidae** Hubrecht, 1879 s. l. (?polyphyletic group)

Мелкие или средних размеров немертины с длиной тела от 2 мм до 7 см. Глаз 4, реже – 2 или их нет. Эпидермис без минеральных гранул и спикул. Ринхоцель обычно достигает заднего конца тела, но у симбиотических видов может быть коротким; стенка ринхоцеля двуслойная (у *Verrillianemertes* – с нерегулярными переплетениями). Стилетный аппарат обычного строения, хобот развит в разной степени, но не редуцирован. Продольная мускулатура стенки тела не расщеплена. Дорсальный сосуд, как правило, входит в стенку ринхоцеля. Нефридии обычного строения, развиты в области передней кишки, у некоторых мейобентосных форм могут редуцироваться. Боковые нервные стволы без дополнительного нерва, реже – с очень коротким и маленьким нервом. Церебральные органы крупные или средних размеров, реже редуцированы, примыкают к мозгу или располагаются перед ним. Статоцистов нет. Гонады мешковидные. Морские свободноживущие или симбиотические формы.

Распространены всесветно. Представители 5 родов – симбионты ракообразных, двустворчатых моллюсков и морских звезд.

Роды *Tetrastemma*, *Prostomatella*, *Prostomiopsis*, *Nareda*, *Meionemertes*, *Arenonemertes*, *Asteronemertes*, *Austroprostoma*, *Pseudocarcinonemertes*, *Dichonemertes*, *Amphinemertes*, *Coenemertes*, *Digononemertes*, *Ammonemertes*, *Algonemertes*, *Africanemertes*, *Albanemertes*, *Minutanemertes*, *Verrillianemertes*, *Quoyianemertes*, *Quasitetrastemma*, *Pseudotetrastemma*, *Protetrastemma*. Роды *Nemertellina*, *Nemertellopsis*, *Paraminutanemertes*, *Sanjuannemertes* и *Annulonemertes* отнесены к настоящему семейству условно.

Замечания. Роды семейства могут быть условно разделены на 3 группы: 1) типичные свободноживущие тетрастемматиды с длинным ринхоцелем, 2) симбиотические формы, у которых происходит укорочение ринхоцеля (*Asteronemertes*, *Dichonemertes*, *Pseudocarcinonemertes*, *Coenemertes*), 3) свободноживущие, преимущественно интерстициальные формы длиной менее 6 мм, у которых наблюдается упрощение внутренней организации (*Meionemertes*, *Arenonemertes*, *Albanemertes*, *Minutanemertes*). Сегментированные немертины рода *Annulonemertes*, по-видимому, близки к тетрастемматидам из третьей группы, особенно к роду *Arenonemertes*.

Род *Nareda* Stimpson, 1854 восстановлен нами (Chernyshev, Maslakova, 2011) для двух видов *Tetrastemma*-подобных немертин с 4 сложными глазами.

Семейство **Prostomatidae** Bürger, 1904 sensu Chernyshev et al., 1998

Мелкие немертины с длиной тела не более 20 мм. Глаз 4–8, нередко имеются мелкие дополнительные глаза, реже глаза отсутствуют. Эпидермис обычно с минеральными гранулами. Длина ринхоцеля 2/3–4/5 длины тела, стенка ринхоцеля двуслойная. Стилетный аппарат обычного строения, хобот развит умеренно. Продольная мускулатура стенки тела не расщеплена. Дорсальный сосуд входит в стенку ринхоцеля. Нефридии развиты по всей длине тела. Боковые нервные стволы без дополнительного нерва. Небольшие церебральные органы располагаются перед мозгом. Статоцистов нет. Гонады мешковидные. Пресноводные.

Пресные водоемы всех материков (кроме Антарктиды).

Роды *Prostoma* и *Koinoporus*. Род *Limnemertes* отнесен к настоящему семейству условно.

Замечания. Название Prostomatidae было предложено Бюргером вместо Tetrastemmatidae и после восстановления валидности рода *Tetrastemma* не использовалось. Нами было предложено поместить роды *Prostoma* и *Koinoporus* в подсемейство Prostomatinae семейства Tetrastemmatidae (Chernyshev et al., 1998). Поскольку ни морфологические, ни молекулярные данные не свидетельствуют о близком родстве рода *Prostoma* с морскими тетрастемматидами, ранг Prostomatinae был повышен до семейства (Чернышев, 2005).

Семейство **Emplectonematidae** Bürger, 1904 sensu Chernyshev, 2005 (polyphyletic group)

Немертины средних и крупных размеров (до 4 м длиной) с тонким телом. Глаз от 4 и более, постцеребральных глаз нет. Эпидермис без минеральных гранул и спикул. Длина ринхоцеля менее 2/3 длины тела, стенка ринхоцеля двуслойная. Стилетьный аппарат обычного строения, хобот развит умеренно, обычно тонкий. Продольная мускулатура стенки тела не расщеплена. Дорсальный сосуд входит в стенку ринхоцеля. Нефридии обычного строения, развиты в области передней кишки. Боковые нервные стволы без дополнительного нерва. Маленькие церебральные органы располагаются на значительном расстоянии перед мозгом. Статоцистов нет. Гонады мешковидные. Морские свободноживущие или симбиотические формы.

Распространены всесветно.

Роды *Emplectonema*, *Nemertopsis*, *Nemertopsella*, *Crybelonemertes*, *Poikilonemertes*. Роды *Thermanemertes* и *Frontonemertes* помещены в семейство условно.

Замечание. Неясное положение имеет *Emplectonema gigantea* (Verrill, 1873) – крупнейшая среди Eporla немертина. Какой бы не оказалось внутреннее строение этой немертины (с расщепленной продольной мускулатурой или нерасщепленной), для нее необходимо сохранить родовое название *Macronemertes* Verrill, 1873.

Семейство **Neesiidae** Chernyshev, 2005 (?polyphyletic group)

Немертины средних и крупных размеров (до 1 м длиной) с тонким телом. Глаза многочисленные. Эпидермис без минеральных гранул и спикул. Длина ринхоцеля 1/4–3/4 длины тела и более, стенка ринхоцеля двуслойная. Стилетьный аппарат обычного строения, стилеты нередко скульптурированы, хобот развит умеренно. Продольная мускулатура стенки тела полностью или частично расщепляется в области передней кишки вследствие мощного развития головных или (и) субмускулярных желез. Дорсальный сосуд входит в стенку ринхоцеля. Нефридии обычного строения, развиты в области передней кишки. Боковые нервные стволы без дополнительного нерва, реже – с коротким дополнительным нервом. Церебральные органы средних размеров или небольшие, располагаются перед мозгом. Статоцистов нет. Гонады мешковидные. Морские свободноживущие формы.

Распространены всесветно (наибольшее видовое разнообразие в бореальных водах).

Роды *Neesia*, *Paranemertes*, *Tortus*, *Paranemertopsis*, *Noteonemertes*, *Neoemplectonema*, *Vulcanonemertes*. В настоящее семейство условно отнесены немертины из группы «*Amphiporus hastatus*» и род *Cyanonemertes*.

Замечание. Род *Neesia* Girard, 1893 восстановлен нами (Chernyshev, Maslakova, 2011) для *Emplectonema*-подобных немертин с расщепленной про-

дольной мускулатурой стенки тела. Морфологически близок к роду *Paranemertes* Coe, 1901.

Семейство **Prosorhochmidae** Bürger, 1895

Немертины средних и крупных размеров (длиной 20–220 мм). Глаз 4, реже – много. Эпидермис без минеральных гранул и спикул. Ринхоцель оканчивается в задней части тела. Стилетный аппарат обычного строения, хобот мощный, может участвовать в передвижении. Продольная мускулатура стенки тела полностью или частично расщепляется в области передней кишки (или только мозга) вследствие мощного развития головных желез, которые содержат 3–4 типа секреторных клеток. Дорсальный сосуд входит в стенку ринхоцеля. Нефридии хорошо развиты вдоль всего тела или в области передней кишки. Боковые нервные стволы без дополнительного нерва, реже – с коротким нервом. Небольшие церебральные органы располагаются перед мозгом. Фронтальный орган хорошо развит, обычно с модифицированным латеральным эпителием. Статоцистов нет. Гонады мешковидные. Морские, наземные и полуназемные.

Распространены главным образом в тропиках и субтропиках. Некоторые представители двух родов ведут наземный и полуназемный образ жизни.

Роды *Prosorhochmus*, *Prosadenoporus* (= *Neonemertes*, *Pantintonemertes*), *Geonemertes*. Роды *Eonemertes* и *Arhochmus* отнесены в настоящее семейство условно, поскольку имеют просто устроенный фронтальный орган.

Семейство **Plectonemertidae** Gibson, 1990

Немертины с небольшими размерами тела. Глаз много. Эпидермис без минеральных гранул и спикул. Длина ринхоцеля около 1/2 длины тела, стенка ринхоцеля состоит из полностью переплетенных мускульных волокон. Стилетный аппарат обычного строения. Продольная мускулатура стенки тела расщепляется в области передней кишки вследствие мощного развития головных желез. Головной сосуд в задней части имеет два вхождения (*vascular plugs*) в стенку ринхоцеля. Нефридии развиты вдоль всего тела, исключая прецеребральную область. Боковые нервные стволы без дополнительного нерва. Небольшие церебральные органы располагаются перед мозгом. Статоцистов нет. Гонады мешковидные. Морские свободноживущие формы.

Род *Plectonemertes* (Южно-Китайское море).

Замечания. Принято считать, что автором типового рода этого семейства является Гибсон (Gibson, 1990a). Однако годом раньше Сундберг (Sundberg, 1989a) в матрице данных привел состояния признаков для *Plectonemertes sinensis*, что можно считать пригодным описанием этого таксона.

Семейство **Acteonemertidae** Chernyshev, 2005

Немертины средних размеров (до 8 см). Глаз 2, 4, а если больше, то в 4 компактных группах. Эпидермис без минеральных гранул и спикул. Длина ринхоцеля равна длине тела, стенка ринхоцеля состоит из полностью переплетенных мускульных волокон. Продольная мускулатура стенки тела не расщепляется. Пара дорсальных сосудов до слияния в непарный сосуд имеет два вхождения (*vascular plugs*) в стенку ринхоцеля. Нефридии развиты вдоль всего тела. Стилетный аппарат обычного строения. Боковые нервные стволы с коротким дополнительным нервом или без него. Небольшие или крупные церебральные органы располагаются перед мозгом. Статоцистов нет. Гонады мешковидные.

Наземные и полуназемные формы, распространенные главным образом на островах Атлантики, в Новой Зеландии и Австралии.

Роды *Acteonemertes*, *Argonemertes*, *Antiponemertes*, *Leptonemertes*, *Katechonemertes*.

Семейство **Potamonemertidae** Chernyshev, 2005

Средних размеров немертины. Глаз нет. Эпидермис без минеральных гранул и спикул. Длина ринхоцеля равна длине тела, стенка ринхоцеля состоит из полностью переплетенных мускульных волокон. Стилетьный аппарат обычного строения. Продольная мускулатура стенки тела не расщепляется. Головной сосуд имеет два вхождения в стенку ринхоцеля. Нефридии развиты вдоль всего тела. Боковые нервные стволы без дополнительного нерва. Небольшие церебральные органы в задней части примыкают к мозгу. Статоцистов нет. Гонады мешковидные.

Пресные водоемы Новой Зеландии и Тасмании.

Роды *Potamonemertes* и *Campbellonemertes*.

Семейство **Sacconemertidae** Chernyshev et al., 1998

(= *Sacconemertidae* Iwata, 1972, nom. nud.)

Мелкие или средних размеров немертины. Глаз от 4 и более, нередко имеют мелкие дополнительные или двойные глаза, реже глаз нет. Эпидермис без минеральных гранул и спикул. Длина ринхоцеля равна длине тела, стенка ринхоцеля двуслойная. Стилетьный аппарат обычного строения. Продольная мускулатура стенки тела не расщеплена за мозгом. Дорсальный сосуд входит в стенку ринхоцеля. Нефридии развиты хорошо, обычно тянутся вдоль всего тела. Боковые нервные стволы без дополнительного нерва. Небольшие или крупные церебральные органы располагаются перед мозгом, могут примыкать к передней части мозга. Статоцистов нет. Гонады (семенники) двулопастные.

Распространены главным образом в бореальных и арктических водах. Представители 4 родов живут в солоноватых водоемах.

Роды *Sacconemertes*, *Sacconemertopsis*, *Gurjanovella*, *Cyanophthalma*, *Communoporus*, *Arctonemertes*, *Amphiporella*, *Elcania*, *Potamostoma*. Роды *Sacconemertella* и *Notogaenemertes* отнесены в настоящее семейство условно.

Семейство **Oerstediiidae** Chernyshev, 1993

Мелкие немертины. Глаз 4, иногда имеются мелкие дополнительные или двойные глаза, реже глаз нет. Эпидермис без минеральных гранул и спикул. Длина ринхоцеля равна длине тела или немного короче, стенка ринхоцеля двуслойная, изредка с неупорядоченным переплетением. Продольная мускулатура стенки тела не расщеплена за мозгом. Дорсальный сосуд не входит в стенку ринхоцеля. Нефридии слабо развиты в области передней кишки. Стилетьный аппарат обычного строения. Боковые нервные стволы с дополнительным нервом. Небольшие или маленькие церебральные органы располагаются перед мозгом (у *Typhloerstedia* они примыкают к мозгу). Статоцистов нет. Гонады мешковидные.

Распространены всеветно (наибольшее разнообразие в бореальных водах).

Роды *Oerstedia*, *Obuergeria*, *Antarctonemertes*, *Typhloerstedia*. Род *Friedrichia* отнесен к этому семейству условно, так как у обоих его видов дорсальный сосуд входит в стенку ринхоцеля.

Семейство **Poseidonemertidae** Chernyshev, 2002

Мелкие или средних размеров немертины. Глаз 2, 4 или более. Эпидермис без минеральных включений. Длина ринхоцеля различная, стенка ринхоцеля двуслойная. Продольная мускулатура стенки тела расщеплена за мозгом соединительно-тканной прослойкой. Дорсальный сосуд входит или не входит в стенку

ринхоцеля. Нефридии слабо развиты в области передней кишки. Стилетьный аппарат обычного строения. Боковые нервные стволы без дополнительного нерва. Небольшие или маленькие церебральные органы располагаются перед мозгом. Статоцистов нет (? кроме *Aenigmanemertes*). Гонады мешковидные.

Распространены всеветно (большинство видов в субтропических и тропических морях). Представители двух родов – симбионты ракообразных.

Роды *Paramphiporus*, *Poseidonemertes*, *Correanemertes*, *Fasciculonemertes*, *Alaxinus*, *Tetranemertes*, *Aenigmanemertes*, *Diopsonemertes*, *Kirsteueriella*, *Heilogonemertes*, а также «*Paranemertes*» *californica*.

Семейство **Zygonemertidae** Chernyshev, 2005

Мелкие или средних размеров немертины. Глаз много, часть из них располагается за мозгом вдоль боковых нервов. Эпидермис обычно с минеральными С-или S-образными спикулами. Ринхоцель доходит до заднего конца тела (кроме «*Emplectonema*» *echinoderma*), стенка ринхоцеля двуслойная. Продольная мускулатура стенки тела не расщеплена за мозгом. Дорсальный сосуд входит в стенку ринхоцеля. Нефридии слабо развиты в области передней кишки (кроме *Pheroneonemertes*). Стилетьный аппарат обычного строения, базис цилиндрический, с усеченным задним краем. Боковые нервные стволы без дополнительного нерва или с очень коротким нервом. Церебральные органы крупные или средних размеров, располагаются перед мозгом. Статоцистов нет. Гонады мешковидные.

Распространены всеветно (кроме арктических и антарктических морей).

Роды *Zygonemertes*, *Quequenia*, *Pheroneonemertes*, а также «*Emplectonema*» *echinoderma*.

Замечания. У *Zygonemertes capensis* Wheeler, 1934 описаны двуветвистые семенники, что требует подтверждения. Род *Raygibsonia* помещен мною в семейство Amphiporidae, хотя молекулярные данные показывают его близость к *Zygonemertes* (Sundberg et al., 2009a).

Семейство **Carcinonemertidae** Sumner, Osburn et Cole, 1913

Мелкие немертины. Глаз 2 или их нет. Эпидермис без минеральных включений. Ринхоцель очень короткий, его стенка без мускулатуры. Продольная мускулатура стенки тела не расщеплена. Дорсальный сосуд отсутствует. Нефридии слабо развиты или отсутствуют. Хобот очень короткий, редуцирован. Карманы с запасными стилетами отсутствуют (кроме *Ovicides*). Боковые нервные стволы без дополнительного нерва. Церебральных органов и статоцистов нет. Семенники открываются в канал Такакуры.

Симбионты крабов и крабоидов; распространены в тропических и субтропических морях.

Роды *Carcinonemertes* и *Ovicides*.

Семейство **Ototyphlonemertidae** Сое, 1940

Мелкие немертины. Глаз нет, реже их 2 или 6. Эпидермис без минеральных включений. Длина ринхоцеля различная, обычно он менее 2/3 длины тела, стенка ринхоцеля двуслойная. Продольная мускулатура стенки тела не расщеплена или расщеплена по типу пологой септы. Дорсальный сосуд входит или не входит в стенку ринхоцеля. Нефридии слабо развиты в области передней кишки или отсутствуют. Стилетьный аппарат обычного строения. Боковые нервные стволы без дополнительного нерва или с коротким нервом. Маленькие церебральные органы располагаются перед мозгом или отсутствуют. Пара статоцистов. Гонады мешковидные.

Распространены всесветно, кроме арктических и антарктических морей. Подавляющее большинство видов обитает в тропиках и субтропиках, *Otonemertes denisi* – в пресных водоемах Камбоджи.

Роды *Ototyphlonemertes* и *Otonemertes*.

Семейство **Malacobdellidae** Blanchard, 1847

Немертины небольших размеров с плоским телом и присоской на заднем конце. Глаз нет. Эпидермис без минеральных включений. Длина ринхоцеля не менее 2/3 длины тела, стенка ринхоцеля с неравномерно переплетенными миофибриллами. Продольная мускулатура стенки тела не расщеплена. Дорсальный сосуд не входит в стенку ринхоцеля. Нефридии развиты в области передней кишки. Стилетьный аппарат отсутствует. Боковые нервные стволы без дополнительного нерва. Церебральные органы отсутствуют. Статоцистов нет. Гонады мешковидные.

Симбионты двустворчатых моллюсков; распространены в арктических, бо-реальных и нотальных водах.

Род *Malacobdella*.

Семейство **Cinclidonemertidae** Crandall, 2010

Мелкие немертины. Глаз 4. Эпидермис без минеральных включений. Ринхоцель доходит до заднего конца тела, его стенка состоит из частично переплетенных мускульных волокон, образующих решетку. Продольная мускулатура стенки тела не расщеплена. Дорсальный сосуд входит в стенку ринхоцеля. Нефридии располагаются в области передней кишки. Стилетьный аппарат обычного строения. Боковые нервные стволы без дополнительного нерва. Крупные церебральные органы располагаются в области мозга. Статоцистов нет. Гонады мешковидные.

Бентосные немертины; известны в антарктических водах.

Род *Cinclidonemertes*.

11 родов эумоностилиферных немертин имеет неясное систематическое положение: *Cryptonemertes*, *Dananemertes*, *Atyponemertes*, *Halimanemertes*, *Aegialonemertes*, *Gononemertes*, *Divanella*, *Ischyronemertes*, *Parischyronemertes*, *Satelitenemertes*, *Tetraneuronemertes*.

ГЛАВА 7. КЛЮЧИ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ОТРЯДОВ И СЕМЕЙСТВ НЕМЕРТИН РОССИИ

Ключ для определения отрядов

- 1(10) Рот располагается позади мозга, всегда отделен от ринхопоры. Хобот без среднего отдела с вооружением. Мозг и боковые нервные стволы располагаются в кожно-мышечном мешке.
- 2(3) Рот располагается на значительном расстоянии позади мозга. Тело очень тонкое, нитевидное, предротовой отдел вытянут, без боковых щелей и глаз. Боковые нервные стволы и мозг расположены во внутренней продольной мускулатуре стенки тела отряд Archinemertea (сем. Cephalotrichidae).
- 3(2) Рот располагается сразу за мозгом. Предротовой отдел обычно не вытянут, часто с боковыми щелями. Мозг и передняя часть боковых нервных стволов располагаются не в толще внутренней продольной мускулатуры.
- 4(9) Голова без явных боковых щелей и глаз. Развитого слоя наружной продольной мускулатуры нет или же он имеется только в области желудка (*Carinoma*). Боковые нервные стволы по крайней мере в самом начале лежат в эпидермисе или под ним.
- 5(6) Кишечник с хорошо выраженными боковыми карманами (видны сквозь покровы). Боковые нервные стволы вначале лежат под эпидермисом, а затем (в области кишечника) – во внутренней продольной мускулатуре. Церебральных органов нетотряд Carinomiformes (сем. Carinomidae).
- 6(5) Кишечник без боковых карманов. Боковые нервные стволы на всем протяжении лежат под или в эпидермисе. Церебральные органы есть (кроме Callineridae).
- 7(8) Спинной сосуд имеется. Латеральных органов нет. Тело живых и фиксированных особей беловатое, без темного пигмента и «пояска» отряд Hübrectiiformes (сем. Hübrectellidae).
- 8(7) Спинного сосуда нет. Латеральные органы имеются или отсутствуют. Тело фиксированных (реже – и живых) особей с «пояском», эпителий которого с темным (буроватым, красноватым) пигментом, реже – эпителий в области пояска белый и, в отличие от предпоясковой области, непрозрачный (см. живых особей!). Живые особи разнообразной окраски отряд Tubulaniformes.
- 9(4) Голова с боковыми щелями (кроме Valenciniidae), глаза имеются или отсутствуют. Имеется слой наружной продольной мускулатуры, развитый вдоль всего тела. Боковые нервные стволы располагаются между слоями наружной продольной и кольцевой мускулатуры..... отряд Heteronemertea.
- 10(1) Рот и ринхопора чаще открываются наружу через общее терминальное или субтерминальное отверстие, реже рот располагается отдельно, перед мозгом. Хобот со средним отделом, снабженным стилетами (кроме *Malacobdella*). Мозг и боковые нервные стволы располагаются изнутри кожно-мышечного мешка.

- 11(12) Вооружение полистилиферного типа (на серповидном базисе много мелких конических стилетов). Шейная борозда отсутствует. Рот и ринхопора разделены или объединены отряд Polystilifera.
- 12(11) Вооружение моностилиферного типа (на овальном, грушевидном или коническом базисе один длинный стилет), реже (*Malacodbella*) вооружения нет. Шейная борозда обычно имеется. Рот и ринхопора объединены отряд Monostilifera.

Ключ для определения семейств отряда Tubulaniformes

- 1(2) Мозг и боковые нервные стволы располагаются в эпидермисе. Латеральных органов нет сем. Carininidae (род *Carinina*).
- 2(1) Мозг и боковые нервные стволы располагаются под эпидермисом. Латеральные органы и перекресты в стенке тела обычно имеются.
- 3(4) Церебральных органов нет. Ринхоцель в задней части с мощным вентральным мышечным утолщением. Окраска тела без белых поперечных и продольных полос сем. Callineridae (род *Callinera*).
- 4(3) Церебральные органы имеются. Ринхоцель без мышечного утолщения. Окраска тела часто с продольными и (или) поперечными белыми полосами; реже окраска беловатая сем. Tubulanidae.

Ключ для определения семейств отряда Heteronemertea

- 1(2) На голове пара продольных боковых щелей сем. Lineidae.
- 2(1) Щели отсутствуют или не продольные.
- 3(4) Боковые головные щели поперечные (отделяют головной конец от туловища), с многочисленными продольными бороздками. Имеются многочисленные глаза (у фиксированных особей щели, бороздки и глаза неразличимы). Крупные черви длиной до 1 м сем. Baseodiscidae (род *Baseodiscus*).
- 4(3) Боковые головные щели отсутствуют или короткие, поперечные, без продольных бороздок. Глаз нет. Длина тела не более 5 см сем. Valenciiniidae².

Ключ для определения подотрядов и семейств отряда Polystilifera

- 1(2) Донные немертины. Церебральные органы имеются подотряд Reptantia (семейство Uniporidae – тело полупрозрачное, глаз нет).
- 2(1) Батипелагические немертины. Церебральные органы отсутствуют подотряд Pelagica.
- 3(4) Семенники располагаются перед мозгом. Спинной сосуд слепо оканчивается в ринхоцеле в передней части тела сем. Pelagonemertidae.
- 4(3) Семенники располагаются позади мозга. Спинной сосуд тянется вдоль всего тела.
- 5(6) Спинной сосуд не входит в стенку ринхоцеля сем. Armaueriidae.
- 6(5) Спинной сосуд входит в стенку ринхоцеля.

² Неопределенные виды этого семейства обитают в Белом и Японском морях.

- 7(8) Мускулатура стенки ринхоцеля перелетена сем. Planktonemertidae³.
 8(7) Мускулатура стенки тела не переплетена, образует 2–3 слоя.
 9(10) Мускулатура стенки ринхоцеля образует два слоя
сем. Nectonemertidae (род *Nectonemertes* – самцы с парой щупалец).
 10(9) Мускулатура стенки ринхоцеля образует три слоя сем. Dinonemertidae.

Ключ для определения подотрядов и семейств отряда Monostilifera

- 1(2) Боковые головные щели отделяют голову от туловища и имеют многочисленные продольные бороздки; шейная борозда располагается на туловище (у фиксированных особей голова сокращается или втягивается в туловище, поэтому головные щели и шейная борозда неразличимы). Стенка ринхоцеля состоит из переплетенных мускульных волокон. Глаза крупные, многочисленные подотряд Cratenemertea, сем. Cratenemertidae.
 2(1) Боковые головные щели, если имеются, располагаются на голове и лишены вторичных бороздок; шейная борозда располагается на границе головы и туловища (у фиксированных особей головные щели могут быть неразличимы). Стенка ринхоцеля состоит из двух мускульных слоев (кроме *Malacobdella*). Глаза в различном числе, могут отсутствовать подотряд Eumonostilifera.
 3(4) На заднем конце тела имеется присоска. В хоботе нет вооружения. Симбионты двустворчатых моллюсков сем. Malacobdellidae (род *Malacobdella*).
 4(3) Присоски на заднем конце тела нет. Вооружение имеется. Свободноживущие или симбионты ракообразных, моллюсков, морских звезд, актиний или асцидий.
 5(6) Мозг с парой статоцистов. Интерстициальные безглазые немертины сем. Ototyphlonemertidae (род *Ototyphlonemertes*).
 6(5) Статоцистов нет.
 7(8) Вооружение хобота без запасных стилетов. Одна пара глаз, расположенных рядом с мозгом. Симбионты крабов сем. Carcinonemertidae (род *Carcinonemertes*).
 8(7) Вооружение хобота с запасными стилетами. Глаз более 2 или нет, а если 2, то расположены терминально.
 9(10) Кроме многочисленных прецеребральных глаз имеется несколько расположенных вдоль боковых нервных стволов постцеребральных глаз сем. Zygonemertidae
 10(9) Постцеребральных глаз нет.
 11(12) Имеется пара глаз, расположенных терминально. Продольная мускулатура стенки тела позади мозга расщеплена на два слоя, между которыми находится соединительная ткань сем. Poseidonemertidae
 12(11) Глаз более 2 или их нет. Продольная мускулатура стенки тела не расщепляется позади мозга, а если расщепляется, то между двумя слоями находятся головные железы.

³ В дальневосточных морях России обитают представители родов *Crassonemertes* и *Protopelagonemertes*.

- 13(14) Пресноводные немертины с 4–6 глазами, кроме которых могут быть дополнительные мелкие глаза сем. Prostomatidae.
- 14(13) Морские или солоноватоводные немертины с разным числом глаз или без них.
- 15(22) Голова с 4 глазами – простыми, двойными или сложными (состоящими из мелких глазков).
- 16(17) Комменсалы, живущие под подошвой актиний род *Cryptonemertes* (fam. incer. sed.).
- 17(16) Свободноживущие, а если комменсалы, то не актиний.
- 18(19) Боковые нервные стволы с дополнительным нервом. Головные железы заходят за мозг сем. Oerstedidae.
- 19(18) Боковые нервные стволы без дополнительного нерва. Головные железы обычно не заходят за мозг.
- 20(21) Часть или все глаза двойные сем. Sacconemertidae (part.).
- 21(20) Глаза простые или сложные, состоят из 3–5 глазков (заметны под увеличением) сем. Tetrastemmatidae.
- 22(15) Голова с многочисленными глазами или глаз нет.
- 23(24) Продольная мускулатура стенки тела частично или полностью расщепляется позади мозга, между двумя слоями продольной мускулатуры находятся головные железы. Ринхоцель равен или короче длины тела. Тело при фиксации или раздражении скручивается, образуя один или несколько завитков сем. Emplectonematidae.
- 24(23) Продольная мускулатура стенки не расщеплена. Ринхоцель равен длине тела. Тело при фиксации или раздражении не скручивается.
- 25(26) Семенники (а иногда и яичники) двуветвистые, ветви длинные и узкие. Фиксированные черви, как правило, зеленоватые или оливковые сем. Sacconemertidae (part.).
- 26(25) Семенники и яичники мешковидные. Фиксированные черви разнообразной окраски, но не зеленые или оливковые сем. Amphiporidae.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Значительная часть морфологических преобразований немертин неразрывно связана с хоботной системой. Появление ринхоцеля привело к тому, что парный (васкулярный) целом перестал играть значимую опорную функцию, а в дальнейшем полностью ее утратил. Мозг немертин оказался связанным с передней частью хоботной системы, а не с передней кишкой, как у других червей. Ротовое отверстие у большинства вооруженных немертин объединяется с ринхопорой. Формирование вооружения хобота привело к тому, что у гоплонемертин наблюдается переход от макрофагии к сукториальному питанию. Внутренние слои кожно-мышечного мешка, центральная продольная и внутренняя кольцевая мускулатуры, функционально связаны не столько со стенкой тела, сколько с ринхоцелем. По мере развития ринхоцельной мускулатуры происходит редукция центральной, а затем и внутренней кольцевой мускулатуры, которая у гетеро- и гоплонемертин трансформируется в дорсовентральную мускулатуру. У ряда вооруженных немертин изменения в расположении прецеребральной септы привели к расщеплению продольной мускулатуры стенки тела. С ринхоцелем связано возникновение дорсального кровеносного сосуда, а с ринходеумом – формирование комплекса головных желез. Поэтому следует согласиться с Мамкаевым (1991б) в том, что план строения немертин имеет ярко выраженный модульный характер, однако их морфологическим модулем является не глоточный, а хоботной аппарат.

Мы неоднократно обращали внимание на то, что эволюционные преобразования хоботного аппарата «отражают» преобразования стенки тела. Исходный тип строения стенки тела немертин включает 4 мышечных слоя – наружный кольцевой, диагональный, продольный и внутренний кольцевой. Аналогичные 4 слоя имеются в хоботе палеонемертин. У гетеронемертин и в стенке тела, и в хоботе появляется дополнительный слой продольной мускулатуры. У гоплонемертин нервная система максимально погружена как в стенку тела, так в хоботе. Хотя причины этих «параллелизмов» остаются неясными, можно предполагать существование какой-то связи между эволюционными преобразованиями стенки тела и хобота.

Наибольшее морфологическое разнообразие строения стенки тела (включая положение в ней мозга и боковых нервов) и кровеносной системы наблюдается у палеонемертин, что соответствует принципу наибольшей реализации морфологических спектров в архаичных группах (Мамкаев, 1991а, 2004). В то же время значительное морфологическое разнообразие хоботной, пищеварительной, выделительной и половой систем, присуще эволюционно продвинутым группам – гетеро- и гоплонемертинам.

В ходе сравнительно-морфологического анализа был рассмотрен комплекс признаков и состояний, которые потенциально могут быть использованы в таксономических и филогенетических построениях. Однако привлечь столь большое число признаков в таксономический анализ пока не представляется возможным, поскольку внутренняя морфология большинства немертин описана чрезвычайно кратко. Речь идет не о десятках, а сотнях видов, в том числе типовых. Даже подробные описания новых видов немертин зачастую не могут охватить весь спектр признаков. Многие детали строения ускользали от внимания исследователей или неверно трактовались. Так, только недавно стало ясно, что у

видов рода *Callinera* билатеральное строение одного из отделов хобота связано с наличием в нем своеобразного вооружения. Пример скептического отношения к предыдущим морфологическим исследованиям представляет американская школа немертинологов, которые нередко отказываются от использования в таксономических построениях структур, не обладающих достоверной надежностью. Трудоемкость в исследовании внутренней морфологии немертин, а также отсутствие или плохая сохранность типового материала большинства известных видов мешают критическому анализу всех признаков, используемых при выделении родов и более высоких таксонов.

Построение морфологических рядов – еще одна важная проблема современной немертинологии. Кропотливый сравнительный анализ материала был почти полностью замещен установлением полярности состояний в ходе количественного кладистического анализа. Между тем данный подход имеет очень скромную сравнительно-морфологическую базу и зачастую не позволяет установить происхождение тех или иных структур и органов. «Экономная» модель морфологической эволюции создает впечатление, что гомоплазии и реверсии у немертин распространены не более, чем в других группах животных (Sundberg, Svensson, 1994). Однако многие морфологические ряды демонстрируют «общий эволюционный тренд» и могут реализовываться многократно. К числу таких рефренов следует отнести редукцию церебральных органов, нефридиев, внутренней кольцевой мускулатуры стенки тела, уменьшение числа глаз, погружение нервной системы в мускулатуру стенки тела, расщепление продольной мускулатуры стенки тела, формирование ринхостомадеума, переплетение мускулатуры в стенке ринхоцеля и др. Не вызывает сомнения, что число гомоплазий и реверсий намного больше, но выявить их традиционными методами чрезвычайно сложно.

Очевидно, что «ларвальное» (ювенильное) состояние признака может сохраняться в результате педоморфоза, создавая иллюзию наличия плезиоморфии у эволюционно продвинутых форм. У всех личинок немертин кишечник даже после оседания лишен боковых карманов, как и у взрослых архи- и палеонемертин. В то же время боковых кишечных карманов нет и у ряда моностилиферных немертин с небольшими размерами тела, что, несомненно, вторично. Изучение морфогенеза и поиск рекапитуляций могут стать ключом в решении многих проблем, к которым прежде всего следует отнести исходное положение боковых нервных стволов у палеонемертин, формирование мускулатуры ринхоцеля, происхождение разных типов головных желез.

Ревизия системы немертин на основе морфологических признаков представляет собой чрезвычайно сложную задачу. Тем не менее необходимо учитывать, что молекулярные исследования в ближайшие 10 лет смогут охватить не более 20% известных видов, поэтому сравнительно-морфологические методы сохраняют свое значение. Количественный кладистический анализ немертин на базе большого числа морфологических признаков является не менее спекулятивным, чем качественный анализ на основе небольшого числа отобранных признаков. Выбор внешней группы, определение «базальных» состояний для надвидовых групп, отбор признаков и кодировка состояний, выбор базовых параметров для анализа остается субъективной процедурой, которая не лишена ошибок и заблуждений. Именно в этом, на наш взгляд, кроется причина столь быстрого разочарования в попытках реконструировать филогению немертин на основе

морфологических методов. Между тем очевидно то, что многие филогенетические гипотезы, выдвинутые морфологами, были подтверждены молекулярными методами. Более 100 лет назад Отто Бюргер обосновал, что губрехтииды являются наиболее близкой группой к гетеронемертинам, что нашло подтверждение в работах других авторов. Тем не менее попытки объединить губрехтиид и гетеронемертин в монофилетическую группу не находили поддержки вплоть до недавнего времени. К сожалению, все это стало прямым следствием того, что сравнительная морфология немертин, начав развиваться в первой половине XX в., оказалась нереализованной в дальнейших исследованиях.

Исключительная «типологичность» системы немертин особенно ярко проявилась на уровне семейств и родов. Само по себе это могло и не стать большой проблемой, если бы в системе немертин были последовательно реализованы лучшие традиции типологической систематики. Имеющихся у нас данных о морфологии немертин явно недостаточно для того, чтобы адекватно реконструировать филогенетические связи между отдельными группами. И дело здесь не в подходах, а в том неполном и противоречивом наборе признаков, которым приходится оперировать. Более тщательные исследования внутренней морфологии немертин часто выявляют те структуры, наличие которых ранее отрицалось. Это главная причина того, почему «интуитивный» подход в выявлении вероятных монофилетических групп на основе небольшого числа отобранных признаков может дать более адекватные результаты, чем компьютерный анализ, оперирующий большим числом признаков. Имея представления о направлении морфологического ряда, мы можем попытаться вычленить такие апоморфные состояния, которые окажутся надежными синапоморфиями. Нехватка новых надежных признаков ощущается в анализе морфологически однотипных групп, таких, как пелагические немертины, семейства *Amphiporidae*, *Tetrastemmatidae* и др.

Еще одна важнейшая проблема, связана с противоречиями между прямой и непрямой схемами реконструкции сегогенезов. Эти противоречия, часто трактуемые в пользу «объективности» непрямых реконструкций, можно сгладить, вводя в кладистический анализ гипотетического предка, но устранить их полностью невозможно. Ни одна компьютерная программа не может учитывать тех промежуточных состояний, которые могли существовать, но не представлены у современных видов. Формирование многих структур прошло через ряд этапов, которые могут быть выявлены в онтогенезе, но их нельзя реконструировать при помощи количественного кладистического анализа.

Очевидно, что во внутреннем строении немертин есть много структур, которые потенциально могут быть использованы в систематике этой группы. Увы, интерес к более глубокому исследованию морфологии немертин едва ли станет главным лейтмотивом современных филогенетических построений. В практику систематики все больше и больше входит выделение групп и установление новых таксонов на основе молекулярно-генетических данных, но без указания синапоморфий и без диагнозов. Однако даже при таком подходе сохраняется потребность в морфологических обоснованиях молекулярно-филогенетических построений.

ЛИТЕРАТУРА

- Беклемишев В.Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Т. 1. Проморфология. М.: Наука, 1964. 432 с.
- Беклемишев К.В. Соотношение морфологических осей и таксономическая близость основных групп первичноротых животных // Журн. общ. биол. 1970. Т. 31. С. 302–315.
- Белогуров О.И. Систематика, филогенетика, сравнительно-морфологический метод (методологические аспекты) // Философские основания исследования эволюции живой природы и человека (под ред. О.И. Белогурова и В.Ю. Верещагина). Владивосток: ДВГУ, 1990. С. 90–26.
- Беляев Е.А. Филогенетические связи семейства пядениц и его подсемейств (Lepidoptera: Geometridae). СПб. 2008. 238 с. (Чтения памяти Н.А. Холодковского. Вып. 60).
- Васильева Л.Н. Философия систематики // Философские основания исследования эволюции живой природы и человека / под ред. О.И. Белогурова, В.Ю. Верещагина. Владивосток: ДВГУ. 1990. С. 127–161.
- Давыдов К.Н. Курс эмбриологии беспозвоночных. Пб.; Киев, 1914. 502 с.
- Догель В.А. Сравнительная анатомия беспозвоночных. Ч. 2. Л.: Гос. Уч.-пед. изд. Наркомпроса РСФСР, 1940. 495 с.
- Догель В.А. Олигомеризация гомологичных органов как один из главных путей эволюции животных. Л.: Изд. ЛГУ, 1954. 368 с.
- Емельянов А.Ф. Филогения, классификация и система // Тр. ЗИН АН СССР. 1989. Т. 206. С. 152–168.
- Зайцева О.В., Маркосова Т.Г., Смирнов Р.В. Моноамин- и пептидсодержащие элементы в стенке тела и нервных стволах у немертин // Биол. моря. 2007. Т. 33. С. 291–298.
- Иванов А.В. Происхождение многоклеточных животных. Филогенетические очерки. Л.: Наука, 1968. 287 с.
- Иванов А.В. Проморфология и естественная система // Морфологические исследования животных. М.: Наука, 1985. С. 90–97.
- Иванов А.В. Вопрос о происхождении Bilateria // Современная эволюционная морфология. Киев: Наукова думка. 1991. С. 190–194.
- Иванов А.В., Мамкаев Ю.В. Ресничные черви (Turbellaria), их происхождение и эволюция. Филогенетические очерки. Л.: Наука, 1973. 221 с.
- Иванов А.В., Полянский Ю.И., Стрелков А.А. Большой практикум по зоологии беспозвоночных. Простейшие, губки, кишечнополостные, гребневики, плоские черви, немертины, круглые черви. М.: Высшая школа, 1981. 504 с.
- Иванова-Казас О.М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных (простейшие и низшие многоклеточные). Новосибирск: Наука, 1975. 372 с.
- Иванова-Казас О.М. Эволюционная эмбриология животных. СПб.: Наука, 1995. 565 с.
- Короткевич В.С. Пелагические немертины дальневосточных морей СССР // Определитель по фауне СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1955. № 58. 131 с.
- Короткевич В.С. О новом роде пелагических немертин из Антарктики // Зоол. журн. 1960. Т. 39, № 6. С. 838–841.
- Короткевич В.С. Пелагические немертины антарктических и умеренных вод Южного полушария // Исслед. фауны морей. 1964. Т. 2(10). С. 132–167.

- Короткевич В.С. К вопросу о филогении немертин // Отчетная научная сессия по итогам 1971 г. Тез. докл. ЗИН АН СССР. Л., 1972. С. 15–16.
- Короткевич В.С. К систематике немертин трибы *Pelagica* // Иссл. фауны морей. 1976. Т. 20(28). С. 13–19.
- Короткевич В.С. Немертины прибрежных вод Курильских островов // Фауна прибрежных зон Курильских островов. М.: Наука, 1977а. С. 49–124.
- Короткевич В.С. О двух новых видах *Lineus* (*Heteronemertini*) и происхождении двулопастного заднего конца тела у немертин // Исслед. фауны морей. 1977б. Т. 29. С. 22–38.
- Короткевич В.С. О новом роде и виде *Lineidae* (*Heteronemertini*) и происхождении хоботной и кровеносной систем немертин // Исслед. фауны морей. 1980. Т. 33. С. 29–41.
- Короткевич В.С. Новые и редкие виды немертин (*Nemertini*) с южного шельфа острова Сахалин // Исслед. фауны морей. 1982. Т. 37. С. 12–26.
- Короткевич В.С. О стилетах немертин и новом виде *Cratenemertes* (*Hoploneimertini*, *Amphiporidae*) из Антарктики // Антарктика (доклады комиссии). 1983. № 22. С. 137–143.
- Куликова В.И. Новый вид немертин рода *Carinina* (*Palaeonemertini*, *Tubulanidae*) из Белого моря // Зоол. журн. 1984. Т. 63. С. 1092–1095.
- Лебединский Я.Н. Наблюдения над историей развития немертин // Зап. Новорос. об-ва естествоиспыт. 1898. Т. 22. С. 1–124.
- Ливанов Н.А. Пути эволюции животного мира (анализ организации главнейших типов многоклеточных животных). М.: Советская наука, 1955. 399 с.
- Магарламов Т.Ю., Чернышев А.В. Ультратонкое строение эпидермиса личинок немертины *Quasitetrastemma stimpsoni* (Chernyshev, 1992) (*Hoploneimertea*) // Биол. моря. 2009. Т. 35. С. 22–28.
- Малахов В.В. Проблемы построения общей системы многоклеточных // Современная эволюционная морфология. Киев: Наукова думка, 1991. С. 195–213.
- Малахов В.В. Новые представления о происхождении *Bilateria* // Фундаментальные зоологические исследования. Теория и методы. М.-СПб.: КМК, 2004. С. 89–113.
- Мамкаев Ю.В. Методы и закономерности эволюционной морфологии // Современная эволюционная морфология. Киев: Наукова Думка, 1991а. С. 33–55.
- Мамкаев Ю.В. О морфологических основах системы плоских червей // Тр. ЗИН АН СССР. 1991б. Т. 241. С. 3–25
- Мамкаев Ю.В. Дарвинизм и номогенез // Фундаментальные зоологические исследования. Теория и методы. М.-СПб.: КМК, 2004. С. 114–143.
- Мамкаев Ю.В. Полости тела у плоских червей и гоноцельная теория целома // Эволюционные факторы формирования разнообразия животного мира. М.: КМК, 2005. С. 71–77.
- Маслакова В.В., Малахов С.А. Немертины отряда *Hoploneimertini* имеют скрытую личинку // Докл. РАН. 1999. Т. 366 (6). С. 849–852.
- Мюллер Г.И. Тип Немертины – *Nemertini* Siebold, 1845 // Определитель фауны Черного и Азовского морей. Т. 1. Киев: Наукова Думка. 1968. С. 84–110.
- Незлин Л.П. Золотой век сравнительной морфологии: лазерная сканирующая микроскопия и нейрогенез трохофорных животных // Онтогенез. 2010. Т. 41. С. 370–380.

- Павлинов И.Я. Введение в современную филогенетику (кладогенетический аспект). М.: КМК, 2005. 391 с.
- Песенко Ю.А. Метологический анализ систематики. I. Постановка проблемы, основные таксономические школы // Тр. ЗИН АН СССР. 1989. Т. 206. С. 8–119.
- Песенко Ю.А. Метологический анализ систематики. II. Филогенетические реконструкции как научные гипотезы // Тр. ЗИН АН СССР. 1991. Т. 234. С. 48–155.
- Райкова О.И. О филогенетическом значении ультраструктурных признаков турбеллярий // Тр. ЗИН АН СССР. 1991. Т. 241. С. 26–52.
- Реунов А.А., Чернышев А.В. Строение семенника и сперматогенез немертины *Tetrastemma nigrifrons* // Цитология. 1992. Т. 34, № 6. С. 13–20.
- Старобогатов Я.И. Брахиоцельная (гидроцельная) гипотеза происхождения целома // Тр. ЗИН АН СССР. 1983. Т. 109. С. 111–122.
- Старобогатов Я.И. Естественная система, искусственная система и некоторые принципы филогенетических и систематических исследований // Тр. ЗИН АН СССР. 1989. Т. 206. С. 191–222.
- Старобогатов Я.И. Принцип основных компонентов тела и филогенетические отношения типов целомических животных. Ч. 2. Уровни организации и филогения первичноротых // Зоол. журн. 2000. Т. 79, № 2. С. 131–140.
- Тимофеев Т.Е. Интересная находка в Черном море (Nemertina) // Дневник XI съезда русских естествоиспытателей в 1901 г. Петербург, 1902. С. 409.
- Ушаков П.В. К фауне немертин Белого моря // Исслед. рус. морей. 1926. Т. 3. С. 47–71.
- Федотов Д.М. Эволюция и филогения беспозвоночных животных. М.: Наука, 1966. 404 с.
- Чернышев А.В. *Tortus tokmakovae* sp. n. (Hoploneimertini, Emplectonematidae) из Японского моря // Зоол. журн. 1991а. Т. 70. С. 129–132.
- Чернышев А.В. Новый вид немертин рода *Zygonemertes* (Hoploneimertini, Amphiporidae) из залива Петра Великого // Биол. науки. 1991б. С. 46–49.
- Чернышев А.В. *Sacconemertopsis belogurovi* sp. n. (Hoploneimertini, Tetrastemmatidae) – новая солоноватоводная немертина из южного Приморья // Биол. науки. 1991в. № 5. С. 45–49.
- Чернышев А.В. *Tetrastemma commensalis* comb. n. и *Asteronemertes gibsoni* gen. et sp. n. (Hoploneimertini, Tetrastemmidae) – комменсалы морских звезд // Зоол. журн. 1991г. Т. 70. С. 34–39.
- Чернышев А.В. О названиях некоторых немертин // Зоол. журн. 1992а. Т. 71. С. 134–136.
- Чернышев А.В. Систематика и происхождение пелагических немертин семейства Armaueriidae (Nemertini, Polystilifera) // Вестн. зоол. 1992б. № 2. С. 3–10.
- Чернышев А.В. Новые сведения о систематике немертин семейства Cratenemertidae (Enopla, Monostilifera) // Вестн. зоол. 1993а. № 1. С. 72–75.
- Чернышев А.В. Обзор родов немертин, близких к *Oerstedia* (Monostilifera, Tetrastemmatidae) с описанием четырех новых видов // Зоол. журн. 1993б. Т. 72. С. 11–20.
- Чернышев А.В. *Ototyphlonemertes martynovi* sp. n. (Enopla, Ototyphlonemertidae) – новая интерстициальная немертина из Японского моря // Зоол. журн. 1993в. Т. 72. С. 5–8.

- Чернышев А.В. О высших таксонах немертин с обзором системы подкласса Anopla // Зоол. журн. 1995. Т. 74. С. 7–18.
- Чернышев А.В. Вооруженные немертины залива Петра Великого: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 1996. 27 с.
- Чернышев А.В. Новые данные об интерстициальных немертинах семейства Ototyphlonemertidae (Enopla, Monostilifera) Японского моря // Зоол. журн. 1998а. Т. 77. С. 266–269.
- Чернышев А.В. Новые моностилиферные немертины (Enopla, Monostilifera) из Японского моря // Зоол. журн. 1998б. Т. 77. С. 397–403.
- Чернышев А.В. Немертины рода *Tetrastemma* (Enopla, Monostilifera) дальневосточных морей России // Зоол. журн. 1998в. Т. 77. С. 995–1002.
- Чернышев А.В. Немертины рода *Antarctonemertes* (Enopla, Monostilifera) // Зоол. журн. 1999а. Т. 78. С. 939–948.
- Чернышев А.В. Немертины семейства Carinomidae (Nemertea, Anopla). 1. Описание *Carinoma uschakovi* sp. n. и *Statolitonemertes sachalinica* Korotkevitsch // Зоол. журн. 1999б. Т. 78. С. 1275–1283.
- Чернышев А.В. Немертины семейства Carinomidae (Nemertea, Anopla). 2. Происхождение и систематическое положение // Зоол. журн. 1999в. Т. 78. С. 1407–1416.
- Чернышев А.В. Происхождение и ранняя эволюция немертин // Биол. моря. 1999г. Т. 25. С. 174–175.
- Чернышев А.В. Личинки немертин семейства Ototyphlonemertidae (Enopla, Nemertea) в заливе Петра Великого (Японское море) // Биол. моря. 2000а. Т. 26. С. 50–52.
- Чернышев А.В. Питание и пищевое поведение немертины *Tortus tokmakovae* // Биол. моря. 2000б. Т. 26. С. 118–121.
- Чернышев А.В. Личинки невооруженных немертин в заливе Петра Великого // Биол. моря. 2001. Т. 27. С. 67–70.
- Чернышев А.В. Новый вид *Callinera zhirmunskii* sp.n. из вод тихоокеанского побережья Канады с обсуждением таксономического статуса семейства Callineridae // Биол. моря. 2002а. Т. 28. С. 143–146.
- Чернышев А.В. Описание нового вида рода *Poseidonemertes* (Nemertea, Monostilifera) с обоснованием семейства Poseidonemertidae // Зоол. журн. 2002б. Т. 81. С. 909–916.
- Чернышев А.В. *Ototyphlonemertes valentinae* sp. n. (Enopla, Ototyphlonemertidae) - интерстициальная немертина из Японского моря // Зоол. журн. 2003а. Т. 82. С. 868–871.
- Чернышев А.В. Новый вид рода *Hubrechtella* (Nemertea, Anopla) из Японского моря и обоснование семейства Hubrechtellidae // Биол. моря. 2003б. Т. 29. С. 368–370.
- Чернышев А.В. Система высших таксонов вооруженных немертин (Nemertea, Enopla) // Биол. моря. 2003в. Т. 29. С. 299–306.
- Чернышев А.В. Проблемы систематики гетеронемертин комплекса «*Lineus ruber*» (Nemertea, Anopla) // Зоол. журн. 2004а. Т. 83. С. 788–794.
- Чернышев А.В. Немертины (Nemertea) // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 6. Моллюски, полихеты, немертины. СПб.: Наука, 2004б. С. 507–513.

- Чернышев А.В. Система семейств вооруженных немертин отряда Eumonostilifera (Nemertea: Enopla) // Биол. моря. 2005. Т. 31. С. 159–165.
- Чернышев А.В. О двух формах личинок немертин группы «*Pilidium gyrans*» из тихоокеанских вод Юго-Восточной Азии // Биол. моря. 2006. Т. 32. С. 443–444.
- Чернышев А.В. Немертины рода *Ototyphlonemertes* (Enopla, Ototyphlonemertidae) из залива Ванфонг (Южный Вьетнам) // Биол. моря. 2007. Т. 33. С. 232–235.
- Чернышев А.В. Личиночное развитие немертин рода *QuasitetraSTEMMA* (Nemertea, Monostilifera) // Биол. моря. 2008. Т. 34. С. 301–304.
- Чернышев А.В. Эволюционная «гонка вооружений» у немертин // Природа. 2009. № 2. С. 55–62.
- Чернышев А.В. Новая форма личинок из группы «*pilidium auriculatum*» (Nemertea) из Южно-Китайского моря // Биол. моря. 2011. Т. 37. С. 66–68.
- Чернышев А.В., Магарламов Т.Ю. Первые данные о нервной системе личинок вооруженных немертин (Nemertea, Hoplonemertea) // Докл. РАН. 2010. Т. 430 (4). С. 571–573.
- Чернышев А.В., Миничев Ю.С. Первая находка сегментированных немертин рода *Annulonemertes* (Nemertea, Enopla) в Арктике // Биол. моря. 2004. Т. 30. С. 152–153.
- Шмидт Г.А. Исследования по сравнительной эмбриологии немертин // Изв. АН СССР, сер. биол. 1940. С. 884–905.
- Шмидт Г.А. Изменение экологических отношений у взрослых особей и эволюция эмбриогенеза на примере *Lineus desori* и *L. ruber* // Зоол. журн. 1962. Т. 41. С. 162–193.
- Anadon N., Bitar G. On the anatomy of *Oerstedia vittata* Hubrecht, 1879 (Nemertea, Enopla, Monostiliferoidea) from the Moroccan coasts // Bull. Soc. Zool. France. 1992. V. 117. P. 383–391.
- Ax P. Multicellular animals: a new approach to the phylogenetic order in nature. V. I. Berlin: Springer-Verlag, 1996. 225 p.
- Balavoine G., Adoutte A. The segmented Urbilateria: a testable scenario // Integr. Comp. Biol. 2003. V. 43. P. 137–147.
- Bartolomaeus T. Ultrastructure and development of the protonephridia of *Lineus viridis* (Nemertini) // Microfauna Marina. 1985. V. 2. P. 61–83.
- Bartolomaeus T., von Döhren J. Comparative morphology and evolution of the nephridia in Nemertea // J. Nat. Hist. 2010. V. 44. P. 2255–2286.
- Bartolomaeus T., Maslakova S.A., von Döhren J. Head kidneys in the planuliform larvae of palaeonemertea // 7th International Conference on Nemertean Biology. Santa Barbara, CA USA, 29 June – 3 July, Abstracts. 2009. 2009. P. 3.
- Berg G. Taxonomy of *Amphiporus lactiflores* (Johnston, 1828) and *Amphiporus dissimulans* Riches, 1893 (Nemertini, Hoplonemertini) // Astarte 1972a. V. 5. P. 19–26.
- Berg G. Studies on *Nipponnemertes* Friedrich, 1968 (Nemertini, Hoplonemertini). I. Redescription of *Nipponnemertes pulcher* (Johnston, 1837) with special reference to intraspecific variation of the taxonomical characters // Zool. Scripta. 1972b. V. 1. P. 211–225.

- Berg G. Redescription of *Zygonemertes algensis* (Bürger, 1895) (Nemertini, Hoplonemertini) from the Mediterranean sea // Pubblicazioni della Stazione zoologica di Napoli. 1976. V. 40. P. 11–18.
- Berg G. *Annulonemertes* gen. nov., a new segmented hoplonemertean // The origins and relationships of lower invertebrates. Oxford: Clarendon, 1985. P. 200–209.
- Berg G., Gibson R. A redescription of *Nemertoscolex parasiticus* Greeff, 1879, an apparently endoparasitic heteronemertean from the coelomic fluid of the echiuroid *Echiurus echiurus* (Pallas) // J. Nat. Hist. 1996. V. 30. P. 163–173.
- Bergendal D. Bör ordningen Palaeonemertini Hubrecht uppdelas i tvänne ordningar Protonemertini och Mesonemertini? // Öfvers. Vet.-Akad. Förh. Stockholm. 1900a. Bd 57, N 6. P. 721–742.
- Bergendal D. Studier öfver Nemertiner. I. *Callinera bürgeri* Bergendal, en representant för ett afvikande slägte bland Paläonemertinerna // Acta Univ. Lund. 1900b. V. 36. P. 1–47.
- Bergendal D. Studier öfver Nemertiner. I. *Callinera bürgeri* Bergendal, en representant för ett afvikande slägte bland Paläonemertinerna // Acta Univ. Lund. 1901. Bd 37. P. 49–116.
- Bergendal D. Studien über Nemertinen. II. *Valencinura bahusiensis* Bgdl. Ein Beitrag zur Anatomie und Systematik der Heteronemertinen // Acta Univ. Lund. 1902. Bd 38. P. 1–104.
- Bergendal D. Bemerkungen über einige Angaben, den Bau des Kopfes einiger Heteronemertinen betreffend // Zool. Anz. 1903a. Bd 26. S. 254–257.
- Bergendal D. Studien über Nemertinen. III. Beobachtungen über den bau von *Carinoma* Oudemans nebst Beiträgen zur Systematik der Nemertinen // Acta Univ. Lund. 1903b. Bd 39. P. 1–86.
- Brinkmann A. *Bathynectes murrayii* n. gen. n. sp. Eine neue bathypelagische Nemertine mit äusseren männlichen Genitalien // Bergens mus. årbog. 1912. N. 9. S. 1–9.
- Brinkmann A. *Uniporus*, ein neues Genus der Familie Drepanophoridae Verrill // Bergens mus. årbog. 1914–1915. N. 6. S. 1–29.
- Brinkmann A. Pelagic nemerteans from the 'Michael Sars' North Atlantic deep-sea expedition 1910 // Rep. scient. Results Michael Sars N. Atlant. deep Sea Exped. 1917a. V. 3. P. 1–18.
- Brinkmann A. Die pelagischen Nemertinen // Bergens Mus. Skr. 1917b. Bd 3, N 1. S. 1–194.
- Bürger O. Untersuchungen über die Anatomie und Histologie der Nemertinen nebst Beiträgen zur Systematik // Zeitschr. Wissenschaft. Zool. 1890. Bd 50. S. 1–277.
- Bürger O. Zur Systematik der Nemertinenfauna des Golfs von Neapel // Nachr. König. Gesellsch. Wissen. Georg-Augusts-Univer. Göttingen. 1892. S. 137–178.
- Bürger O. Die Nemertinen des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeres-Abschnitte. Fauna und Flora des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. Bd 22. 1895. 743 S.
- Bürger O. Nemertini. Das Tierreich. Bd 20. 1904. 151 S.
- Bürger O. Nemertini (Schnurwürmer) / H. G. Bronn (ed.) Klassen und Ordnungen des Tier-Reichs, Bd 4, Suppl., Leipzig: C. F. Winter, 1897–1907. 542 S.

- Cantell C.-E. Some developmental stages of the peculiar nemertean larva pilidium recurvatum Fewkes from the Gullmarfjord (Sweden) // Arkiv Zool. 1966. Bd 19, N 5. P. 143–147.
- Cantell C.-E. Morphology, development, and biology of the pilidium larvae (Nemertini) from the Swedish west coast // Zoologiska bidrag från Uppsala. 1969. Bd 38. P. 61–111.
- Cantell C.-E. The anatomy of *Oxypolella bergendali* sp. n., a new nemertine from the west coast of Sweden // Zool. Scripta. 1972. V. 1. P. 79–84.
- Cantell C.-E. Anatomy, taxonomy, and biology of some Scandinavian heteronemertines of the genera *Lineus*, *Micrura*, and *Cerebratulus* // Sarsia. 1975. V. 58. P. 89–122.
- Cantell C.-E. *Praealbonemertes whangateaunienses* n. gen. and n. sp., a new heteronemertean from New Zealand // N.Z.J. Zool. 1993. V. 20. P. 63–70.
- Cantell C.-E. 1996. Redescription of *Leucocephalonemertes aurantiaca* (Grube, 1855) (Nemertini) n. gen. from the Mediterranean // Ophelia. 1996. V. 45. P. 115–125.
- Cantell C.-E. The anatomy and taxonomy of *Amorphonemertes kubergensis* gen. et sp. nov. (Nemertini) from the Tromsø area (Norway) // Sarsia. 1998. V. 83. P. 293–300.
- Cantell C.-E. On the anatomy and taxonomy of *Tubulanus lutescens* n. sp. (Nemertini) from the West coast of Sweden // Ophelia. 2001. V. 54. P. 213–221.
- Cantell C.-E. On the anatomy of a new species of *Oxypolella* (Nemertini) and further notes on *Oxypolella bergendali* Cantell, 1975 // J. Nat. History. 2005. V. 39, N 2. P. 123–132.
- Cedhagen T., Sundberg P. A previously unrecognized report of a nemertean in the literature // Arch. Nat. Hist. 1986. V. 13. P. 7–8.
- Chen H., Strand M., Norenburg J.L., Sun S., Kajihara H., Chernyshev A.V., Maslakova S.A., Sundberg P. Statistical parsimony networks and species assemblages in cephalotrichid Nemerteans (Nemertea) // PLoS One. 2010. V.5 (9). e12885.
- Chernyshev A.V. On the genus *Gurjanovella* Uschakov, 1926 (Nemertea, Enopla) // Zoosyst. Rossica. 1998. V. 7, N 1. P. 9–11.
- Chernyshev A.V. A new species of *Tetrastemma* from the Sea of Japan and redescription of *Tetrastemma laminariae* Uschakov, 1928 (Nemertea: Tetrastemmatidae) // Zoosyst. Rossica. 2003. V. 12, N 1. P. 19–22.
- Chernyshev A.V. Two new genera of nemertean worms of the family Tetrastemmatidae (Nemertea: Monostilifera) // Zoosyst. Rossica. 2004. V. 12, N 2. P. 151–156.
- Chernyshev A.V. Redescription of *Korotkevitschia pelagica* (Korotkevitsch, 1961) (Enopla: Hoplonemertea: Cratenemertea), a pelagic nemertean from Antarctica // Zootaxa. 2005. V. 862. P. 1–14.
- Chernyshev A.V. Fauna of nemerteans of Amursky Bay and the adjacent areas // Ecological studies and state of the ecosystem of Amursky Bay and estuarine zone of the Razdolnaya river. Vladivostok: Dalnauka, 2008. P. 267–278.
- Chernyshev A.V. CLSM analysis of the phalloidin-labeled musculature in nemerteans // J. Nat. Hist. 2010. V. 44. P. 2287–2302.
- Chernyshev A.V., Astakhova A.A. Reproductive biology and taxonomy of nemerteans // German-Russian Workshop «Future visions». ANDEEP-SYSTCO in the South Atlantic Ocean on the Functional Biodiversity and Ecology of Abyssal

- Key Species with focus on the Isopoda (Crustacea: Malacostraca). Vladivostok, 24–30 September 2007: Program & Abstracts. Vladivostok, 2007. P. 25.
- Chernyshev A.V., Chaban E.M. Types of the pelagic nemerteans in the Zoological Institute, St. Petersburg (Nemertea: Enopla) // *Zoosyst. Rossica*. 2005. V. 13, N 2. P. 151–156.
- Chernyshev A.V., Maslakova S.A. Phylum Nemertea // Illustrated keys to free-living invertebrates of Eurasian Arctic seas and adjacent deep waters. Vol. 2. Nemertea, Cephalorhyncha, Oligochaeta, Hirudinida, Pogonophora, Echiura, Sipuncula, Phoronida, and Brachiopoda. 2011. Alaska Sea Grant, University of Alaska Fairbanks: Fairbanks. P. 3–21.
- Chernyshev A.V., Timoshkin O.A., Kawakatsu M. *Prostoma ohmiense* sp. n., a new species of freshwater nemertean from Lake Biwa-ko, central Japan, with special reference to the taxonomy and distribution of the genus *Prostoma* Dugès, 1828 // *Bull. Fuji Women's College*. 1998. N 36, ser. 2. P. 51–66.
- Clark R.B. Dynamics in metazoan evolution. Oxford, 1964. 313 p.
- Coe W.R. On the development of the pilidium of certain nemerteans // *Trans. Connecticut Acad. Arts Sci.* 1899. V. 10. P. 235–262.
- Coe W.R. Papers from the Harriman Alaska Expedition. XX. The nemerteans // *Proc. Wash. Acad. Sci.* 1901. V. 3. P. 1–110.
- Coe W.R. Nemerteans of the Pacific coast of North America. Pt II. // *Harriman Alaska Series*. 1904. V. 11. P. 111–220.
- Coe W.R. Nemerteans of the west and northwest coasts of America // *Bull. Mus. Comp. Zool. Harv.* 1905. V. 47. P. 1–318.
- Coe W.R. The pelagic nemerteans // *Mem. Mus. Comp. Zool. Harv.* 1926. V. 49. P. 1–244.
- Coe W.R. The excretory organs of terrestrial nemerteans // *Biol. Bull. Mar. Biol. Lab., Woods Hole*. 1929. V. 56. P. 306–311.
- Coe W.R. The peculiar nephridia of the nemerteans of the genus *Cephalothrix* // *Zool. Anz.* 1930. Bd 89. S. 103–108.
- Coe W.R. Plankton of the Bermuda Oceanographic Expeditions. VI. Bathypelagic nemerteans taken in the years 1929, 1930 and 1931 // *Zoologica, N.Y.* 1936. V. 21. P. 97–113.
- Coe W.R. A new genus and species of Hoplonemertea having differential bipolar sexuality // *Zool. Anz.* 1938. Bd 124. S. 220–224.
- Coe W.R. Revision of the nemertean fauna of the Pacific coasts of North, Central, and northern South America // *Allan Hancock Pacif. Exped.* 1940. V. 2. P. 247–322.
- Coe W.R. Biology of the nemerteans of the Atlantic coast of North America // *Trans. Conn. Acad. Arts Sci.* 1943. V. 35. P. 129–328.
- Coe W.R. Plankton of the Bermuda Oceanographic Expeditions. XI. Bathypelagic nemerteans of the Bermuda area and other parts of the North and South Atlantic oceans, with evidence as to their means of dispersal // *Zoologica, N.Y.* 1945. V. 30. P. 145–168.
- Coe W.R. Bathypelagic nemerteans of the Pacific Ocean // *Bull. Scripps Inst. Oceanogr.* 1954. V. 6. P. 225–285.
- Corrêa D.D. Nemertinos do litoral Brasileiro // *Bol. Fac. Filos. Cienc. Univ. S. Paulo*. 1954. V. 19. P. 1–122.
- Corrêa D.D. Estudo de nemertinos Mediterraneos (Palaeo e Heteronemertini) // *Anais Acad. Bras. Cienc.* 1956. V. 28. P. 195–214.

- Corrêa D.D. Nemertinos do litoral Brasileiro (VII) // Anais Acad. Bras. Cienc. 1958. V. 29. P. 441–455.
- Corrêa D.D. A new hermaphroditic nemertean // Anais Acad. Bras. Cienc. 1966. V. 38. P. 365–369.
- Crandall F.B. Major characters and enoplan systematics // Hydrobiologia. 1993. V. 266. P. 115–140.
- Crandall F.B. A cladistic view of the Monostilifera (Hoplonemertea) with interwoven rhynchocoel musculature: a preliminary assessment // Hydrobiologia. 2001. V. 456. P. 87–110.
- Crandall F.B. Morphological adaptations of the Cratenemertidae (Nemertea, Enopla, Hoplonemertea) to the epipelagic habitat and lifestyle // J. Nat. History. 2006. V. 40, N 15-16. P. 981–997.
- Crandall F.B. A new family of the Hoplonemertea: *Cinclidonemertes mooreae* fam., gen. et sp. nov. (Nemertea: Hoplonemertea) // J. Nat. Hist. 2010. V. 44. P. 2411–2424.
- Crandall F.B., Gibson R. A second genus of pelagic Cratenemertidae (Nemertea, Hoplonemertea) // Hydrobiologia. 1998. V. 365. P. 173–198.
- Crandall F.B., Norenburg J.L., Chernyshev A.V., Maslakova S.A., Schwartz M.L., Kajihara H. Checklist of the Nemertean Fauna of Japan and Northeastern Asia / National Museum of Natural History. Washington, 2002. 43 p.
- Crandall F.B., Norenburg J.L., Gibson R. Gonadogenesis, embryogenesis, and unusual oocyte origin in *Notogaeanemertes folzae* Riser, 1988 (Nemertea, Hoplonemertea) // Hydrobiologia. 1998. V. 365. P. 93–107.
- Cowey J.B. The structure and function of the basement membrane muscle system in *Amphiporus lactifloreus* (Nemertea) // Q. J. Microscop. Sci. 1952. V. 93. P. 1–15.
- Cuvier C. Le règne animal distribué d'après son organisation, pour servir de base à l'histoire naturelle des animaux et d'introduction à l'anatomie comparée. V. 4, Les zoophytes, les tables, et les planches. Paris: A. Bolin, 1817. 255 p.
- Dawydoff C. Une Métanémerle nouvelle, appartenant à un groupe purement marin, provenant du Grand Lac du Cambodge // Comp. rend. hebdomad. Séances l'Acad. Sci., Paris. 1937. V. 204. P. 804–806.
- Dieck G. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Nemertinen // Jen. Z. Naturwiss. 1874. V. 8. P. 500–521.
- Ehlers U. Das Phylogenetische System der Plathelminthes. Stuttgart, New York: Gustav Fischer, 1985. 317 S.
- Egan E.A., Anderson D.T. The reproduction of the entozoic nemertean *Gononemertes australiensis* Gibson (Nemertea: Hoplonemertea: Monostylifera) – gonads, gametes, embryonic development and larval development // Austral. J. Mar. Fresh. Res. 1979. V. 30. P. 661–681.
- Envall M. *Ototyphlonemertes corrae* sp. nov. and a redescription of *O. duplex* (Nemertea: Monostilifera: Ototyphlonemertidae), with a phylogenetic consideration of the genus // J. Zool. (London). 1996. V. 238, N 2. P. 253–277.
- Envall M. General problems in estimating nemertean relationships on ribosomal sequence data – an example using six monostiliferous species and mitochondrial 16S rDNA // Hydrobiologia 1998. V. 365. P. 19–31.

- Envall M., Norenburg J.L. Morphology and systematics in mesopsammic nemerteans of the genus *Ototyphlonemertes* (Nemertea, Hoplonemertea, Ototyphlonemertiidae) // *Hydrobiologia*. 2001. V. 456. P. 145–163.
- Envall M., Sundberg P. Intraspecific variation in nemerteans (Nemertea): synonymization of the genera *Paroerstedtia* and *Oerstedtiella* with *Oerstedtia* // *J. Zool.* (London). 1993. V. 230, N 2. P. 293–318.
- Envall M., Sundberg P. Phylogenetic relationships and genetic distances between some monostiliferous interstitial nemerteans (*Ototyphlonemertes*, *Hoplonemertea*, *Nemertea*) indicated from the 16S rRNA gene // *Zool. J. Linn. Soc.* 1998. V. 123, N 2. P. 105–115.
- Ferraris J.D. Histological study of cephalic glands in selected Nemertina // *Trans. Am. microsc. Soc.* 1979. V. 98. P. 437–446.
- Friedrich H. Studien zur Morphologie, Systematik und Ökologie der Nemertinen der Kieler Bucht // *Arch. Naturgesch.* 1935. Bd 4. S. 293–375.
- Friedrich H. Einige Bemerkungen zur Anatomie von *Tubulanus borealis* n. sp., einer neuen Paläonemertine aus der Nordsee // *Zool. Anz.* 1936. Bd 116. S. 101–108.
- Friedrich H. *Atyponemertes korscheltii* n. gen. n. spec., ein abweichender Hoplonemertinentypus aus der Nordsee // *Zool. Anz.* 1938. Bd 124. S. 22–30.
- Friedrich H. Beiträge zu einer Synopsis der Gattungen der Nemertini monostilifera nebst Bestimmungsschlüssel // *Zeitschr. wiss. Zool.* 1955. Bd 158. S. 133–192.
- Friedrich H. Zur Morphologie des Vorderdarmes der monostiliferen Hoplonemertinen // *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh.* 1956. Bd 4. S. 45–53.
- Friedrich H. Nemertini // *Zoology of Iceland*. 1958. V. 2 (part 18). P. 1–18.
- Friedrich H. Bemerkungen über die Gattung *Micrura* Ehrenberg 1831 und zur Klassifikation der Heteronemertinen nebst vorläufigem Bestimmungsschlüssel // *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh.* 1960a. Bd 7. S. 48–62.
- Friedrich H. Ergänzende untersuchungen über die Heteronemertinen Islands // *Vidensk. Meddr dansk naturh. Foren.* 1960b. Bd 123. S. 257–270.
- Friedrich H. *Sagaminemertes*, eine bemerkenswerte neue Gattung der Hoplonemertinen und ihre systematische Stellung // *Zool. Anz.* 1968. Bd 180. S. 33–36.
- Friedrich H. Nemertinen aus Chile // *Sarsia*. 1970. V. 40. P. 1–80.
- Friedrich H. Nemertini / F. Seidel (hrsg.), *Morphogenese der Tiere*. Bd 3, D5-1. Jena: Gustav Fischer, 1979. 136 S.
- Gerner L. Nemertinen der Gattungen *Cephalothrix* und *Ototyphlonemertes* aus dem marinen Mesopsammal // *Helgol. wiss. Meeresunt.* 1969. Bd 19. S. 68–110.
- Gibson R. The nutrition of *Paranemertes peregrina* (Rhynchocoela: Hoplonemertea). II. Observations on the structure of the gut and proboscis, site and sequence of digestion, and food reserves // *Biol. Bull. Mar. Biol. Lab., Woods Hole*. 1970. V. 139. P. 92–106.
- Gibson R. Nemerteans. London: Hutchinson, 1972. 224 p.
- Gibson R. A new littoral hoplonemertean (*Divanella evelinae* gen. et sp. nov.) from the coast of Brazil // *Bull. Mar. Sci.* 1973. V. 23. P. 793–810.
- Gibson R. A new species of commensal hoplonemertean from Australia // *Zool. J. Linn. Soc.* 1974. V. 55. P. 247–266.
- Gibson R. Nemerteans of the Great Barrier Reef. 1. Anopla Palaeonemertea // *Zool. J. Linn. Soc.* 1979a. V. 65. P. 305–337.

- Gibson R. Nemerteans of the Great Barrier Reef. 2. Anopla Heteronemertea (Baseodiscidae) // Zool. J. Linn. Soc. 1979b. V. 66. P. 137–160.
- Gibson R. Nemerteans of the Great Barrier Reef. 3. Anopla Heteronemertea (Lineidae) // Zool. J. Linn. Soc. 1981a. V. 71. P. 171–235.
- Gibson R. Nemerteans of the Great Barrier Reef. 4. Anopla Heteronemertea (Valenciniidae) // Zool. J. Linn. Soc. 1981b. V. 72. P. 165–174.
- Gibson R. Nemertea / S.P. Parker (ed.). Synopsis and classification of living organisms. V. 1. P. N.Y.: McGraw-Hill, 1982a. P. 823–846.
- Gibson R. Nemerteans of the Great Barrier Reef. 5. Enopla Hoplonemertea (Monostilifera) // Zool. J. Linn. Soc. 1982b. V. 75. P. 269–296.
- Gibson R. Nemerteans of the Great Barrier Reef. 6. Enopla Hoplonemertea (Polystilifera: Reptantia) // Zool. J. Linn. Soc. 1983. V. 78. P. 73–104.
- Gibson R. Antarctic nemerteans: Heteronemertea – descriptions of new taxa, reappraisals of the systematic status of existing species and a key to the heteronemerteans recorded south of latitude 50° S // Zool. J. Linn. Soc. 1985a. V. 83. P. 95–227.
- Gibson R. The need for a standard approach to taxonomic descriptions of nemerteans // Am. Zool. 1985b. V. 25. P. 5–14.
- Gibson R. Redescription and taxonomic reappraisal of *Nemertopsis actinophila* Bürger, 1904 (Nemertea: Hoplonemertea: Monostilifera) // Bull. Mar. Sci. 1986. V. 39. P. 42–60.
- Gibson R. Evolutionary relationships between mono- and polystiliferous hoplonemerteans *Nipponnemertes* (Cratenemertidae), a 'missing link' genus? // Hydrobiologia. 1988a. V. 156. P. 61–74.
- Gibson R. A new species of marine nemertean from Anglesey, North Wales, with a discussion of the genus *Paroerstedtia* Friedrich, 1955 // J. Nat. Hist. 1988b. V. 22. P. 733–745.
- Gibson R. The macrobenthic nemertean fauna of Hong Kong / B. Morton (ed.). Proceedings of the second international marine biological workshop: the marine flora and fauna of Hong Kong and southern China, Hong Kong, 1986. V.1. Hong Kong: University Press, 1990a. P. 33–212.
- Gibson R. The macrobenthic nemertean fauna of the Albany region, Western Australia / F.E. Wells, D.I. Walker, H. Kirkman, R. Lethbridge (eds). Proceedings of the third international marine biological workshop: the marine flora and fauna of Albany, Western Australia. V. 1. Perth: Western Australian Museum. 1990b. P. 89–194.
- Gibson R. Classification of the Nemertea Enopla: response to Sundberg's critique and cladistic analysis // Zool. Scr. 1990c. V. 19. P. 141–142.
- Gibson R. Nemerteans // Synopses of the British Fauna (New Series) / Barnes R.S.K. (ed.), Crothers J.H. Shrewsbury: FSC, 1994. N 24. 224 p.
- Gibson R. Nemertean genera and species of the world: an annotated checklist of original names and description citations, synonyms, current taxonomic status, habitats and recorded zoogeographic distribution // J. Nat. Hist. 1995. V. 29(2). P. 271–561.
- Gibson R. The invertebrate fauna of New Zealand: Nemertea (ribbon worms) // NIWA Biodiversity Memoir. 2002. V. 118. P. 1–85.
- Gibson R., Crandall F.B. The genus *Amphiporus* Ehrenberg (Nemertea, Enopla, Monostiliferoidea) // Zool. Scr. 1989. V. 18. P. 453–470.

- Gibson R., Crandall F.B. *Amphiporus* Ehrenberg, 1831 (Nemertea): proposed designation of *Planaria lactiflorea* Johnston, 1828 as the type species // Bull. Zool. Nom. 1991. V. 48. P. 22–24.
- Gibson R., Moore J. Freshwater nemerteans // Zool. J. Linn. Soc. 1976. V. 58. P. 177–218.
- Gibson R., Moore J. The genus *Prosorhochmus* Keferstein, 1862 (Hoploneurtea) // J. Zool., Lond. 1985. V. 206A. P. 145–162.
- Gibson R., Sánchez M., Méndez M. A new species of *Procephalothrix* (Nemertea, Anopla, Archinemersea) from Chile // J. Nat. Hist. 1990. V. 24. P. 277–287.
- Gibson R., Sundberg P. Three new nemerteans from Hong Kong / B. Morton (ed.). The marine flora and fauna of Hong Kong and southern China III, V. 1. Hong Kong: University Press, 1992. P. 97–129.
- Gibson R., Sundberg P. Six new species of palaeonemerteans (Nemertea) from Hong Kong // Zool. J. Linn. Soc. 1999. V. 125. P. 151–196.
- Gibson R., Sundberg P. Some nemerteans (Nemertea) from Queensland and the Great Barrier Reef, Australia // Zool. Scripta. 2001. V. 18, N 9. P. 1259–1273.
- Gibson R., Sundberg P. Some heteronemerteans (Nemertea) from the Solomon Islands // J. Nat. Hist. 2002. V. 36, N 15. P. 1785–1804.
- Gibson R., Wang H.-Z. A new genus and species of freshwater monostiliferous hoplonemertean (Nemertea, Enopla) from the People's Republic of China // Hydrobiologia. 2002. V. 489. P. 185–196.
- Giribet G., Distel D.L., Polz M., Sterrer W., Wheeler W.C. Triploblastic relationships with emphasis on the Acoelomates and the position of Gnathostomulida, Cycliophora, Plathelminthes, and Chaetognatha: a combined approach of 18S rDNA sequences and morphology // Syst. Biol. 2001. V. 49, N 3. P. 539–562
- Giribet G., Dunn C.W., Edgecombe G.D., Hejnol A., Martindale M.Q., Rouse G.W. Assembling the spiralian tree of life // Animal evolution: genes, genomes, fossils and trees / M.J. Telford, Littlewood D.T.J. (eds). Oxford University Press, 2009. P. 52–64.
- Hammarsten O.D. Beitrag zur Embryonalentwicklung der *Malacobdella grossa* (Müll.). Inaugural Dissertation. Uppsala: Almqvist, Wiksells, 1918. 95 S.
- Härlin M. Tree-thinking and nemertean systematics, with a systematization of the Eurentantia // Hydrobiologia. 1998. V. 365. P. 33–46.
- Härlin M., Härlin C. Phylogeny of the eurentantic nemerteans revisited // Zool. Scripta. 2001. V. 30, N 1. P. 49–58.
- Härlin M., Sundberg P. Cladistic analysis of the eurentantic nemerteans (Nemertea: Hoplonemertea) // Invertebrate Taxonomy. 1995. V. 9, N 6. P. 1211–1229.
- Haszprunar G. The Mollusca: coelomate turbellarians or mesenchymate annelids? // Origin and evolutionary radiation of the Mollusca / Taylor J.D. (ed.) Oxford University Press, 1995. P. 1–28.
- Hejnol A., Martindale M.Q. Acoel development supports a simple planula-like urbilaterian // Phil. Trans. R. Soc. B. 2008. V. 363. P. 1493–1501.
- Hejnol A., Obst M., Stamatakis A., Ott M., Rouse G.W., Edgecombe G.D., Martinez P., Baguna J., Bailly X., Jondelius U., Wiens M., Mueller W.E.G., Seaver E., Wheeler W.C., Martindale M. Q., Giribet G., Dunn C.W. Assessing the root of bilaterian animals with scalable phylogenomic methods // Proc. R. Soc. B. 2009. V. 276. P. 4261–4270.

- Henry J.J., Martindale M.Q. 1998. Conservation of the spiralian developmental program: cell lineage of the nemertean, *Cerebratulus lacteus* // Dev. Biol. 1998. V. 201. P. 253–269.
- Hiebert L.S., Gavelis G.S., von Dassow G., Maslakova S.A. Five invaginations and shedding of the larval epidermis during development of the hoplonemertean *Pantionemertes californiensis* // J. Nat. Hist. 2010. V. 44. P. 2331–2347.
- Hubrecht A.A.W. The genera of European nemerteans critically revised, with description of several new species // Notes Leyden Mus. 1879. V. 1. P. 193–232.
- Hubrecht A.A.W. Report on the Nemertea collected by H.M.S. Challenger during the years 1873-76 // Rep. scient. Res. H.M.S. Challenger 1873–76, Zool. 1887. V. 19. P. 1–150.
- Humes A.G. The morphology, taxonomy, and bionomics of the nemertean genus *Carcinonemertes* // Illinois biol. Monogr. 1942. V. 18. P. 1–105.
- Hylbom R. Studies on palaeonemerteans of the Gullmar Fiord area (west coast of Sweden) // Ark. Zool., Ser. 2. 1957. V. 10. P. 539–582.
- Hyman L.H. The invertebrates. V. II: Platyhelminthes and Rhynchocoela. The acoelomate Bilateria. N.Y.; Toronto; London, 1951. 550 p.
- Iwata F. Nemertini from the coasts of Kyusyu // J. Fac. Sci. Hokkaido Univ., Ser. 6, Zool. 1952. V. 11. P. 126–148.
- Iwata F. The fauna of Akkeshi Bay. XX. Nemertini in Hokkaido // J. Fac. Sci. Hokkaido Univ., Ser. 6, Zool. 1954. V. 12. P. 1–39.
- Iwata F. Nemerteans from Sagami Bay // Publ. Akkeshi Mar. Biol. Stat. 1957. N. 7. P. 1–31.
- Iwata F. On the development of the nemertean *Micrura akkeshiensis* // Embryologia. 1958. V. 4. P. 103–131.
- Iwata F. Studies on the comparative embryology of nemerteans with special reference to their interrelationships // Publ. Akkeshi Mar. Biol. Stat. 1960. N 10. P. 1–51.
- Iwata F. *Uchidana parasita* nov. gen. et nov. sp., a new parasitic nemertean from Japan with peculiar morphological characters // Zool. Anz. 1967. Bd 178. S. 122–136.
- Iwata F. On the brackish water nemerteans from Japan, provided with special circulatory and nephridial organs useful for osmoregulation // Zool. Anz. 1970. Bd 184. S. 133–154.
- Iwata F. Foregut formation of the nemerteans and its role in nemertean systematics // Am. Zool. 1985. V. 25. P. 23–36.
- Iwata F. On the hoplonemertean *Sagaminemertes nagaiensis* (Iwata, 1957), with consideration of its systematics // Hydrobiologia. 1988. V. 156. P. 115–124.
- Iwata F. *Paralineopsis taki* gen. et sp. nov., a littoral heteronemertean from Japan, provided with special proboscideal, circulatory and sensory organs of significance to nemertean systematics // Hydrobiologia. 1993. V. 266. P. 185–201.
- Iwata F. On the hoplonemertean, *Kameginemertes parmiornatus* (Iwata, 1957) gen. n., comb. n. from Sagami Bay, Japan // Hydrobiologia. 1998. V. 365. P. 199–213.
- Iwata F. On four monostiliferous hoplonemerteans, including three new genera and species from Washington state and British Columbia // J. Nat. Hist. 2006. V. 40. P. 873–913.
- Jägersten G. Evolution of the metazoan life cycle. A comprehensive theory. London: Academic Press, 1972. 282 p.

- Jenner R.A. Towards a phylogeny of the Metazoa: evaluating alternative phylogenetic positions of Platyhelminthes, Nemertea, and Gnathostomulida, with a critical reappraisal of cladistic characters // *Contrib. Zool.* 2004. V. 73. P. 3–163.
- Jennings J.B., Gibson R. Observations on the nutrition of seven species of rhynchozoelan worms // *Biol. Bull. Mar. Biol. Lab., Woods Hole.* 1969. V. 136. P. 405–433.
- Jespersen Å. Ultrastructure of the protonephridium in *Prostoma graecense* (Böhmg) (Rhynchozoela, Enopla, Hoplonemertini) // *Zool. Scripta.* 1987. V. 16. P. 181–189.
- Jespersen Å., Lützen J. Ultrastructure of the nephridio-circulatory connections in *Tubulanus annulatus* (Nemertini, Anopla) // *Zoomorphology.* 1987. V. 107. P. 181–189.
- Jespersen Å., Lützen J. Ultrastructure and morphological interpretation of the circulatory system of nemerteans (phylum Rhynchozoela) // *Vidensk. Medd. Dansk Naturhist. Foren.* 1988. Bd 147. S. 47–66.
- Joubin L. Recherches sur les Turbellariés des côtes de France (Némertes) // *Arch. Zool. Exp. Gener. Ser. 2.* 1890. V. 8. P. 461–620.
- Joubin L. Description des Némertiens bathypélagiques capturés au cours des dernières campagnes du Prince de Monaco (1898-1905) // *Bull. Mus. Océanogr. Monaco.* 1906. N 78. P. 1–24.
- Junoy J., Gibson R. Primeras citas de los nemertinos *Oerstedia dorsalis* (Abildgaard, 1806) y *Tetrastemma vermiculus* (Quatrefages, 1846) (Nemertea, Enopla, Monostiliferoidea) para las costas ibéricas // *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. Sec. Biol.* 1992. V. 88. P. 165–177.
- Kajihara H. Taxonomic studies on Monostilifera (Nemertea: Enopla: Hoplonemertea). Dissertation. Sapporo: Hokkaido University, 2001. 346 p.
- Kajihara H. Four palaeonemerteans (Nemertea: Anopla) from a tidal flat in middle Honshu, Japan // *Zootaxa.* 2006. N 1163. P. 1–47.
- Kajihara H. *Ototyphlonemertes dolichobasis* sp. nov. (Nemertea: Hoplonemertea: Monostilifera: Ototyphlonemertidae), a new species of interstitial nemertean from Japan // *Species Diversity.* 2007a. V. 12. P. 57–66.
- Kajihara H. Two species of *Nemertopsis* (Nemertea: Hoplonemertea: Monostilifera) living in association with *Capitulum mitella* (Crustacea: Cirripedia: Thoracica: Lepadomorpha) // *Zootaxa.* 2007b. N 1446. P. 43–58.
- Kajihara H. A taxonomic catalogue of Japanese nemerteans (phylum Nemertea) // *Zool. Sci.* 2007c. V. 24. P. 287–326.
- Kajihara H. *Callinera emiliae* sp. nov. (Nemertea: Palaeonemertea) from Negros Island, the Philippines // *Zootaxa.* 2007d. N 1454. P. 39–47.
- Kajihara H. Rhynchozoel vessel in Cephalotrichidae (Nemertea: Palaeonemertea) // *J. Nat. Hist.* 2010. V. 44. P. 2321–2329.
- Kajihara H., Chernyshev A.V., Sun S., Sundberg P., Crandall F.B. Checklist of nemertean genera and species (Nemertea) published between 1995 and 2007 // *Species Diversity.* 2008. V. 13. P. 245–274.
- Kajihara H., Gibson R., Mawatari S.F. Redescription and taxonomic reassessment of *Nemertellina minuta* Friedrich, 1935, sensu Yamoaka, 1940 (Nemertea, Hoplonemertea, Monostilifera) // *Zool. Sci.* 2000. V. 17. P. 265–276.

- Kajihara H., Gibson R., Mawatari S.F. 2003. *Potamostoma shizunaiense* gen. et sp. nov. (Nemertea: Monostilifera): a new brackish-water nemertean from Japan // Zool. Sci. V. 20. P. 491–500.
- Kajihara H., Ise Y. Morphology of *Lineopselloides albilineus* (Nemertea: Heteronemertea: Lineidae) from Japanese waters, with complementary redescription of the holotype // Bull. Kitakyushu Mus. Nat. Hist. Hum. Hist., Ser. A. 2008. V. 6. P. 1–12.
- Karling T. *Haplopharynx rostratus* Meixner (Turbellaria) mit der Nemertinen verglichen // Zeitschr. Zool. Syst. Evolution. 1965. Bd 3, N 1–2. S. 1–18.
- Kirsteuer E. Beitrag zur Kenntnis der Systematik und Anatomie der adriatischen Nemertinen (Genera *Tetrastemma*, *Oerstedtia*, *Oerstedtiella*) // Zool. Jb. Abt. Anat. Ontog. Tiere. 1963. Bd 80. S. 555–616.
- Kirsteuer E. Über das Vorkommen von Nemertinen in einem tropischen Korallenriff. 4. Hoplonemertini monostilifera. Ergebnisse der Österreichischen Indo-Westpazifik-Expedition 1959/60 Teil VII // Zool. Jb. Abt. Syst. Ökol. Geogr. Tiere. 1965. Bd 92. S. 289–326.
- Kirsteuer E. New marine nemerteans from Nossii Be, Madagascar // Zool. Anz. 1967. Bd 178. S. 110–122.
- Kirsteuer E. A new polystiliferous hoplonemertean, *Curranemertes natans* gen. et sp. n., from the Caribbean Sea (Nemertina, Polystilifera Reptantia) // Zool. Scr. 1973. V. 2. P. 125–140.
- Kirsteuer E. Description of *Poseidonemertes caribensis* sp. n., and discussion of other taxa of Hoplonemertini Monostilifera with divided longitudinal musculature in the body wall // Zool. Scr. 1974. V. 3. P. 153–166.
- Kirsteuer E. Remarks on taxonomy and geographic distribution of the genus *Ototyphlonemertes* Diesing (Nemertina, Monostilifera) // Mikrofauna Meeresboden. 1977. Bd 61. S. 167–181.
- Kitching I.J., Forey P.L., Humphries C.J., Williams D.M. Cladistics: the theory and practice of parsimony analysis. Oxford University Press, 1998. 228 p.
- Lacalli T.C., West J.E. The nervous system of a pilidium larva: evidence from electron microscope reconstructions // Can. J. Zool. 1985. V. 63. P. 1909–1916.
- Magarlamov T.Yu., Chernyshev A.V. Ultrastructural study of the proboscis of *Malacobdella grossa* (Nemertea, Hoplonemertea) // J. Nat. Hist. 2010. V. 44. P. 2349–2361.
- Martin F.H., Gibson R. First record of a bathypelagic nemertean from the Canary Islands // Bocagiana. 2000. V. 198. P. 1–12.
- Maslakova S.A. Systematics and evolution of smiling worms family Proserhochmidae (Hoplonemertea; Nemertea). Ph.D. thesis. Washington DC, USA: George Washington University, 2005. 316 p.
- Maslakova S.A. The invention of the pilidium larva in an otherwise perfectly good spiralian phylum Nemertea // Integrative and Comparative Biology. 2010. V. 50. P. 734–743.
- Maslakova S.A., Martindale M.Q., Norenburg, J.L. Vestigial prototroch in a basal nemertean *Carinoma tremaphoros* (Palaeonemertea, Nemertea) // Evol. Dev. 2004. V. 6, N 4. P. 219–226.
- Maslakova S.A., Norenburg J.L. Phylogenetic study of pelagic nemerteans (Pelagica, Polystilifera) // Hydrobiologia. 2001. V. 456. P. 111–132.

- Maslakova S.A., Norenburg J.L. Revision of the smiling worms, genus *Prosorhochmus* Keferstein, 1862, and description of a new species, *Prosorhochmus belizeanus* sp. nov. (Prosorhochmidae, Hoplonemertea, Nemertea) from Florida and Belize // J. Nat. Hist. 2008a. V. 42. P. 1219–1260.
- Maslakova S.A., Norenburg J.L. Revision of the smiling worms, genera *Prosadenoporus* Bürger, 1890 and *Pantionemertes* Moore and Gibson, 1981 and description of a new species *Prosadenoporus floridensis* sp. nov. (Prosorhochmidae; Hoplonemertea; Nemertea) from Florida and Belize // J. Nat. Hist. 2008b. V. 42. P. 1689–1727.
- Maslakova S.A., Thiel M., Vásquez N., Norenburg J.L. The smile of *Amphiporus nelsoni* Sanchez, 1973 (Nemertea: Hoplonemertea: Monostilifera: Amphiporidae) leads to a redescription and a change in family // Proc. Biol. Soc. Wash. 2005. V. 18, N 3. P. 483–498.
- Maslakova S.A., von Döhren J. Larval development with transitory epidermis in *Paranemertes peregrina* and other hoplonemerteans // Biol. Bull. 2009. V. 216. P. 273–292.
- McDermott J.J., Roe P. Food, feeding behavior and feeding ecology of nemerteans // Am. Zool. 1985. V. 25. P. 113–125.
- McIntosh W. C. A monograph of the British annelids. Part I. The nemerteans. London: Ray Society, 1873-1874. 214 p.
- Metschnikoff E. Studien über die Entwicklung der Echinodermen und Nemertinen // Mem. Acad. Imp. Sci. St-Petersb. 1869. Bd 14. S. 1–73.
- Meyer-Rochow V.B., Reid W. Cephalic structures in the nemertine *Parborlasia corrugatus* – Are they really eyes? // Tissue and Cell. 1993. V. 25. P. 151–157.
- Minet J. The Epicopeiidae: phylogeny and a redefinition, with the description of new taxa // Ann. Soc. Entomol. Fr. 2002. V. 38, N. 4. P. 463–487.
- Montalvo S., Junoy J., Roldan C., García-Corrales P. Ultrastructural study of the sensory cells of the proboscis glandular epithelium of *Riseriellus occultus* (Nemertea, Heteronemertea) // J. Morph. 1996. V. 229. P. 83–96.
- Montalvo S., Junoy J., Roldan C., García-Corrales P. Ultrastructural study of the proboscis endothelium of *Riseriellus occultus* (Nemertea, Heteronemertea) // Hydrobiologia. 1998. V. 365. P. 121–127.
- Montgomery T.H. Descriptions of new metanemerteans, with notes on other species // Zool. Jb. Abt. Syst. Ökol. Geogr. Tiere. 1897. Bd 10. S. 1–14.
- Moore J. Land nemertines of New Zealand // Zool. J. Linn. Soc. 1973. V. 52. P. 293–313.
- Moore J. Land nemertines of Australia // Zool. J. Linn. Soc. 1975. V. 56. P. 23–43.
- Moore J., Gibson R. On a new genus of freshwater hoplonemertean from Campbell Island // Freshwat. Biol. 1972. V. 2. P. 187–202.
- Moore J., Gibson R. A new genus of freshwater hoplonemertean from New Zealand // Zool. J. Linn. Soc. 1973. V. 52. P. 141–157.
- Moore J., Gibson R. The *Geonemertes* problem (Nemertea) // J. Zool., Lond. 1981. V. 194. P. 175–201.
- Moore J., Gibson R. The evolution and comparative physiology of terrestrial and freshwater nemerteans // Biol. Rev. 1985. V. 60. P. 257–312.
- Moore J., Gibson R. Further studies on the evolution of land and freshwater nemerteans: generic relationships among the paramonostiliferous taxa // J. Zool., Lond. 1988a. V. 216. P. 1–20.

- Moore J., Gibson R. Marine relatives of terrestrial nemerteans: the genus *Prosadenoporus* Bürger, 1890 (Hoploneurata) // *Hydrobiologia*. 1988b. V. 156. P. 75–86.
- Moore J., Gibson R. Methods of classifying nemerteans: an assessment // *Hydrobiologia*. 1993. V. 266. P. 89–101.
- Moretto H.J.A. A new heteronemertean from the Argentine coast of the Southern Atlantic // *Hydrobiologia*. 1998. V. 365. P. 215–222.
- Moseley H.N. On *Pelagonemertes rollestoni* // *Ann. Mag. Nat. Hist., Ser. 4*. 1875. V. 15. P. 165–169.
- Müller G. J., Scripcariu D. *Mixolineus tauricus* n. g. n. sp. und weitere Beiträge zur Kenntnis der Nemertinen des Schwarzen Meeres // *Cerc. Mar.* 1971. V. 2. P. 5–25.
- Müller J. Über einige neue Thierformen der Nordsee // *Arch. Anat. Physiol.* 1847. S. 157–179.
- Müller M.C.M., Westheide W. Comparative analysis of the nervous systems in presumptive progenetic dinophilid and dorvilleid polychaetes (Annelida) by immunohistochemistry and cLSM // *Acta Zool.* 2002. V. 83. P. 33–48.
- Nielsen C. *Animal evolution: interrelationships of the living phyla*. 2nd Ed. Oxford University Press, 2001. 561 p.
- Nixon R.C. The parsimony ratchet, a new method for rapid parsimony analysis // *Cladistics*. 1999. V. 15. P. 407–414.
- Norenburg J.L. Structure of the nemertine integument with consideration of its ecological and phylogenetic significance // *Am. Zool.* 1985. V. 25. P. 37–51.
- Norenburg J.L. Redescription of a brooding nemertine, *Cyanophthalma obscura* (Schultze) gen. et comb. n., with observations on its biology and discussion of the species of *Prostomatella* and related taxa // *Zool. Scripta*. 1986. V. 15. P. 275–293.
- Norenburg J.L. Remarks on marine interstitial nemertines and key to species // *Hydrobiologia*. 1988. V. 156. P. 87–92.
- Norenburg J.L. *Riserius pugetensis* gen. n., sp. n. (Nemertina: Anopla), a new mesopsammic species, and comments on phylogenetics of some anoplan characters // *Hydrobiologia*. 1993. V. 266. P. 203–218.
- Norenburg J.L., Roe P. Reproductive biology of several species of recently collected pelagic nemerteans // *Hydrobiologia*. 1998a. V. 365. P. 73–91.
- Norenburg J.L., Roe P. Observations on musculature in pelagic nemerteans and on pseudostriated muscle in nemerteans // *Hydrobiologia*. 1998b. V. 365. P. 109–120.
- Norenburg J.L., Stricker S.A. Phylum Nemertea. // *Atlas of marine invertebrate larvae* / Young, C. et al. (ed). San Diego: Academic Press, 2002. P. 163–177.
- Nusbaum J., Oxner M. Die Embryonalentwicklung des *Lineus ruber* Müll. Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Nemertinen // *Zeitschr. Wissenschaft. Zool.* 1913. Bd 107. S. 78–197.
- Oudemans A.C. The circulatory and nephridial apparatus of the Nemertea // *Q. J. Microsc. Sci.* 1885. V. 25, Suppl. P. 1–80.
- Pantin C.F.A. *Acteonemertes bathamae*, gen. et sp. nov. An upper littoral nemertine from Portobello, New Zealand // *Proc. Linn. Soc. London*. 1961. V. 172. P. 153–156.

- Pantin C.F.A. The genus *Geonemertes* // Bull. British Mus., Zool. 1969. V. 18. P. 261–310.
- Peterson K.J., Eernisse D.J. Animal phylogeny and the ancestry of bilaterians: inferences from morphology and 18S rDNA gene sequences // Evol. Develop. 2001. V. 3. P. 170–205.
- Podsiadlowski L., Braband A., Struck T.H., von Döhren J., Bartolomaeus T. Phylogeny and mitochondrial gene order variation in Lophotrochozoa in the light of new mitogenomic data from Nemertea // BMC Genomics. 2009. V. 10 (364).
- Prudhoe S. [Genus *Obnemertes*] // Zool. Record. 1963. V. 97. Sect.6. P. 62.
- Punnett R.C. On some South Pacific nemertines collected by Dr Willey // Zool. Res. based on material from New Britain, New Guinea, Loyalty Islans and elsewhere, collected during years 1895, 1896 and 1897 by A. Willey. 1900a. Part 5. P. 569–584.
- Punnett R. C. On a collection of nemerteans from Singapore // Q. J. Micr. Sci. 1900b. V. 44. P. 111–139.
- Punnett R.C. On two new British nemerteans // Q. J. Microsc. Sci. 1901a. V. 44. P. 547–564.
- Punnett R.C. On some Arctic nemerteans // Proc. Zool. Soc. London. 1901b. V. 2. P. 90–107.
- Punnett R.C. Nemerteans // The fauna and geography of the Maldive and Laccadive archipelagoes. 1903a. V. 1. P. 101–118.
- Punnett R.C. On the nemerteans of Norway // Bergens Mus. Årbog. 1903b. V. 2. P. 1–35.
- Remane A. Die Geschichte der Tiere // Die Evolution der Organismen. 1954. Bd 2. S. 340–422.
- Rieger R.M., Tyler S., Smith J.P.S. III, Rieger G.E. Platyhelminthes: Turbellaria // Microscopic Anatomy of Invertebrates. Vol. 3: Platyhelminthes and Nemertinea. N.Y.: Wiley-Liss, 1991. P. 7–140.
- Riepen O. Anatomie und Histologie von *Malacobdella grossa* (Müll.) // Zeitschr. Wissenschaft. Zool. 1933. Bd 143. S. 323–496.
- Riser N.W. *Arhynchonemertes axi* gen. n., sp. n. (Nemertinea) – an insight into basic acoelomate bilaterian organology // Prog. Zool. 1988. V. 36. P. 367–373.
- Riser N.W. Speciation and time – relationships of the nemertines to the acoelomate metazoan Bilateria // Bull. Mar. Sci. 1989. V. 45. P. 531–538.
- Riser N.W. New Zealand nemertines from kelp holdfasts: Heteronemertinea II. *Notospermus geniculatus* (Delle Chiaje, 1828) n. comb. // N.Z. J. Zool. 1991. V. 18. P. 427–438.
- Riser N.W. Observations on the morphology of some North American nemertines with consequent taxonomic changes and a reassessment of the architectonics of the phylum // Hydrobiologia. 1993. V. 266. P. 141–157.
- Riser N.W. The morphology and generic relationships of some fissiparous heteronemertines // Proc. Biol. Soc. Wash. 1994. V. 107, N 3. P. 548–556.
- Riser N.W. 1998. The morphology of *Micrura leidyi* (Verrill, 1892) with consequent systematic reevaluation // Hydrobiologia. V. 365. P. 149–156.
- Ritger R.K., Norenburg J. L. *Tubulanus riceae* new species (Nemertea: Anopla: Palaeonemertea: Tubulanidae), from South Florida, Belize and Panama // J. Nat. Hist. 2006. V. 40, N 15–16. P. 931–942.

- Roe P., Norenburg J.L. Morphology and taxonomic distribution of a newly discovered feature, postero-lateral glands, in pelagic nemerteans // *Hydrobiologia*. 2001. V. 456. P. 133–144.
- Salensky W. Bau und Metamorphose des Pilidium // *Zeitsch. wissen. Zool.* 1886. Bd 43. S. 481–511.
- Salensky W. Morphologische Studien an Würmer. III. über die Metamorphose des *Polygordius*. IV. Zur Theorie des Mesoderms // *Mem. Acad. Sci. SPb.*, ser. 8. 1907. V. 19. P. 183–349.
- Salensky W. Über die embryonale Entwicklung des *Prosorochmus viviparus* Uljanin (*Monopora vivipara*). (Vorläufige Mitteilung) // *Mem. Acad. Sci. SPb.*, Ser. 6. 1909. V. 3. P. 325–340.
- Salensky W. Morphogenetische Studien an Würmern. II. Über die Morphogenese der Nemertinen. I. Entwicklungsgeschichte der Nemertine im Innern des Pilidiums // *Mem. Acad. Sci. SPb.*, Ser. 8. 1912. V. 30. P. 1–74.
- Salensky W. Morphogenetische Studien an Würmern. II. Die Morphogenese der Nemertinen. 2. Über die Entwicklungsgeschichte des *Prosorochmus viviparus* // *Mem. Acad. Sci. SPb.*, Ser. 8. 1914. V. 33. P. 1–39.
- Salvini-Plawen L. von. Was ist eine Trochophora? Eine Analyse der Larventypen mariner Protostomier // *Zool. Jb., Anat.* 1980. Bd 103. S. 389–423.
- Salvini-Plawen L. von, Splechna H. Zur Homologie der Keimblätter // *Zeitschr. Zool. Syst. Evol.* 1979. Bd 17. S. 10–30.
- Sánchez M., Moretto H.J.A. A new genus of freshwater hoplonemertean from Chile // *Zool. J. Linn. Soc.* 1988. V. 92. P. 193–207.
- Santos E.R.D. Nemertinos (Heteronemertini e Hoplonemertini) do Brasil (Estado de São Paulo). Dissert. apr. Dep. Zool. Inst. Bio. Univ. São Paulo Titul. Mest. Zool. São Paulo: Universidade Federal de Sergipe, 1974. 66 p.
- Schram F. R. Pseudocoelomates and a nemertine from the Illinois Pennsylvanian // *J. Paleontol.* 1973. V. 47. P. 985–989.
- Schultze M.S. Beiträge zur Naturgeschichte der Turbellarien. Greifswald: C.A. Koch. 1851. 78 S.
- Schwartz M. L. Untying a Gordian knot of worms: systematics and taxonomy of the Pilidiophora (phylum Nemertea). Ph.D. thesis. Washington DC, USA: George Washington University, 2009. 425 p.
- Schwartz M.L., Norenburg J. L. Can we infer heteronemertean phylogeny from available morphological data? // *Hydrobiologia*. 2001. V. 456. P. 165–174.
- Schwartz M.L., Norenburg J.L. Three new species of *Micrura* (Nemertea: Heteronemertea) and a new type of heteronemertean larva from the Caribbean Sea // *Caribbean J. Sci.* 2005. V. 41. P. 528–543.
- Schwartz M.L., Norenburg J.L. Molecular phylogenetics and taxonomy of pilidiophoran nemerteans: tackling can of worms // 7th International Conference on Nemertean Biology. Santa Barbara, CA USA, 29 June–3 July, 2009. Abstracts. 2009. P. 20.
- Sedgwick A. A students text-book of zoology. V. 1. London: Swan Sonnenschein and Co, 1898. 619 p.
- Semmler H., Bailly X., Wanninger A. Myogenesis in the basal bilaterian *Symsagittifera roscoffensis* (Acoela) // *Front. Zool.* 2008. V. 5. P. 1–15.
- Senz W. The phylogenetic origin of the heteronemertean (Nemertini) outer longitudinal muscle layer and dermis // *Zool. Anz.* 1992a. Bd 228. S. 91–96.

- Senz W. *Hubrechtella atypica* sp. n. (Nemertini Paleonemertini) // Zool. Anz. 1992b. Bd 229. S. 185–190.
- Senz W. *Atrionemertes greenlandica* gen. et spec. nov. (Nemertini: Hoplonemertini) // Zool. Anz. 1993a. Bd 231. S. 99–110.
- Senz W. On the preseptal area in Nemertini: the inner circular muscle layer of the body wall // Zool. Anz. 1993b. Bd 231. S. 139–150.
- Senz W. Gibson's approach to Hoplonemertean (Nemertini) phylogeny: an alternative // Zool. Jahr. Abt. Syst. Ökol. Geogr. 1993c. Bd 120, N 3. S. 309–320.
- Senz W. Nemertinen europäischer Küstenbereiche (Nebst ergänzenden Angaben zur Anatomie von *Apatronemertes albimaculosa* Wilfert & Gibson 1974) // Ann. Naturhistor. Mus. Wien, Serie B Bot. Zool. 1993d. Bd 94-95. S. 47–145.
- Senz W. On the occurrence of the cephalic gland in the epidermis and rhynchodaeal wall in nemerteans // Bonn. Zool. Beiträge. 1994. Bd 45. S. 79–86.
- Senz W. The 'Zentralraum': an essential character of nemertean organization // Zool. Anz. 1995. Bd 234. S. 53–62.
- Senz W. Anmerkungen zur Körperwand-Muskulatur der Heteronemertinen (Stamm: Nemertini) // Sitzungsberichte (Math.-Naturwiss. Klasse). (1996) 1997a. Abt. I. Bd 203. S. 15–27.
- Senz W. Über Organisation und Stammesgeschichte der Nemertinen – eine Untersuchung basierend auf kritischen Überlegungen zur Theorie der Stammesgeschichtsforschung // Sitzungsberichte (Math.-Naturwiss. Klasse). 1997b. Abt. I, Bd 204. S. 3–38.
- Senz W. Über die phylogenetische Herkunft und systematische Stellung der Gattung *Malacobdella* Blainville, 1827 (Nemertini, Bdellonemertini) // Sitzungsberichte (Math.-Naturwiss. Klasse). 1997c. Abt. I. Bd 204. S. 39–62.
- Senz W. Neue Nemertinen aus dem Golf von Arabien. 1. Palaeonemertini // Ann. Naturhist. Mus. Wien, Ser. B Bot. Zool. 2000. Bd 102B. S. 321–373.
- Senz W. Neue nemertinen aus dem Golf von Arabien 2. Heteronemertini und monostilifere hoplonemertini // Ann. Naturhist. Mus. Wien Ser. B Bot. Zool. 2001. Bd 103B. S. 13–75.
- Senz W. Zur Struktur des anterioren Teiles des Rhynchodaeums der Heteronemertinen // Spixiana. 2005. Bd. 28. S. 1–7.
- Senz W., Tröstel R.A. Überlegungen zur Validität der Gattung *Oersteddiella* Friedrich, 1935 – basierend auf Ausführungen zur Bedeutung der Phylogenetischen Namensgebung in der gegenwärtig Nemertinen-Systematik (Nemertini: Hoplonemertini) // Sitzungsberichte (Math.-Naturwiss. Klasse). 1998. Abt. I, Bd 205. S. 3–17.
- Serna de Esteban C.J. de la, Moretto H.J.A. Heteronemertea en la Bahía de Ushuaia. I. *Parborlasia fueguina* sp. nov. y *Huilikia ushuaiensis* gen. et sp. nov. // Physis. 1968. V. 28. P. 171–181.
- Shields J.D. *Ovicides julieae* n. gen., n. sp. (Nemertea: Carcinonemertidae) on xanthid crabs from the Great Barrier Reef, Australia // J. Crust. Biol. 2001. V. 21, N 1. P. 304–312.
- Sørensen M.V., Funch P., Willerslev E., Hansen A.J., Olesen J. On the phylogeny of the metazoa in the light of Cyclophora and Micrognathozoa // Zool. Anz. 2000. Bd 239. S. 297–318.
- Smith J. E. The early development of the nemertean *Cephalothrix rufifrons* // Q. J. Microscop. Sci. 1935. V. 77. P. 335–381.

- Stiasny-Wijnhoff G. Die Entstehung des Kopfes bei den Nemertinen. Eine Vergleichend-Anatomische Studie // *Acta Zool.* 1923a. V. 4. P. 223–240.
- Stiasny-Wijnhoff G. On Brinkmann's system of the Nemertea *Enopla* and *Siboganeurtes weberi*, n. g. n. sp. // *Q. J. Microsc. Sci.* 1923b. V. 67. P. 627–669.
- Stiasny-Wijnhoff G. The Nemertea Polystilifera of Naples // *Pubbl. Staz. Zool. Napoli.* 1926. V. 7. P. 119–168.
- Stiasny-Wijnhoff G. Die Gattung *Oerstedia* // *Zool. meded., Leiden.* 1930. Bd 13. S. 226–240.
- Stiasny-Wijnhoff G. Some remarks on North Atlantic non-pelagic Polystylifera // *Q. J. Microsc. Sci.* 1934. V. 77. P. 167–190.
- Stiasny-Wijnhoff G. Die Polystilifera der Siboga-Expedition // *Siboga Exped.* 1936. Bd 22. S. 1–214.
- Stiasny-Wijnhoff G. Nemertinen der Westafrikanischen Küste // *Zool. J. Abt. Syst. Ökol. Geogr. Tiere.* 1942. Bd 75. S. 121–194.
- Strand M., Hjelmgren A., Sundberg P. Genus *Baseodiscus* (Nemertea: Heteronemertea): Molecular identification of a new species in a phylogenetic context // *J. Nat. Hist.* 2005. V. 39. P. 3785–3793.
- Strand M., Sundberg P. Genus *Tetrastemma* Ehrenberg, 1831 (Phylum Nemertea) – a natural group? Phylogenetic relationships inferred from partial 18S rRNA sequences // *Mol. Phylogen. Evol.* 2005a. V. 37. P. 144–152.
- Strand M., Sundberg P. Delimiting species in the hoplonemertean genus *Tetrastemma* (phylum Nemertea): morphology is not concordant with phylogeny as evidenced from mtDNA sequences // *Biol. J. Linn. Soc.* 2005b. V. 86. P. 201–212.
- Strand M., Sundberg P. A DNA-based description of a new nemertean (phylum Nemertea) species // *Mar. Biol. Res.* 2011. V. 7. P. 63–70.
- Stricker S.A. The stylet apparatus of monostiliferous hoplonemerteans // *Am. Zool.* 1985. V. 25. P. 87–97.
- Stricker S.A., Cavey M.J. Calcareous concretions and non-calcified hooks in the body wall of nemertean worms // *Acta Zool.* 1988. V. 69. P. 39–46.
- Stricker S.A., Cloney R. A. The ultrastructure of venom-producing cells in *Paranemertes peregrina* (Nemertea, Hoplonemertea) // *J. Morph.* 1983. V. 177. P. 89–107.
- Stricker S.A., Folsom M.W. A comparative ultrastructural analysis of spermatogenesis in nemertean worms // *Hydrobiologia.* 1998. V. 365. P. 55–72.
- Stricker S.A., Reed C.G. Larval morphology of the nemertean *Carcinonemertes epi-alti* (Nemertea: Hoplonemertea) // *J. Morph.* 1981. V. 169. P. 61–70.
- Struck T.H., Fisse F. Phylogenetic position of nemertea derived from phylogenomic data // *Mol. Biol. Evol.* 2008. V. 25. P. 728–736.
- Sundberg P. Statistical analysis of variation in characters in *Tetrastemma laminariae* (Nemertini), with a redescription of the species // *J. Zool., Lond.* 1979. V. 189. P. 39–56.
- Sundberg P. A new monostiliferous hoplonemertean (Nemertea), *Oerstedia striata* sp. n., from the west coast of Sweden // *Zool. Scripta.* 1988. V. 17. P. 135–139.
- Sundberg P. Phylogeny and cladistic classification of the paramonostiliferous family Plectonemertidae (phylum Nemertea) // *Cladistics.* 1989a. V. 5. P. 87–100.

- Sundberg P. Phylogeny and cladistic classification of terrestrial nemerteans: the genera *Pantinnonemertes* Moore & Gibson and *Geonemertes* Semper // Zool. J. Linn. Soc. 1989b. V. 95. P. 363–372.
- Sundberg P. Gibson's reclassification of the enoplan nemerteans (Enopla, Nemertea): a critique and cladistic analysis // Zool. Scr. 1990. V. 19. P. 133–140.
- Sundberg P. A proposal for renaming the higher taxonomic categories in the phylum Nemertea // J. Nat. Hist. 1991. V. 25. P. 45–48.
- Sundberg P. Phylogeny, natural groups and nemertean classification // Hydrobiologia. 1993. V. 266. P. 103–113.
- Sundberg P., Andersson S. Random amplified polymorphic DNA (RAPD) and intraspecific variation in *Oerstedia dorsalis* (Hoplonemertea, Nemertea) // J. Mar. Biol. U.K. 1995. V. 75. P. 483–490.
- Sundberg P., Chernyshev A.V., Kajihara H., Kånneby T., Strand M. Character-matrix based descriptions of two new nemertean (Nemertea) species // Zool. J. Linn. Soc. 2009a. V. 157. P. 264–294.
- Sundberg P., Thuroczy Vodoti E., Zhou H., Strand M. Polymorphism hides cryptic species in *Oerstedia dorsalis* (Nemertea, Hoplonemertea) // Biol. J. Lin. Soc. 2009b. V. 98. P. 556–567.
- Sundberg P., Thuroczy Vodoti E., Strand M. DNABarcoding should accompany taxonomy – the case of *Cerebratulus* spp (Nemertea) // Mol. Ecol. Resour. 2009c. V. 10. P. 274–281.
- Sundberg P., Gibson R. The nemerteans (Nemertea) of Rottneet Island, Western Australia // Zool. Scripta. 1995. V. 24. P. 101–141.
- Sundberg P., Gibson R., Olsson U. Phylogenetic analysis of a group of palaeonemerteans (Nemertea) including two new species from Queensland and the Great Barrier Reef, Australia // Zool. Scripta. 2003. V. 32. P. 279–296.
- Sundberg P., Gibson R., Strand M. Swedish nemerteans (phylum Nemertea), with description of a new hoplonemertean genus and species // J. Nat. Hist. 2007. V. 41. P. 2287–2299.
- Sundberg P., Hylbom R. Phylogeny of the nemertean subclass Palaeonemertea (Anopla, Nemertea) // Cladistics. 1994. V. 10, N 4. P. 347–402.
- Sundberg P., Pleijel F. Phylogenetic classification and the definition of taxon names // Zool. Scripta. 1994. V. 23. P. 19–25.
- Sundberg P., Saur M. Molecular phylogeny of some European Heteronemertean (Nemertea) species and the monophyletic status of *Riseriellus*, *Lineus*, and *Micrura* // Mol. Phylogen. Evol. 1998. V. 10, N 3. P. 271–280.
- Sundberg P., Strand M. *Annulonemertes* (phylum Nemertea): when segments do not count // Biol. Lett. 2007. 10.1098/rsbl.2007.0306. P. 1–4.
- Sundberg P., Svensson M. Homoplasy, character function and nemertean systematics // J. Zool., London. 1994. V. 234. P. 253–263.
- Sundberg P., Turbeville J. M., Härlin M. There is no support for Jensen's hypothesis of nemerteans as ancestors to the vertebrates // Hydrobiologia. 1998. V. 365. P. 47–54.
- Sundberg P., Turbeville J. M., Lindh S. Phylogenetic relationships among higher Nemertean (Nemertea) taxa inferred from 18S rDNA sequences // Mol. Phylogen. Evol. 2001. V. 20. P. 327–334.
- Takakura U. A new species of parasitic nemertean // Zool. Mag. 1910. V. 22. P. 111–116 (In Japanese).

- Thollesson M., Norenburg J.L. Ribbon worm relationships: a phylogeny of the phylum Nemertea // Proc. Royal Soc. London, B. 2003.V. 270. P. 407–414.
- Thompson C.B. *Zygeupolia litoralis*, a new heteronemertean // Proc. Acad. Natur. Sci. Philadelphia. 1901. V. 53. P. 657–739.
- Turbeville J.M. An ultrastructural analysis of coelomogenesis in the hoplonemertine *Prosorhochmus americanus* and the polychaete *Magelona* sp. // J. Morph. 1986. V. 187. P. 51–60.
- Turbeville J.M. Nemertinea // Microscopic anatomy of invertebrates. Vol. 3: Platyhelminthes and Nemertinea. N.Y.: Wiley-Liss, 1991. P. 285–328.
- Turbeville J.M. Ultrastructure of the pseudocnidae of the palaeonemerteans *Cephalothrix* cf. *rufifrons* and *Carinomella lactea* and an assessment of their phylogenetic utility // J. Nat. Hist. 2006.V. 40, N 15-16. P. 967–979.
- Turbeville J.M., Field K.G., Raff R.A. Phylogenetic position of phylum Nemertini, inferred from 18S rRNA sequences: molecular data as a test of morphological character homology // Mol. Biol. Evol. 1992. V. 9. P. 235–249.
- Turbeville J. M., Ruppert E. E. Epidermal muscles and peristaltic burrowing in *Carinoma tremaphoros* (Nemertini): correlates of effective burrowing without segmentation // Zoomorphology. 1983. V. 103. P. 103–120.
- Turbeville J. M., Ruppert E. E. Comparative ultrastructure and the evolution of nemertines // Am. Zool. 1985. V. 25. P. 53–71.
- Turbeville J.M., Smith D.M. The partial mitochondrial genome of the *Cephalothrix rufifrons* (Nemertea, Palaeonemertea): characterization and implications for the phylogenetic position of Nemertea // Mol. Phylogen. Evol. 2007. V. 43. P. 1056–1065
- Tyler S., Hooge M.D. Comparative morphology of the body wall in flatworms (Platyhelminthes) // Canad. J. Zool. 2004. V. 82. P. 194–210.
- Uhazy L.S., Aiken D.E., Campbell A. Morphology and systematics of the nemertean *Pseudocarcinonemertes homari* (Hoplonemertea: Monostilifera) from the American Lobster, *Homarus americanus* // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1985. V. 42. P. 342–350.
- Verrill A.E. The marine nemerteans of New England and adjacent waters // Trans. Conn. Acad. Arts Sci. 1892. V. 8. P. 382–456.
- Von Dören J., Bartolomaeus T. Ultrastructure of sperm and male reproductive system in *Lineus viridis* (Heteronemertea, Nemertea) // Zoomorphology. 2006. V. 125. P. 175–185.
- Von Dören J., Beckers P., Vogeler R., Bartolomaeus T. Comparative sperm ultrastructure in Nemertea // J. Morph. 2010. V. 271. P. 793–813.
- Wallberg A., Curini-Galletti M., Ahmadzadeh A., Jondelius U. Dismissal of Acoelomorpha: Acoela and Nemertodermatida are separate early bilaterian clades // Zool. Scripta. 2007. V. 36, N 5. P. 509–523.
- Wern J. O. An enigmatic heteronemertean from the Gulf of Mexico // Hydrobiologia. 1998. V. 365. P. 135–147.
- Westblad E. On *Meara stichopi* (Bock) Westblad, a new representative of Turbellaria Archoophora // Ark. Zool. 1949. Bd 1. S. 43–57.
- Westheide W. The systematic position of the Dinophilidae and the archiannelid problem // The origins and relationships of lower invertebrates. Oxford: Clarendon. 1985. P. 310–326.

- Wijnhoff G. Die Gattung *Cephalothrix* und ihre Bedeutung für die Systematik der Nemertinen. II. Systematischer Teil // Zool. Jb. Abt. Syst. Ökol. Geogr. Tiere. 1913. Bd 34. P. 291–320.
- Wijnhoff G. The proboscidian system in nemertines // Q. J. Microsc. Sci. 1914. V. 60. P. 273–312.
- Wilfert M., Gibson R. A new genus of hermaphroditic freshwater heteronemertean (Nemertinea) // Z. Morph. Tiere. 1974. Bd 79. S. 87–112.
- Zaslavskaya N.I., Chernyshev A.V. Allozyme comparison of three nemertean species of the genus *Oerstedtia* (Nemertea: Monostilifera) from the Sea of Japan // Biochem. Syst. Ecol. 2008. V. 36. P. 554–558.

Фототаблицы

Таблица I

Внешний вид фиксированных (1) и живых (2–9) немертин:

- 1 – *Callinera kasyanovi*;
- 2 – *Callinera* sp. (белые стрелки – передний край пигментного кольца, черная стрелка – латеральный орган);
- 3 – *Cerebratulus marginatus*;
- 4 – Valenciniidae gen. sp.;
- 5 – *Hubrechtella juliae*;
- 6 – *Oerstedtia zebra*;
- 7 – *Collarenemertes bimaculata* (белые стрелки – шейная борозда, черные стрелки – пара дорсомедиальных борозд, соединяющих головные щели с шейной бороздой);
- 8 – *Emplectonema gracile*;
- 9 – *Notospermus geniculatus*.

Сокращения: cc – каудальный циррус, cf – головная щель, pr – пигментное кольцо.

Масштаб: 1, 2, 4–6 – 1 мм, 3, 7–9 – 5 мм.

Plate I

External appearance of preserved (1) and live (2–9) specimens:

- 1 – *Callinera kasyanovi*;
- 2 – *Callinera* sp. (white arrows indicate of anterior border of pigmented ring, black arrow indicates lateral organ);
- 3 – *Cerebratulus marginatus*;
- 4 – Valenciniidae gen. sp.;
- 5 – *Hubrechtella juliae*;
- 6 – *Oerstedtia zebra*;
- 7 – *Collarenemertes bimaculata* (white arrows indicate neck furrow, black arrowheads indicate pair dorsomedial furrows connecting cephalic furrows and neck furrow);
- 8 – *Emplectonema gracile*;
- 9 – *Notospermus geniculatus*.

Abbreviations: cc – caudal cirrus, cf – cephalic furrow, pr – pigmented ring.

Scale: 1, 2, 4–6 – 1 mm, 3, 7–9 – 5 mm.

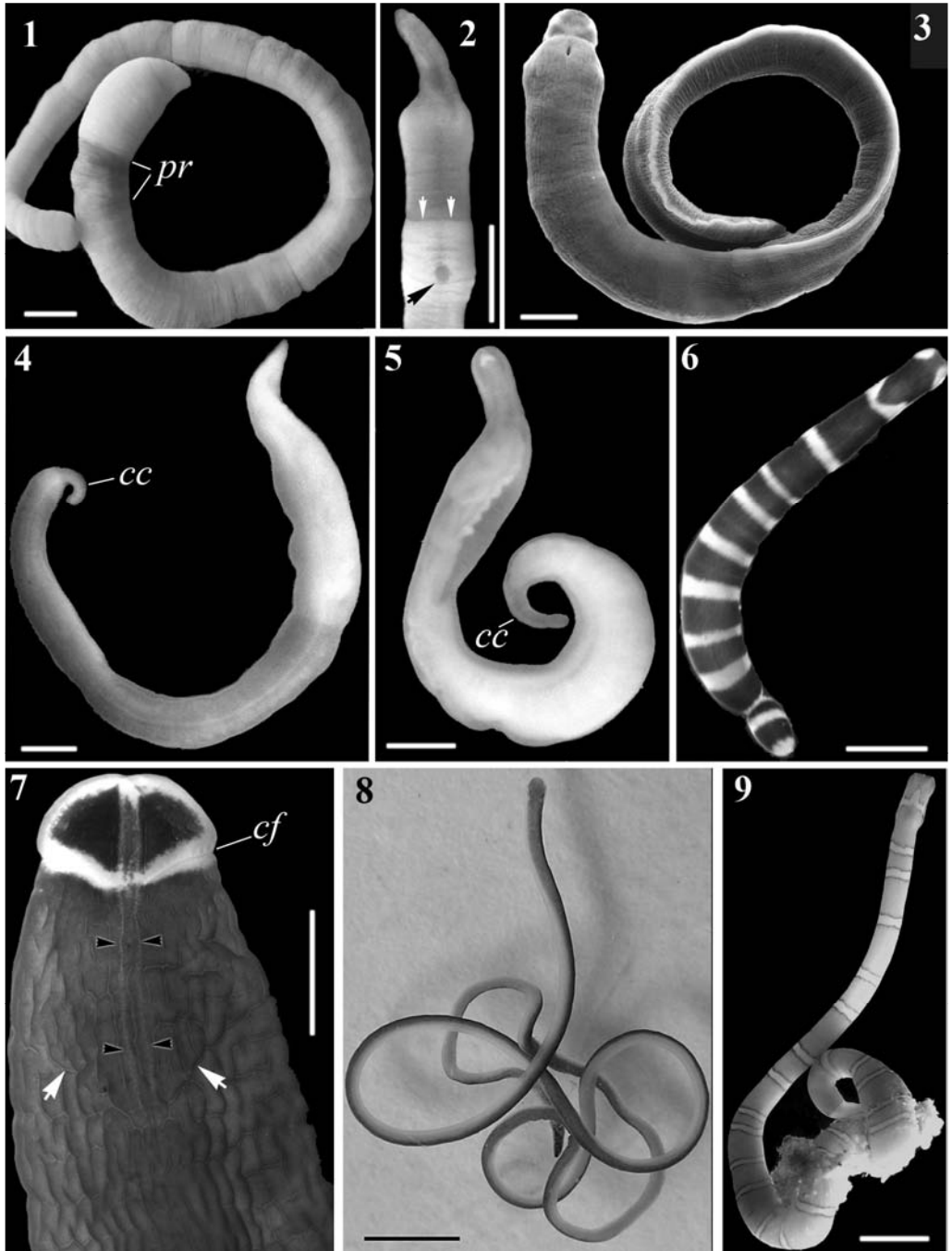


Таблица II

Детали строения живых немертин:

- 1 – *Baseodiscus* cf. *princeps*, передний конец вентрально (стрелка – рот);
- 2 – *Collarenemertes bimaculata*, область головных щелей вентрально (стрелки – вторичные бороздки);
- 3 – *Nemertellina yamaokai*, область кольцевой перетяжки (стрелки – кольцевая перетяжка);
- 4 – *Tubulanus punctatus*, между двумя предметными стеклами, вентрально (белая стрелка – рот, черные стрелки – шейная борозда);
- 5 – *Cephalothrix simula*, между двумя предметными стеклами (черная стрелка – рот);
- 6 – *Hubrechtella juliae*, только что вышедшая из пилидия ювенильная особь (белая стрелка);
- 7 – *Micrura kulikovae*, каудальный циррус;
- 8 – *Ototyphlonemertes valentinae*, передний конец (черная стрелка – статоцист, белые стрелки – шейная борозда).

Сокращения: br – мозг, cc – каудальный циррус, cf – головная щель, m – рот, pr – хобот, t – семенник.

Масштаб: 1 – 2 мм, 2, 4, 5 – 0,5 мм, 3, 6–8 – 0,1 мм.

Plate II

External features of live nemerteans:

- 1 – *Baseodiscus* cf. *princeps*, ventral view of anterior end (arrow indicates mouth);
- 2 – *Collarenemertes bimaculata*, ventral view of cephalic furrow (arrows indicate secondary grooves);
- 3 – *Nemertellina yamaokai*, annular constriction (arrowheads);
- 4 – *Tubulanus punctatus*, fragment of anterior end between two slide glasses (white arrow indicates mouth, black arrows indicate neck furrow);
- 5 – *Cephalothrix simula*, specimen between two slide glasses (black arrow indicates mouth);
- 6 – *Hubrechtella juliae*, freshly hatched juvenile;
- 7 – *Micrura kulikovae*, caudal cirrus;
- 8 – *Ototyphlonemertes valentinae*, anterior end (black arrow indicates statocyst, white arrowheads indicate neck furrow).

Abbreviations: br – brain, cc – caudal cirrus, cf – cephalic furrow, m – mouth, pr – proboscis.

Scale: 1 – 2 mm, 2, 4, 5 – 0.5 mm, 3, 6–8 – 0.1 mm.

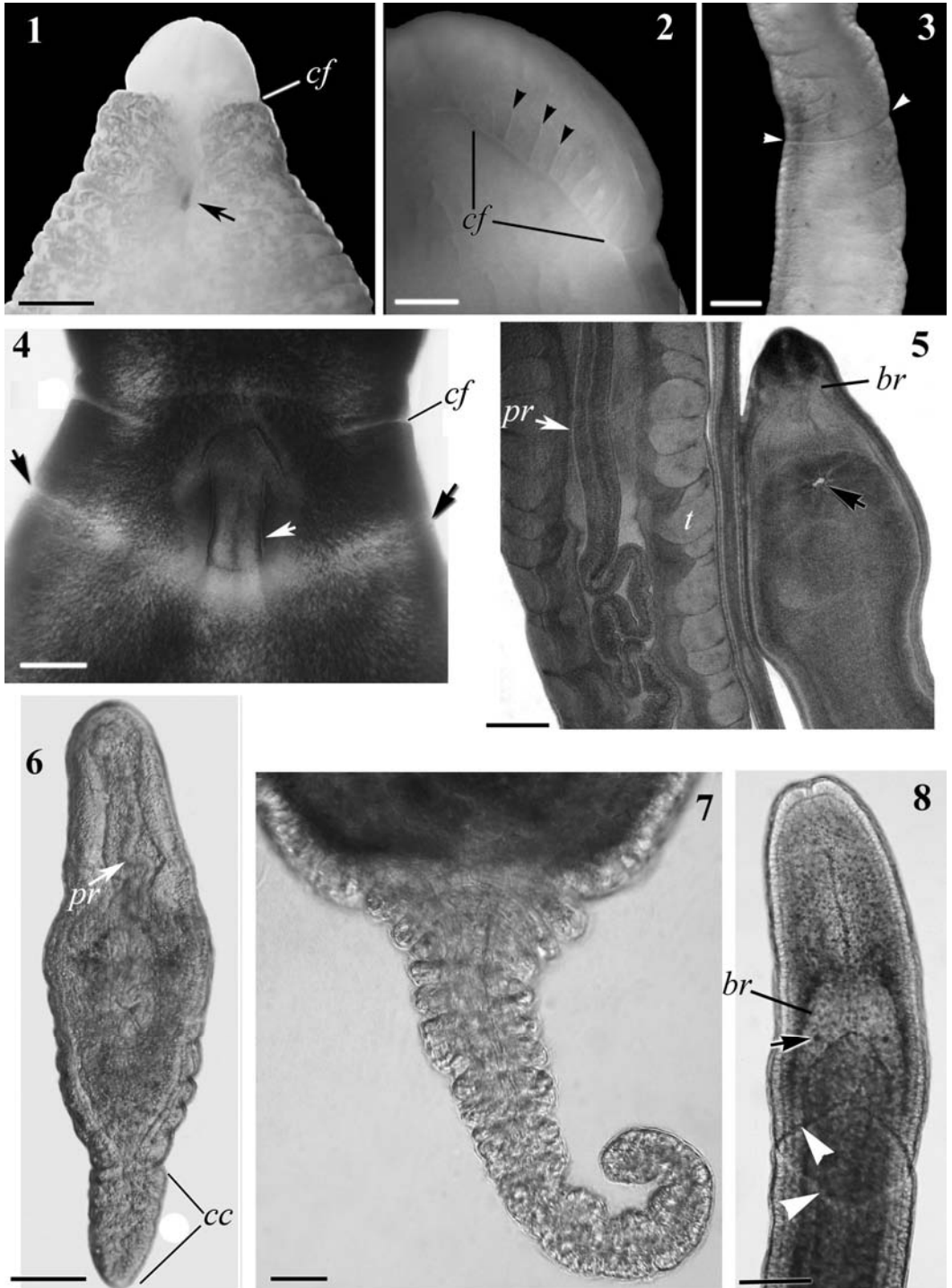


Таблица III

Детали строения стенки тела на поперечных (1–4) и поверхностном (5) срезах, а также на тотальных препаратах (6, 7):

- 1, 5 – *Baseodiscus* cf. *princes*, эпидермис и кутис (черная стрелка – кольцевые мышечные волокна кутиса, белые стрелки – диагональные мышечные волокна кутиса);
- 2 – *Nipponomicrura uchidai*, стенка тела (стрелки – базальный слой соединительной ткани);
- 3 – *Carinoma* sp., стенка тела в области передней кишки;
- 4 – *Hubrechtella juliae*, срез перед мозгом (стрелка – субэпидермальные железы);
- 6 – *Zygonemertidae* gen. sp., покровный эпителий со спикулами (стрелки);
- 7 – *Callinera* sp., окрашенный фаллоидином покровный эпителий в области начала пигментного кольца (стрелки – передняя граница кольца).

Сокращения: cg – железы кутиса, ct – кутис, ctc – соединительно-тканная прослойка кутиса, cv – головная лакуна, d – дермис, ep – покровный эпителий, icm – внутренняя кольцевая мускулатура, ilm – внутренняя продольная мускулатура, mc – мускулатура кутиса, ocm – наружная кольцевая мускулатура, olm – наружная продольная мускулатура, nc – невральная прослойка, rh – ринхоцель, rhd – ринходеум.

Масштаб: 1–3 – 100 мкм, 4, 5, 7 – 50 мкм, 6 – 15 мкм.

Plate III

Transversal (1–4) and surficial (5) histological sections, and glycerol preparations (6, 7):

- 1, 5 – *Baseodiscus* cf. *princes*, epidermis and cutis (5 – black arrow indicates dermal circular muscles, white arrow indicates dermal diagonal muscles);
- 2 – *Nipponomicrura uchidai*, body wall (arrows indicate basal ECM);
- 3 – *Carinoma* sp., body wall in foregut region;
- 4 – *Hubrechtella juliae*, precerebral region (arrow indicates subepidermal gland);
- 6 – *Zygonemertidae* gen. sp., epidermal spicules (arrows);
- 7 – *Callinera* sp., phalloidin-labelled epidermis (arrows indicate anterior border of the pigment ring).

Abbreviations: cg – cutis glands, ct – cutis, ctc – cutis connective tissue, cv – cephalic blood lacuna, d – dermis, ep – epidermis, icm – inner circular musculature, ilm – inner longitudinal musculature, mc – cutis (dermal) musculature, ocm – outer circular musculature, olm – outer longitudinal musculature, nc – neural layer ('procutis'), rh – rynchocoel, rhd – rynchodaem.

Scale: 1–3 – 100 μ m, 4, 5, 7 – 50 μ m, 6 – 15 μ m.

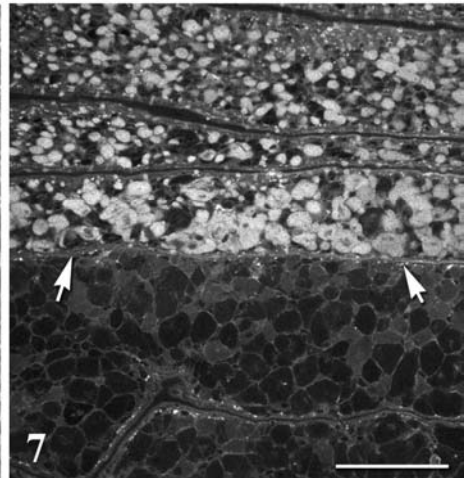
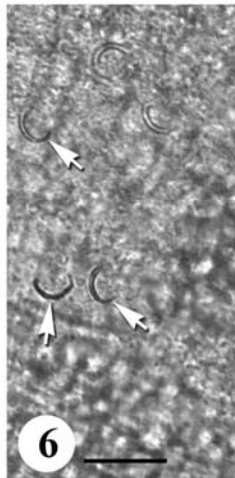
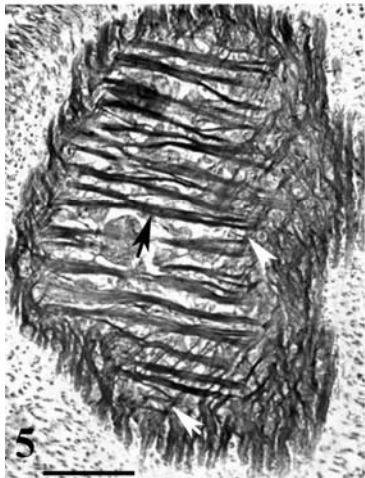
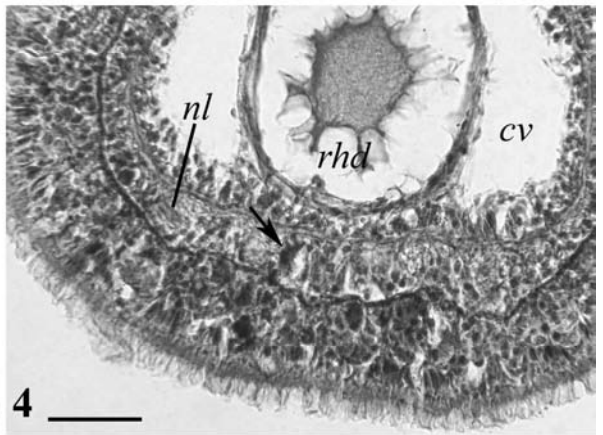
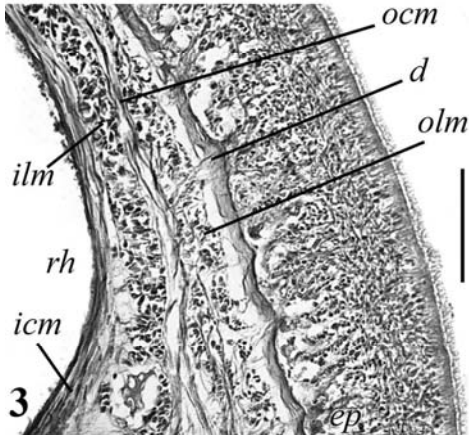
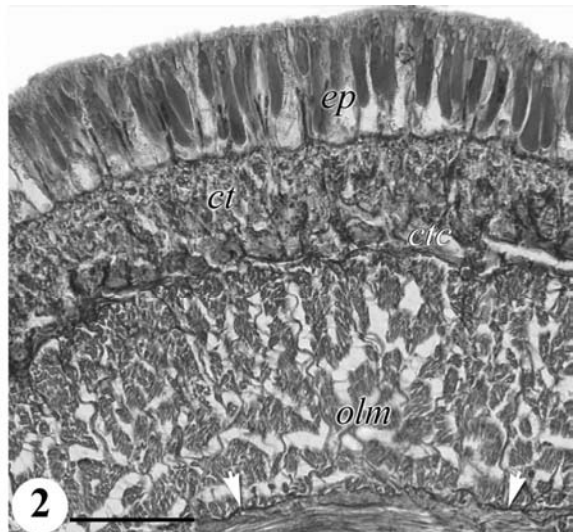
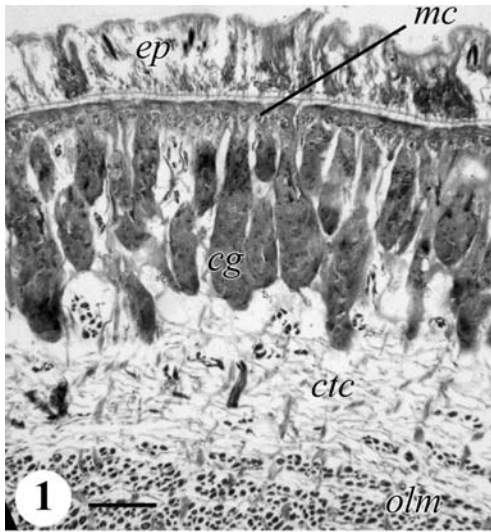


Таблица IV

Проекции продольных (1, 2, 4–7) и поперечных (3, 8, 9) срезов тотальных препаратов (фаллоидиновая метка, конфокальная лазерная сканирующая микроскопия):

- 1, 4 – *Carinoma mutabilis* (1 – эпидермальная мускульная сеть, область сразу позади рта; 4 – мозговой ганглий, стрелки – интраганглиозные мускульные волокна);
- 2, 3 – *Callinera* sp., эпидермис в области пигментного кольца (2 – эпидермальные диагональные мускульные волокна (стрелки); 3 – пучок эпидермальной радиальной мускулатуры в латеральном органе);
- 5 – *Cephalothrix simula*, передняя часть боковых нервных стволов (стрелки – интраганглиозные мускульные волокна);
- 6 – *Carinina* sp., эпидермальные волокна (стрелки) в передней части тела, латеральный участок;
- 7–9 – *Cerebratulus marginatus*, 7 – эпидермальные радиальные мускульные волокна; 8 – область кишечника, край тела (стрелки – эпидермальные радиальные мускульные волокна), 9 – область передней кишки (стрелки – эпидермальные радиальные мускульные волокна).

Сокращения: br – мозг, dm – дермальная мускулатура, dvm – дорсовентральная мускулатура, fg – передняя кишка, ep – эпидермис, ilm – внутренняя продольная мускулатура, lm – продольная мускулатура, ln – боковой нервный ствол, lo – латеральный орган, mcm – средняя кольцевая мускулатура, olm – наружная продольная мускулатура.

Масштаб: 50 мкм.

Plate IV

Confocal projections of the longitudinal (1, 2, 4–7) and transversal (3, 8, 9) sections of the body wall musculature labeled with phalloidin:

- 1, 4 – *Carinoma mutabilis*, 1 – epidermal muscle meshwork immediately posterior to the mouth; 4 – intraganglionic radial muscles (arrows) in the brain;
- 2, 3 – *Callinera* sp., 2 – diagonal epidermal muscle fibers (arrows) of pigment ring region; 3 – epidermal muscle bundle associated with lateral organ;
- 5 – *Cephalothrix simula*, intraganglionic radial muscles (arrows) in the lateral nerve cords;
- 6 – *Carinina* sp., radial epidermal muscles (arrows) of anterior body region, lateral view;
- 7–9 – *Cerebratulus marginatus*, 7 – radial epidermal muscles; 8 – intestine region (arrows indicate epidermal muscles); 9 – foregut region (arrows indicate radial muscles).

Abbreviations: br – brain, dm – dermal musculature, dvm – dorsoventral musculature, fg – foregut, ep – epidermis, ilm – inner longitudinal musculature, lm – longitudinal musculature, ln – lateral nerve cord, lo – lateral organ, mcm – middle circular musculature, olm – outer longitudinal musculature.

Scale: 50 μ m.

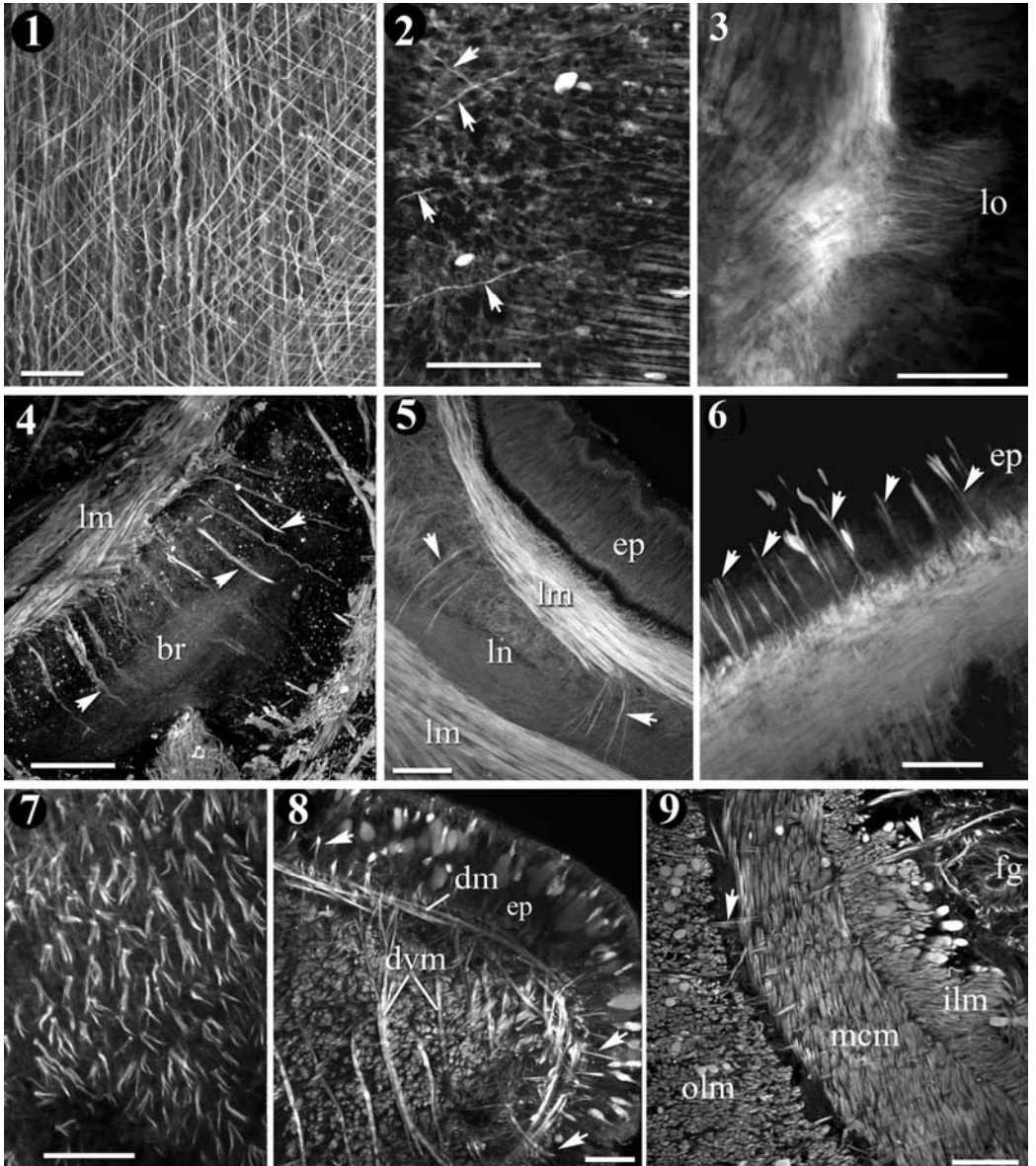


Таблица V

Проекции продольных (1–4) и поперечных (5–7) срезов тотальных препаратов (фаллоидиновая метка, конфокальная лазерная сканирующая микроскопия):

1 - *Cerebratulus marginatus*, дермальная мускулатура позади рта;

2 – *Poseidon viridis*, дермальная мускулатура в прецеребральной области;

3, 7 – *Lineus alborostratus*, 3 – дермальная мускулатура позади рта; 7 – дорсальная стенка тела, область передней кишки (стрелка – мускульный перекрест);

4–6 – *Hubrechtella juliae*, 4 – область мозга с дорсальной стороны; 5 – срез через мозг (стрелки – соединение дермальной и наружной кольцевой мускулатуры); 6 – стенка тела в области передней кишки.

Сокращения: br – мозг, cdm – кольцевая дермальная мускулатура, cm – кольцевая мускулатура, em – эпидермальная мускулатура, fm – мускулатура передней кишки, ilm – внутренняя кольцевая мускулатура, lm – продольная мускулатура, mc – мускулатура кутиса, olm – наружная продольная мускулатура, pr – хобот, rh – ринхоцель, zm – зигзагообразная мускулатура.

Масштаб: 50 мкм.

Plate V

Confocal projections of the longitudinal (1–4) and transversal (5–7) sections of the body wall musculature labeled with phalloidin:

1 - *Cerebratulus marginatus*, dermal musculature just behind mouth;

2 – *Poseidon viridis*, dermal musculature of precerebral region;

3, 7 – *Lineus alborostratus*, 3 – dermal musculature just behind mouth; 7 – dorsal body wall, foregut region (arrow indicates dorsal muscle cross);

4–6 – *Hubrechtella juliae*, 4 – brain region; 5 – section through the brain region showing connection of the dermal and outer circular muscles (arrows); 6 – ventral body wall in foregut region.

Abbreviations: br – brain, cdm – circular dermal musculature, cm – circular musculature, em – epidermal muscles, fm – foregut muscles, ilm – inner longitudinal musculature, lm – longitudinal musculature, mc – cutis musculature, olm – outer longitudinal musculature, pr – proboscis, rh – rynchocoel, zm – 'zigzag' musculature.

Scale: 50 μ m.

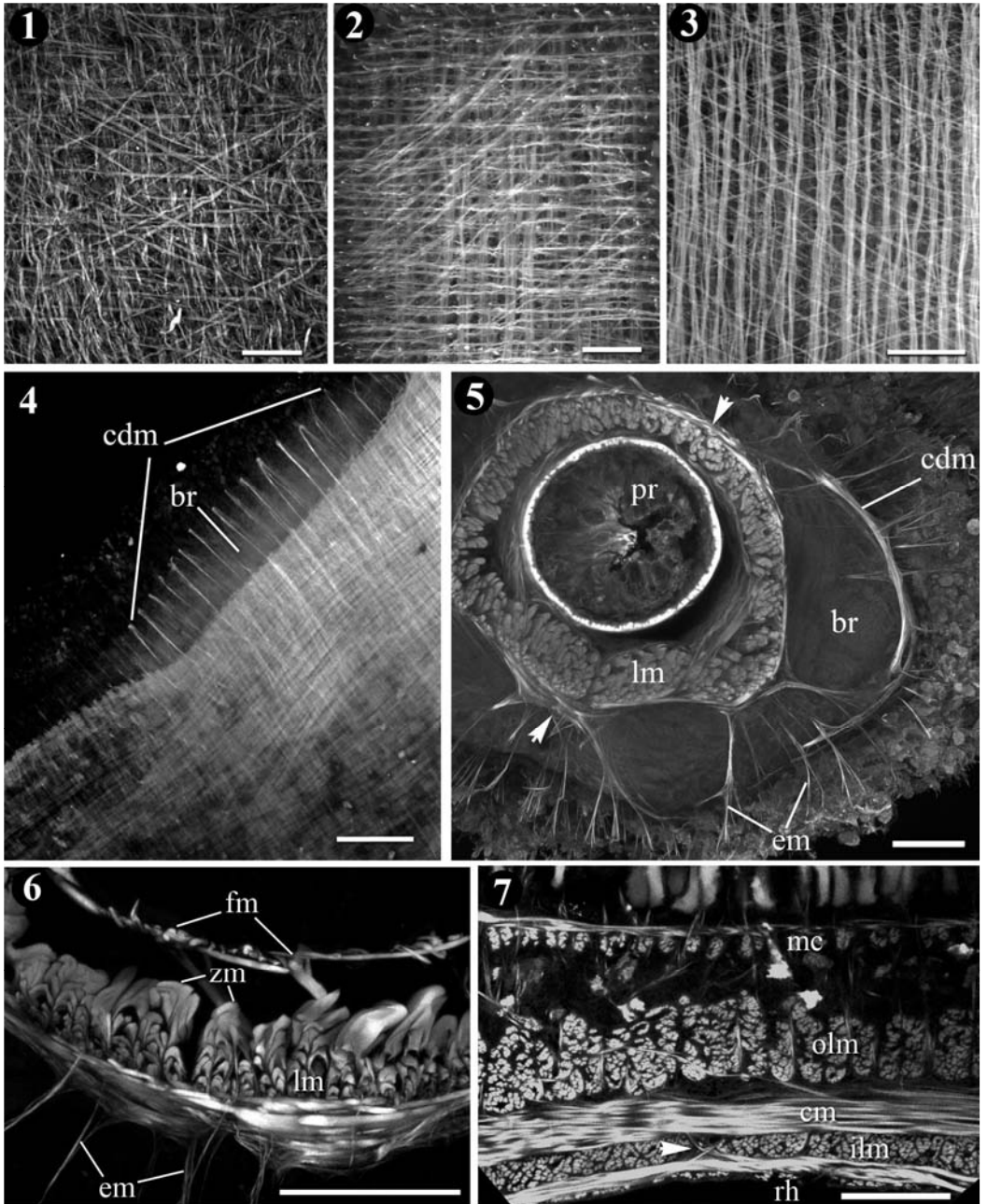


Таблица VI

Проекции продольных срезов через мускулатуру стенки тела (фаллоидиновая метка, конфокальная лазерная сканирующая микроскопия):

- 1 – *Carinina* sp., прецеребральная область;
- 2 – *Hubrechtella juliae*, сразу позади мозга;
- 3 – *Cephalothrix simula*, сразу позади рта;
- 4 – *Drepanophoridae* gen. sp., средняя часть тела;
- 5 – *Quasitetrastemma stimpsoni*, средняя часть тела;
- 6 – *Collarenemertes bimaculata*, средняя часть тела (стрелки – соединительно-тканые прослойки);
- 7 – *Tortus tokmakovae*, средняя часть тела;
- 8 – *Ototyphlonemertes valentinae*, головной конец;
- 9 – *Lineidae* gen. sp., ювенильная особь, вышедшая из пилидия (стрелки – диагональные мышечные волокна).

Масштаб: 1–5, 7–9 – 50 мкм, 6 – 100 мкм.

Plate VI

Confocal projections of the longitudinal sections of the body wall musculature labeled with phalloidin:

- 1 – *Carinina* sp., precerebral region;
- 2 – *Hubrechtella juliae*, just behind mouth;
- 3 – *Cephalothrix simula*, just behind mouth;
- 4 – *Drepanophoridae* gen. sp., middle body region;
- 5 – *Quasitetrastemma stimpsoni*, middle body region;
- 6 – *Collarenemertes bimaculata*, middle body region (arrowheads indicate fascias of the extra-cellular matrix);
- 7 – *Tortus tokmakovae*, middle body region;
- 8 – *Ototyphlonemertes valentinae*, anterior end;
- 9 – *Lineidae* gen. sp., freshly hatched juvenile (arrows indicate diagonal body muscles).

Scale: 1–5, 7–9 – 50 μm , 6 – 100 μm .

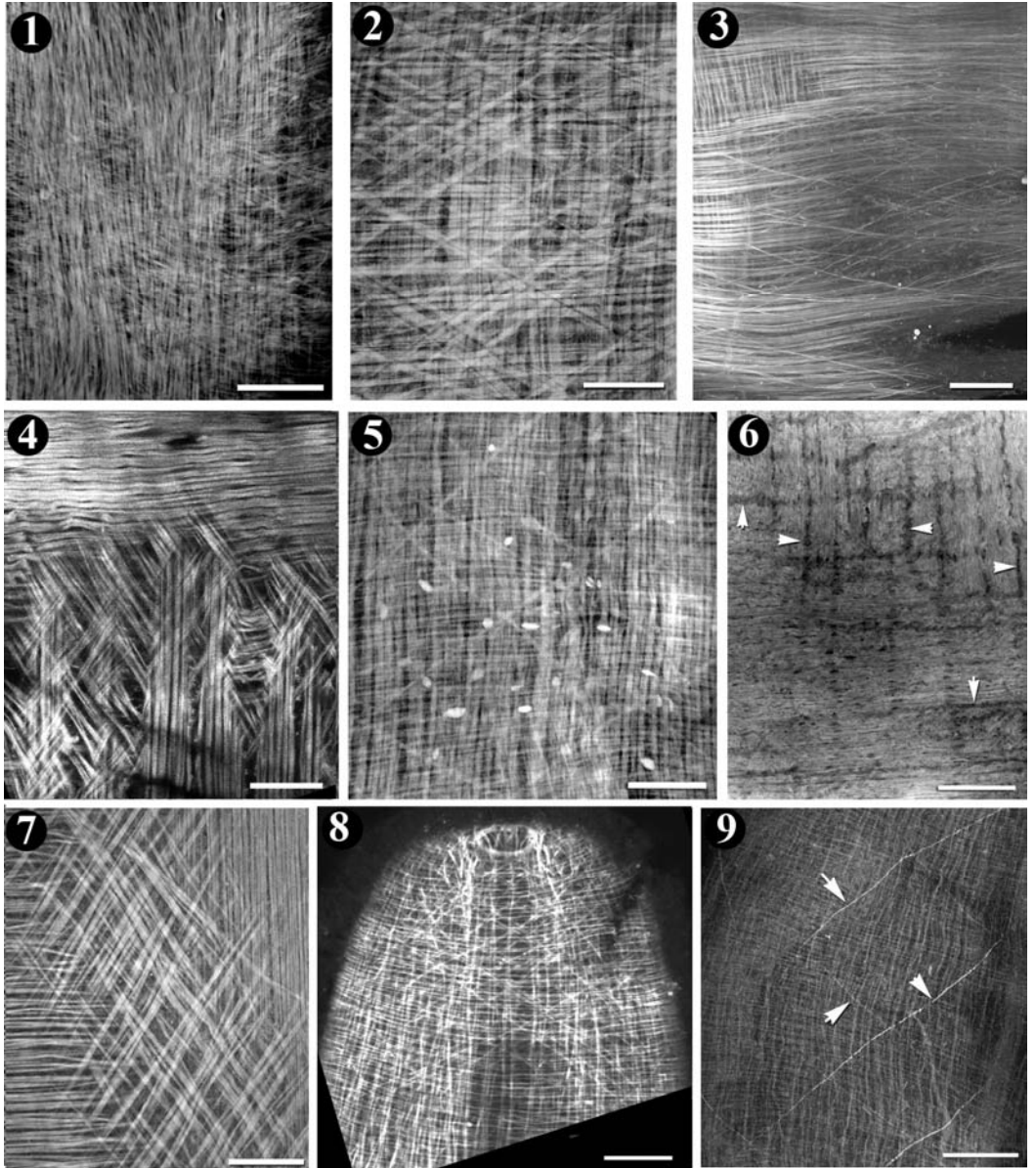


Таблица VII

Строение мускулатуры стенки тела на поперечных (1–5) и продольных (6) срезах:

- 1 – *Collarenemertes bimaculata*, область передней кишки;
- 2 – *Uniporus borealis*, область передней кишки (черные стрелки – тяжи дорсовентральной мускулатуры, белая – диагональная мускулатура);
- 3 – *Dinonemertes arctica*, область кишечника;
- 4 – *Planktonemertes* sp., область кишечника (стрелки – тяжи дорсовентральной мускулатуры);
- 5 – *Tubulanus punctatus*, область передней кишки (продольная мускулатура);
- 6 – *Korotkevitschia pelagica*, область передней кишки (стрелки – диагональные мускульные волокна).

Сокращения: d – дермис, in – кишечник, lm – продольная мускулатура, ocm – наружная кольцевая мускулатура, p – паренхима.

Масштаб: 100 мкм.

Plate VII

Transversal (1–5) and longitudinal (6) histological sections showing body wall musculature:

- 1 – *Collarenemertes bimaculata*, foregut region;
- 2 – *Uniporus borealis*, foregut region (black arrows indicate dorsoventral muscles, white arrow indicates diagonal musculature);
- 3 – *Dinonemertes arctica*, intestinal region;
- 4 – *Planktonemertes* sp., intestinal region (arrows indicate dorsoventral muscles);
- 5 – *Tubulanus punctatus*, foregut region, body longitudinal musculature;
- 6 – *Korotkevitschia pelagica*, foregut region (arrows indicate diagonal muscles).

Abbreviations: d – dermis, in – intestine, lm – longitudinal musculature, ocm – outer circular musculature, p – parenchyma.

Scale: 100 μ m.

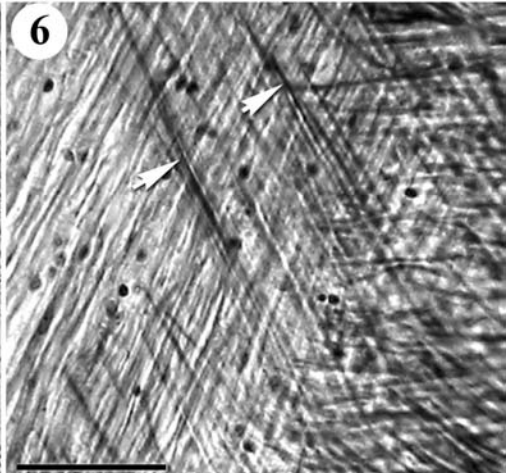
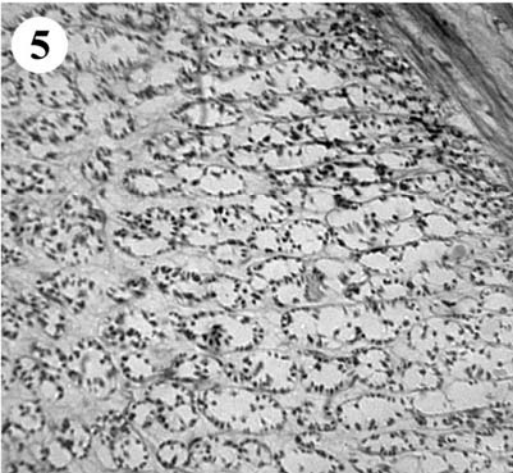
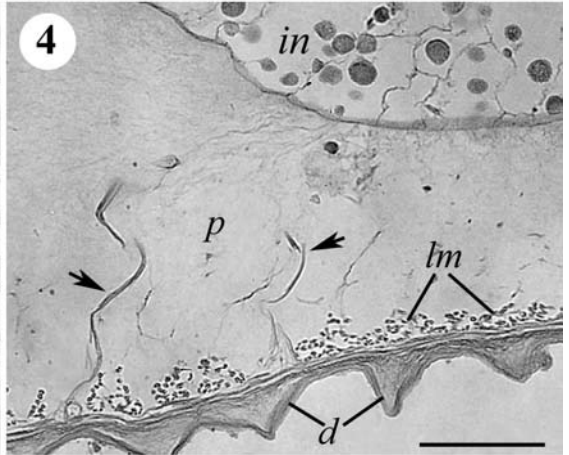
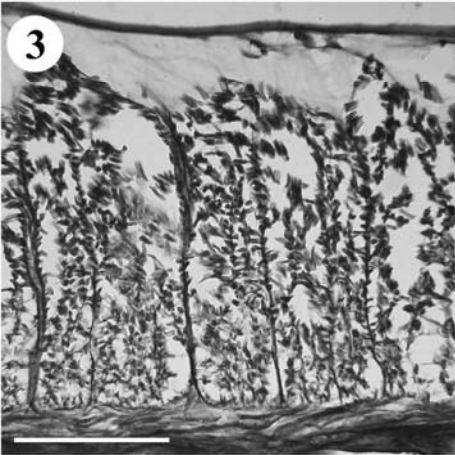
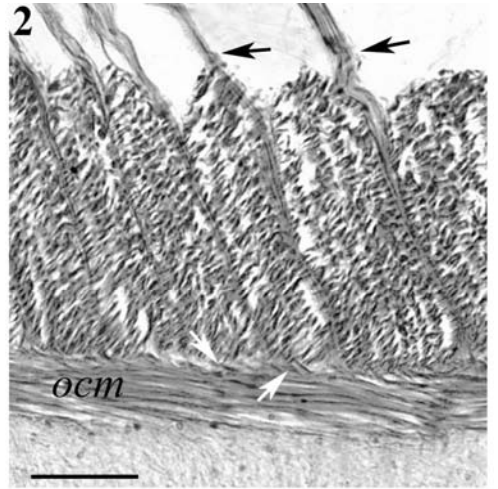
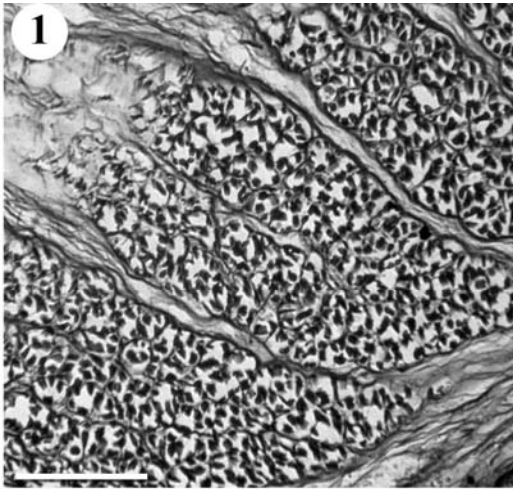


Таблица VIII

Детали строения мускулатуры на поперечных срезах:

- 1, 2 – *Quequenina callaina*, 1 – область мозга (стрелка – пологая прецеребральная септа); 2 – область присоединения хобота к ринхоцелю;
- 3 – *Nipponnemertes* sp., мускулатура стенки тела;
- 4 – *Neoemphleptonema paramusirensis*, область мозга (стрелка – прецеребральная септа);
- 5 – *Amphiporus angulatus*, стенка тела в области желудка;
- 6 – *Poseidonemertes maslakovae*, стенка тела в области желудка (стрелка – соединительно-тканная прослойка).

Сокращения: br – мозг, cg – головные железы, co – церебральный орган, d – дермис, ilm – внутренняя продольная мускулатура, ocm – наружная кольцевая мускулатура, oe – пищевод, olm – наружная продольная мускулатура, pcs – прецеребральная септа, pn – нерв хобота, rh – ринхоцель, rhd – ринходеум, smg – субмускулярные железы, st – желудок.

Масштаб: 1, 2, 4 – 100 мкм, 3, 5 – 50 мкм, 6 – 30 мкм.

Plate VIII

Transversal histological sections showing body wall musculature:

- 1, 2 – *Quequenina callaina*, 1 – brain region (arrow indicates flat precerebral septum); 2 – proboscis insertion region;
- 3 – *Nipponnemertes* sp., body wall musculature;
- 4 – *Neoemphleptonema paramusirensis*, brain region (arrow indicates precerebral septum);
- 5 – *Amphiporus angulatus*, body wall of the stomach region;
- 6 – *Poseidonemertes maslakovae*, body wall of the stomach region (arrows indicate layer of the extra-cellular matrix).

Abbreviations: br – brain, cg – cephalic glands, co – cerebral organ, d – dermis, ilm – inner longitudinal musculature, ocm – outer circular musculature, oe – oesophagus, olm – outer longitudinal musculature, pcs – precerebral septum, pn – proboscis nerve, rh – rynchocoel, rhd – rynchodaeum, smg – submuscular glands, st – stomach.

Scale: 1, 2, 4 – 100 μ m, 3, 5 – 50 μ m, 6 – 30 μ m.

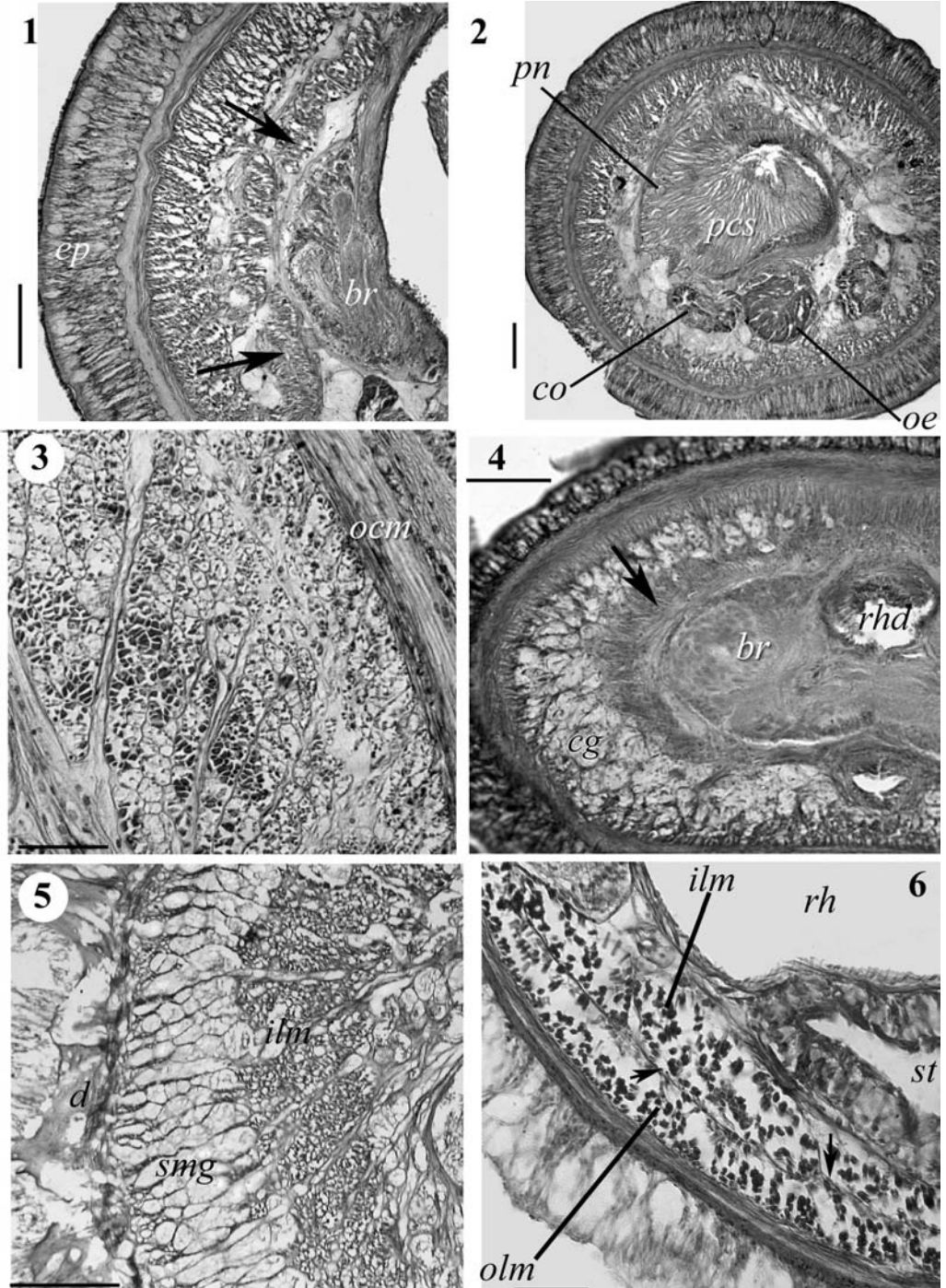


Таблица IX

Детали строения на поперечных срезах:

- 1 – *Malacobdella grossa*, область передней кишки (стрелка – дорсовентральная мускулатура);
- 2 – *QuasitetraSTEMMA nigrifrons*, область желудка (стрелка – дорсовентральная мускулатура);
- 3 – *Baseodiscus* cf. *princes*, область рта (стрелка – связь дермальной мускулатуры с висцеральной мускулатурой передней кишки);
- 4 – *Cerebratulus niveus*, область передней кишки (стрелка – дорсальный нерв);
- 5 – *Carinina* sp., прецеребральная область (стрелки – поперечная мускулатура);
- 6 – *Callinera kasyanovi*, область кишечника (стрелки – центральная продольная мускулатура).

Сокращения: cl – головная кровеносная лакуна, en – эндотелий, fg – передняя кишка, icm – внутренняя кольцевая мускулатура, ilm – внутренняя продольная мускулатура, ocm – наружная кольцевая мускулатура, olm – наружная продольная мускулатура, rh – ринхоцель, srp – субринхоцельный пласт продольной мускулатуры, st – желудок.

Масштаб: 1, 2 – 50 мкм, 3–6 – 100 мкм.

Plate IX

Transversal histological sections:

- 1 – *Malacobdella grossa*, foregut region (arrow indicates dorsoventral musculature);
- 2 – *QuasitetraSTEMMA nigrifrons*, stomach region (arrow indicates dorsoventral musculature);
- 3 – *Baseodiscus* cf. *princes*, oral region (arrow indicates connection between dermal musculature and visceral foregut musculature);
- 4 – *Cerebratulus niveus* (arrow indicates dorsal nerve);
- 5 – *Carinina* sp., precerebral region (arrows indicate transversal musculature);
- 6 – *Callinera kasyanovi*, intestinal region (arrow indicates central longitudinal musculature).

Abbreviations: cl – cephalic blood lacunae, en – endothelium, fg – foregut, icm – inner circular musculature, ilm – inner longitudinal musculature, ocm – outer circular musculature, olm – outer longitudinal musculature, rh – rhyncho-coel, srp – subrhyncho-coel plate of longitudinal muscles, st – stomach.

Scale: 1, 2 – 50 μ m, 3–6 – 100 μ m.

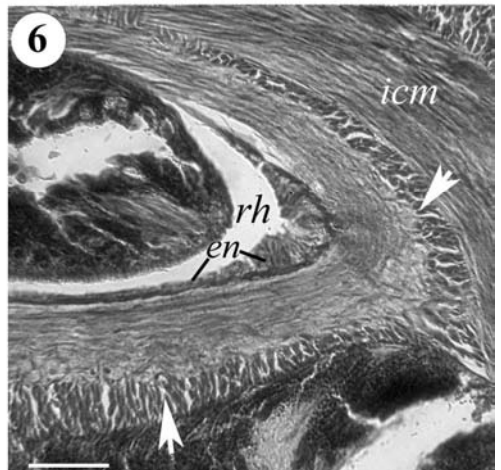
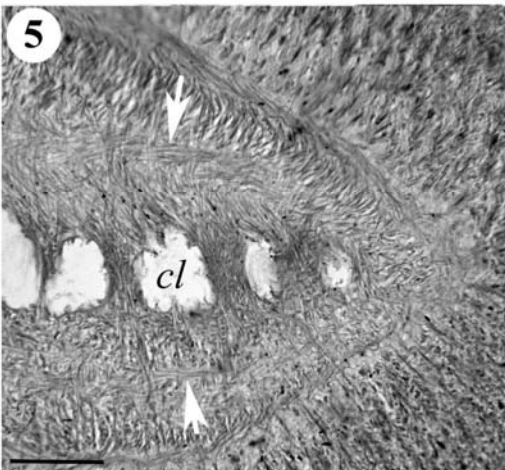
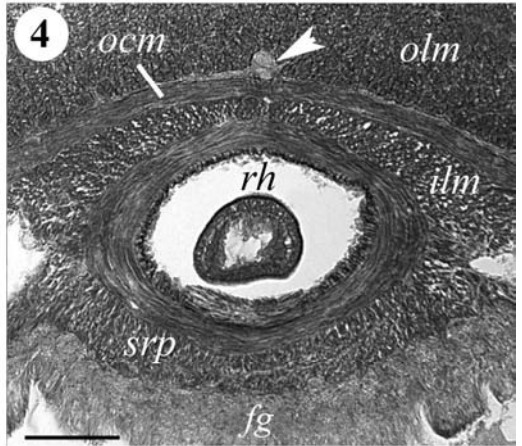
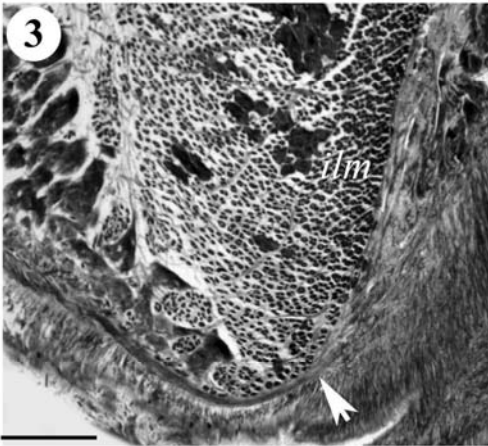
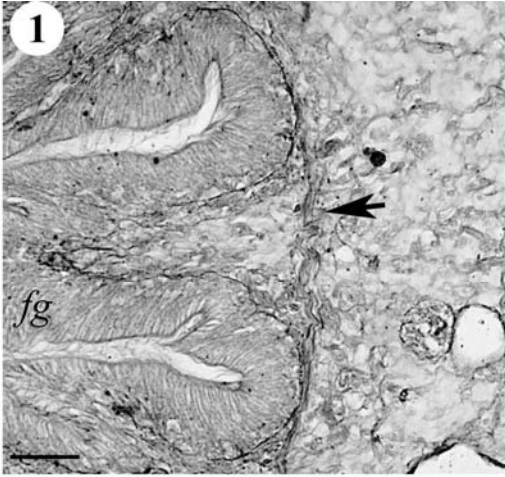


Таблица X

Проекции поперечных срезов тотальных препаратов (фаллоидиновая метка, конфокальная лазерная сканирующая микроскопия):

- 1 – *Carinina* sp., область передней кишки;
- 2 – *Cephalotrichella* cf. *alba*, область передней кишки (большая стрелка – продольная мускулатура стенки тела, связанная с боковым нервным стволом, маленькие стрелки – внутренняя кольцевая мускулатура);
- 3, 4 – *Cephalothrix simula*, область передней кишки (3 – боковой нервный ствол, большая стрелка – внутреннее отщепление наружной кольцевой мускулатуры, маленькие стрелки – внутренняя кольцевая мускулатура; 4 – дорсальный мускульный перекрест);
- 5 – *Tubulanus punctatus*, дорсальный мускульный перекрест;
- 6 – Drepanophoridae gen. sp., область передней кишки (большая стрелка – диагональная мускулатура, маленькие стрелки – отдельные тяжи дорсовентральной мускулатуры);
- 7, 8 – *Malacobdella grossa*, 7 – боковая стенка передней кишки стрелки – висцеральная мускулатура папилл передней кишки); 8 – вентральная стенка передней кишки (маленькие стрелки – внутренние кольцевые волокна).

Сокращения: dc – дорсальный перекрест, dv – дорсовентральная мускулатура, fg – передняя кишка, lm – продольная мускулатура, icm – внутренняя кольцевая мускулатура, ln – боковой нервный ствол, ocm – наружная кольцевая мускулатура, pr – хобот, rh – ринхоцель, srm – субринхоцельный мускульный пласт, vc – вентральный перекрест, vm – висцеральная мускулатура.

Масштаб: 50 мкм.

Plate X

Confocal projections of the longitudinal sections of phalloidin-labeled specimens:

- 1 – *Carinina* sp., foregut region;
- 2 – *Cephalotrichella* cf. *alba*, foregut region (larger arrow indicates body longitudinal muscles associated with lateral nerve cord, smaller arrows indicate inner circular muscles);
- 3, 4 – *Cephalothrix simula*, foregut region (3 – lateral nerve cord, larger arrow indicates inner branch of the outer circular musculature, smaller arrows indicate inner circular muscles; 4 – dorsal muscle cross);
- 5 – *Tubulanus punctatus*, foregut region, dorsal muscle cross;
- 6 – Drepanophoridae gen. sp., foregut region (larger arrow indicates diagonal musculature, smaller arrows indicate strands of the dorso-ventral muscles);
- 7, 8 – *Malacobdella grossa*, foregut region (7 – lateral foregut wall, arrows indicate visceral muscles of the foregut papillae; 8 – ventral foregut wall, arrows indicate inner circular muscle fibers).

Abbreviations: dc – dorsal muscle cross, dv – dorsoventral muscles, fg – foregut, lm – longitudinal musculature, icm – inner circular musculature, ln – lateral nerve cord, ocm – outer circular musculature, pr – proboscis, rh – rhynchocoel, srm – subrhynchocoel muscle plate, vc – ventral muscle cross, vm – visceral muscles.

Scale: 50 μ m.

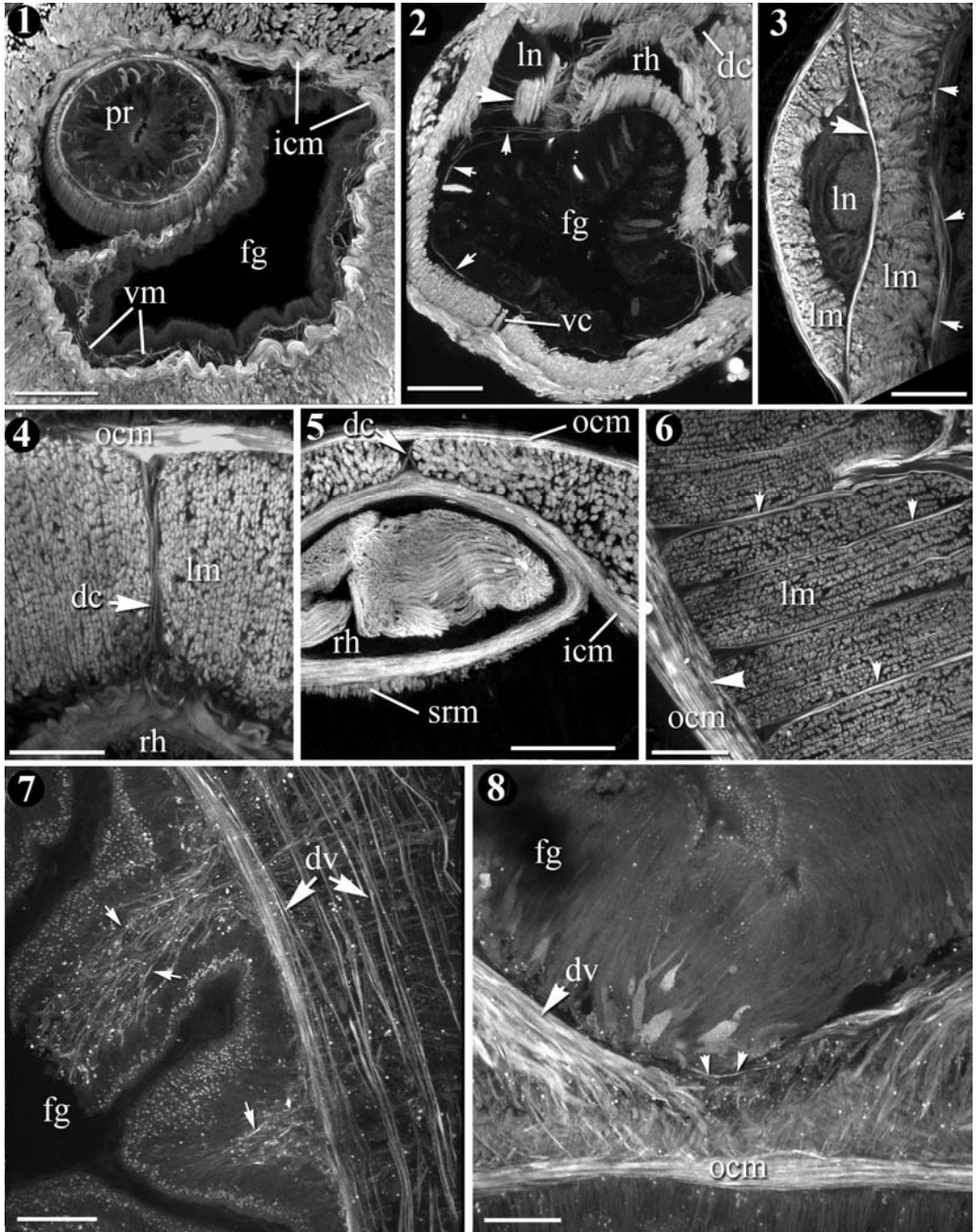


Таблица XI

Проекции поперечных (1–3, 5–9) и продольных (4) срезов тотальных препаратов (фаллоидиновая метка, лазерная конфокальная микроскопия):

- 1 – *Poseidon viridis*, стенка передней кишки;
- 2 – *Cerebratulus marginatus*, стенка передней кишки;
- 3 – *Tortus tokmakovae*, пищевод;
- 4, 5 – *Carinoma mutabilis*, 4 – вентральная стенка ринхоцеля с субринхоцельным мускульным переплетением; 5 – область передней кишки (белые стрелки – продольные мускульные волокна на периферии бокового нерва, черные стрелки – внутренняя ветвь наружной кольцевой мускулатуры);
- 6 – *Lineus alborostratus*, терминальная часть, фронтальные органы (стрелки);
- 7 – *Cerebratulus signatus*, боковой нервный ствол (стрелки – нейромиофибриллы);
- 8 – Drepanophoridae gen. sp., боковой нервный ствол (стрелки – нейромиофибриллы);
- 9 – *Collarenemertes bimaculata*, боковой нервный ствол (стрелки – нейромиофибриллы).

Сокращения: cm – кольцевая мускулатура, dm – диагональная мускулатура, ep – эпидермис, fg – передняя кишка, icm – внутренняя кольцевая мускулатура, lm – продольная мускулатура, ln – боковые нервные стволы, ocm – наружная кольцевая мускулатура, olm – наружная продольная мускулатура, np – нейропилль, rh – ринхоцель, rhd – ринходеум, vm – висцеральная продольная мускулатура.

Масштаб: 50 мкм.

Plate XI

Confocal projections of the transversal (1–3, 5–9) and longitudinal (4) sections of phalloidin-labeled specimens:

- 1 – *Poseidon viridis*, foregut wall;
- 2 – *Cerebratulus marginatus*, foregut wall;
- 3 – *Tortus tokmakovae*, oesophagus region;
- 4, 5 – *Carinoma mutabilis*, 4 – ventral rhynchocoel wall (circular muscles) and subrhynchocoel muscular meshwork; 5 – foregut region (white arrows indicate peripheral longitudinal muscle fibers of longitudinal nerve cord, black arrows indicate inner branch of the outer circular musculature);
- 6 – *Lineus alborostratus*, anterior tip, frontal organs (arrows);
- 7 – *Cerebratulus signatus*, lateral nerve cord (arrows indicate neuromyofibrillae);
- 8 – Drepanophoridae gen. sp., lateral nerve cord (arrows indicate neuromyofibrillae);
- 9 – *Collarenemertes bimaculata*, lateral nerve cord (arrows indicate neuromyofibrillae).

Abbreviations: cm – circular musculature, dm – diagonal musculature, ep – epidermis, fg – foregut, icm – inner circular musculature, lm – longitudinal musculature, ln – lateral nerve cord, ocm – outer circular musculature, olm – outer longitudinal musculature, np – neuropile, rh – rhynchocoel, rhd – rhynchodaeum, vm – visceral longitudinal muscles.

Scale: 50 μ m.

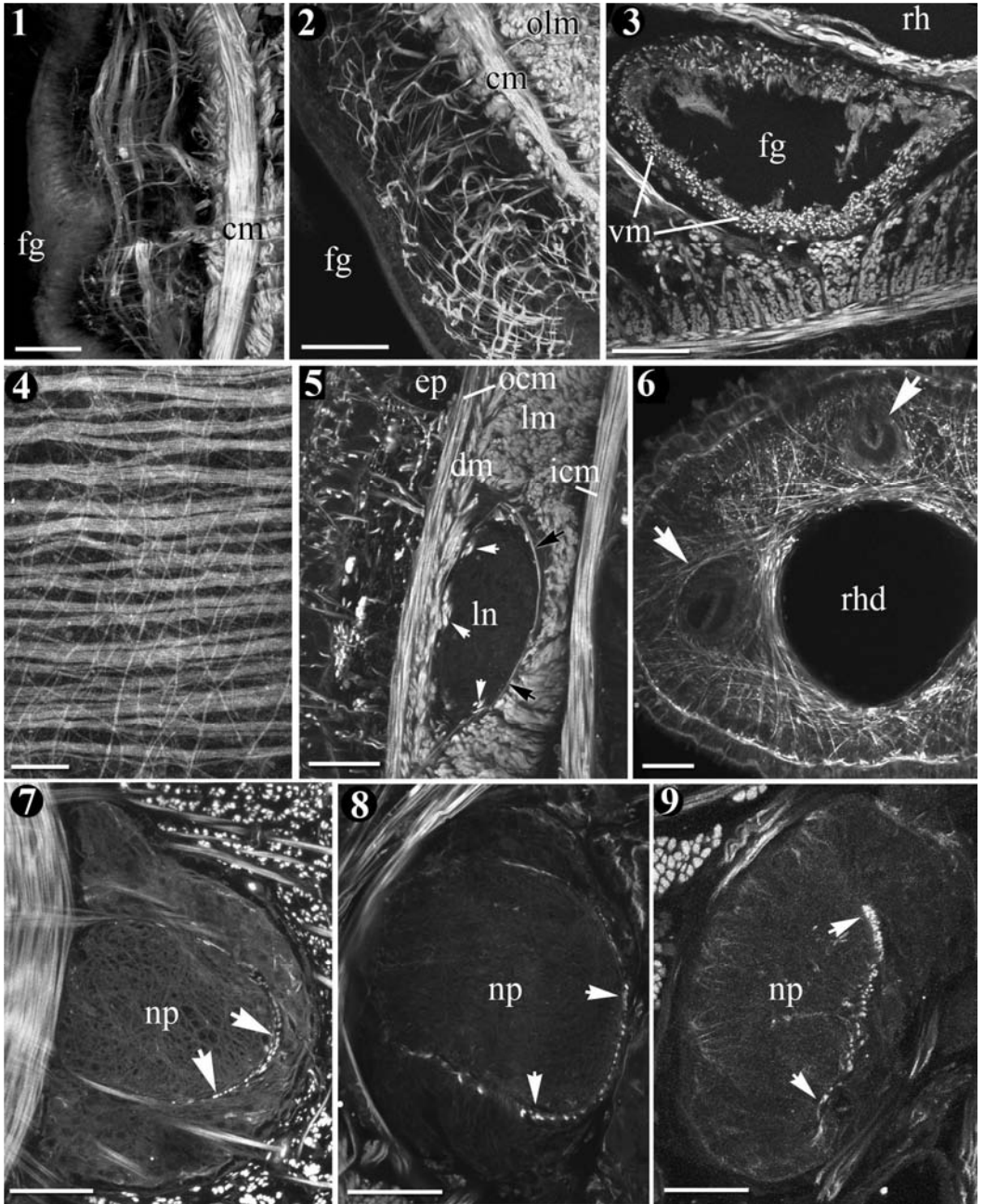


Таблица XII

Детали строения хоботной системы на поперечных (1–3, 5), фронтальном (4) и сагиттальном (6) срезах:

- 1, 2 – *Dinonemertes alberti*, 1 – передняя часть ринходеума (стрелка – мускулатура, окружающая ринходеум); 2 – область присоединения хобота к ринхоцелю (стрелки);
- 3 – *Crassonemertes robusta*, область непосредственно перед мозгом (стрелки – прецеребральная септа);
- 4 – *Baseodiscus* cf. *princeps*, область мозга (стрелка – прецеребральная септа);
- 5 – *Oerstedia* sp., область непосредственно перед мозгом (стрелки – прецеребральная септа);
- 6 – *Collarenemertes bimaculata*, ринхостомадеум.

Сокращения: br – мозг, cg – головные железы, oe – пищевод, p – паренхима, pr – хобот, rh – ринхоцель, rhd – ринходеум, rhs – ринхостомадеум, st – желудок.

Масштаб: 100 мкм.

Plate XII

Transversal (1–3, 5), frontal (4), and sagittal (6) histological sections showing morphology of proboscis apparatus:

- 1, 2 – *Dinonemertes alberti*, 1 – anterior part of rhynchodaeum (arrow indicates musculature surrounding rhynchodaeum); 2 – proboscis insertion (arrows);
- 3 – *Crassonemertes robusta*, section immediately anterior to the brain (arrows indicate precerebral septum);
- 4 – *Baseodiscus* cf. *princeps*, cerebral region (arrow indicates precerebral septum);
- 5 – *Oerstedia* sp., section immediately anterior to the brain (arrows indicate precerebral septum);
- 6 – *Collarenemertes bimaculata*, rhynchodaeum.

Abbreviations: br – brain, cg – cephalic glands, oe – oesiphagus, p – parenchyma, pr – proboscis, rh – rhynchoceol, rhd – rhynchodaeum, rhs – rhynchostomadeum, st – stomach.

Scale: 100 μ m.

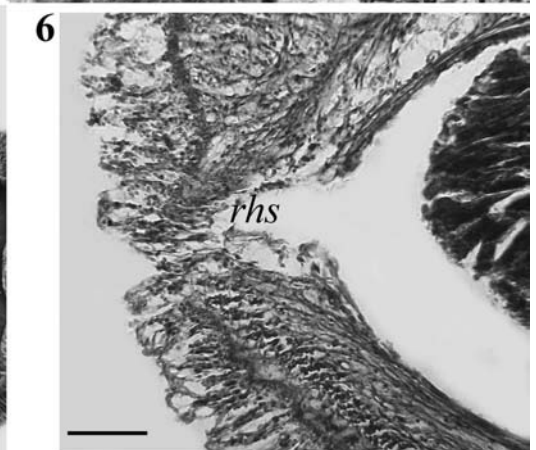
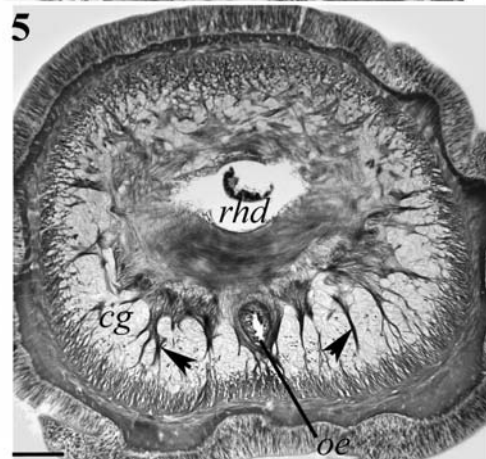
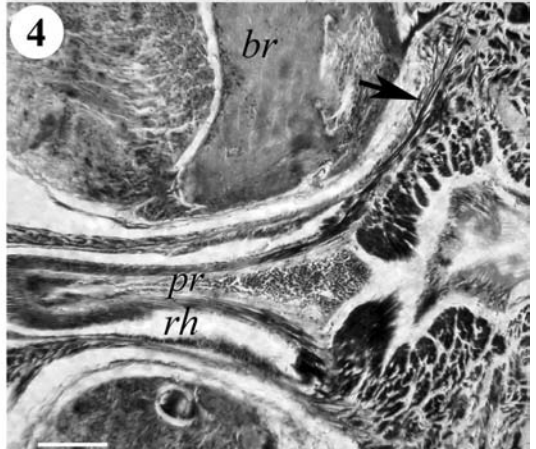
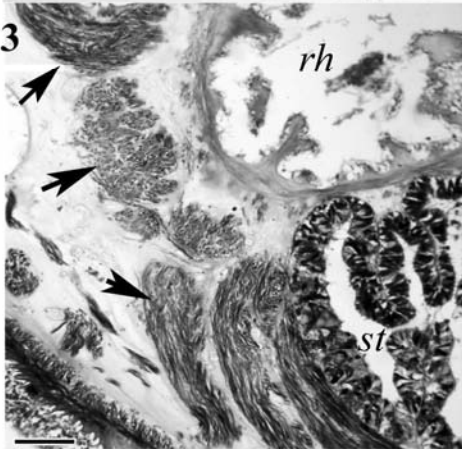
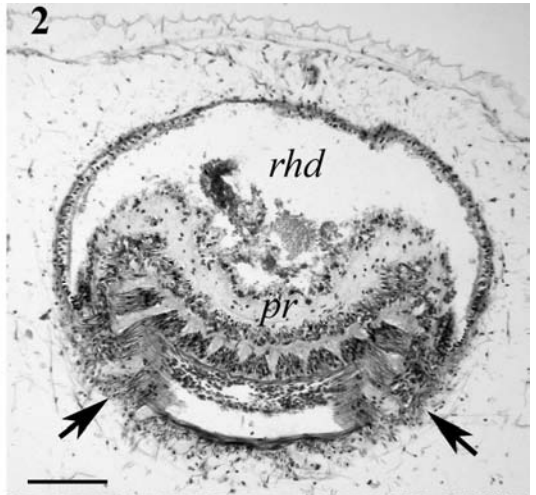
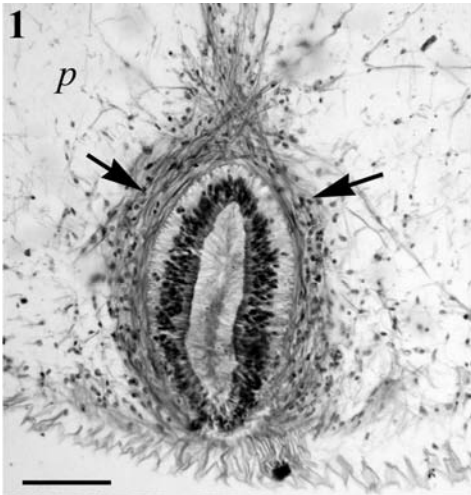


Таблица XIII

Детали строения хоботной системы на поперечных срезах:

1 – *Carinina* sp., ринходеум;

2, 4 – *Callinera zhirmunskyi*, 2 – ринходеум перед мозгом; 4 – ринходеум в области рта;

3 – *Crassonemertes robusta*, ринходеум и передняя кишка;

5 – *Malacobdella grossa*, передняя часть передней кишки;

6 – *Gurjanovella murmanica*, ринходеум и передняя кишка.

Сокращения: br – мозг, cg – головные железы, cl – головная лакуна, fg – передняя кишка, ln – боковой нервной ствол, p – паренхима, pr – хобот, rhd – ринходеум, v – поперечные кровеносные сосуды.

Масштаб: 100 мкм.

Plate XIII

Transversal histological sections showing morphology of proboscis apparatus:

1 – *Carinina* sp., rhynchodaeum, precerebral region;

2, 4 – *Callinera zhirmunskyi*, 2 – rhynchodaeum, precerebral region; 4 – rhynchodaeum, oral region;

3 – *Crassonemertes robusta*, rhynchodaeum and foregut;

5 – *Malacobdella grossa*, anterior foregut region;

6 – *Gurjanovella murmanica*, rhynchodaeum and foregut.

Abbreviations: br – brain, cg – cephalic glands, cl – cephalic blood lacuna, fg – foregut, ln – lateral nerve cord, p – parenchyma, pr – proboscis, rhd – rhynchodaeum, v – transversal blood vessel.

Scale: 100 μ m.

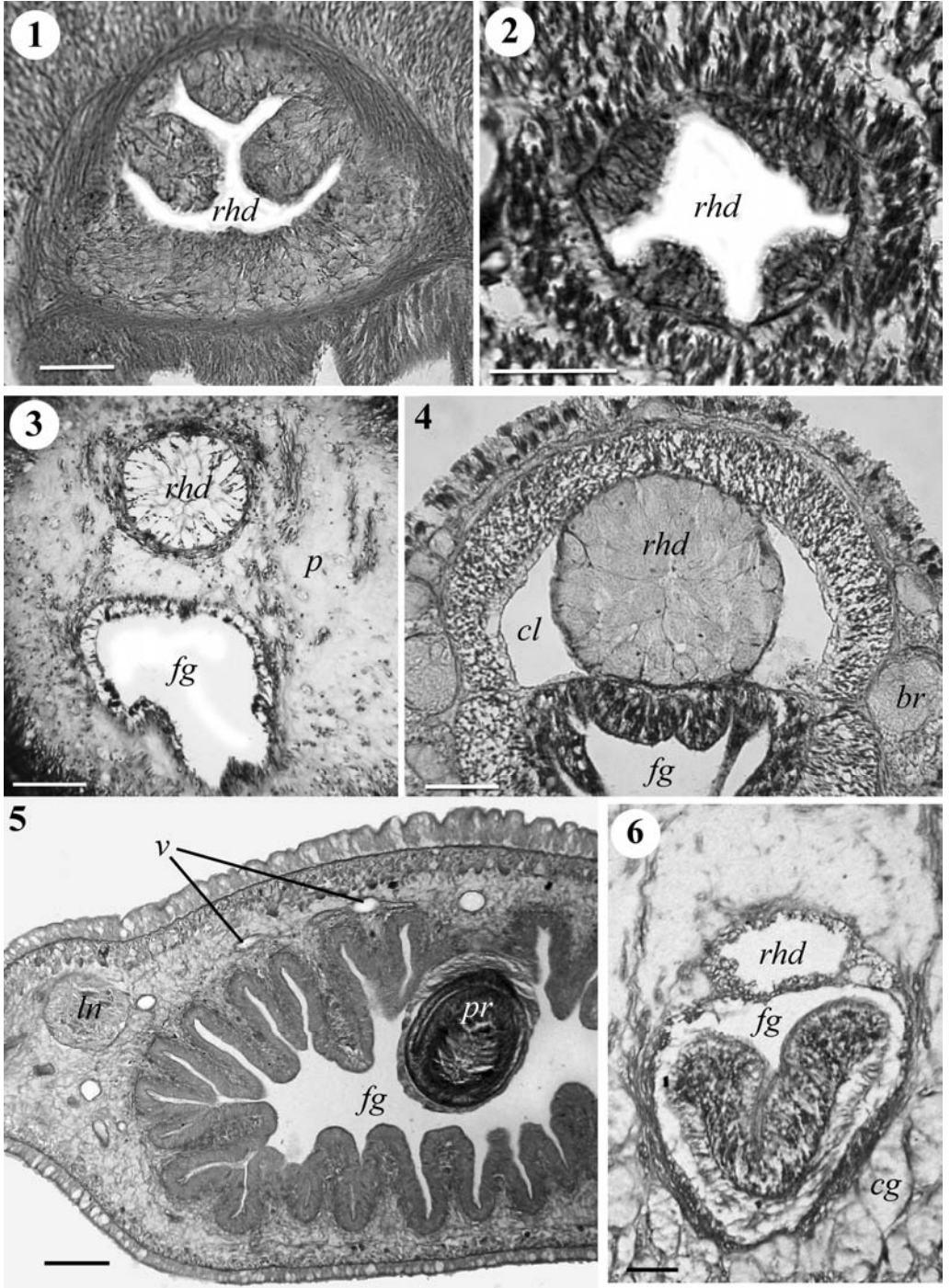


Таблица XIV

Проекции продольных (1–4, 7) и поперечных (5, 6, 8) срезов тотальных препаратов (фаллоидиновая метка, конфокальная лазерная сканирующая микроскопия):

- 1 – *Tubulanus punctatus*, железы ринходеума;
- 2 – *Ototyphlonemertes martynovi*, область мозга;
- 3 – *Ototyphlonemertes valentinae*, область мозга (стрелки – постцеребральные радиальные мускульные волокна);
- 4 – *Oerstedtia phoresiae*, открытая прецеребральная септа (стрелки);
- 5 – *Cerebratulus marginatus*, область присоединения хобота к ринходеуму;
- 6, 7 – *Malacobdella grossa*, ринхоцель;
- 8 – Drepanophoridae gen. sp., ринхоцель.

Сокращения: br – мозг, pr – хобот, ps – прецеребральная септа, rd – ринходеум, sr – сфинктер ринходеума.

Масштаб: 1, 2, 5 – 100 мкм, 3, 4, 6–8 – 50 мкм.

Plate XIV

Confocal projections of the longitudinal (1–4, 7) and transversal (5, 6, 8) sections of proboscis apparatus labeled with phalloidin:

- 1 – *Tubulanus punctatus*, rhynchodeal glands;
- 2 – *Ototyphlonemertes martynovi*, cerebral region;
- 3 – *Ototyphlonemertes valentinae*, cerebral region (arrows indicate postcerebral radial muscles);
- 4 – *Oerstedtia phoresiae*, open precerebral septum (arrows);
- 5 – *Cerebratulus marginatus*, proboscis insertion region;
- 6, 7 – *Malacobdella grossa*, rhynchocoel;
- 8 – Drepanophoridae gen. sp., rhynchocoel.

Abbreviations: br – brain, pr – proboscis, ps – precerebral septum, rd – rhynchodaeum, sr – rhynchodeal sphincter.

Scale: 1, 2, 5 – 100 μm , 3, 4, 6–8 – 50 μm .

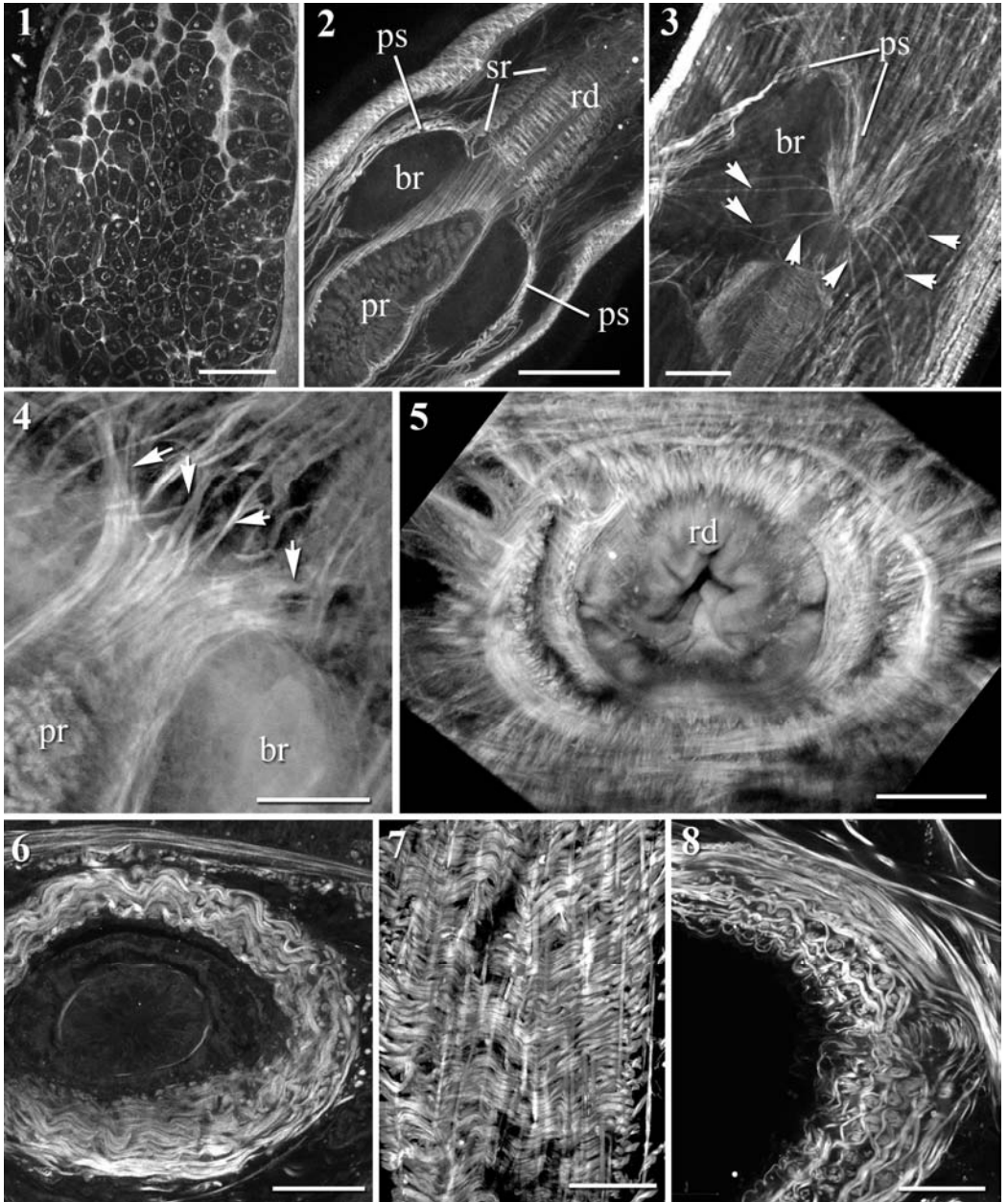


Таблица XV

Детали строения на поперечных срезах (1–5) и тотальном препарате (6):

1, 2 – *Cerebratulus fuscus*, 1 – область вхождения дорсального сосуда в стенку ринхоцеля (стрелки – переплетение мускулатуры); 2 – дорсальная часть ринхоцеля (стрелка – дорсальный нерв);

3, 4 – *Carinoma sachalinensis*, 3 – нефридиальная область; 4 – ринхоцель в задней половине тела;

5 – *Callinera zhirmunskyi*, передняя часть ринхоцеля (стрелки – боковые выпячивания ринхоцеля);

6 – *Callinera* sp., задняя часть ринхоцеля, in vivo.

Сокращения: dn – дорсальный нерв, fg – передняя кишка, icm – внутренняя кольцевая мускулатура, ilm – внутренняя продольная мускулатура, in – кишечник, lm – продольная мускулатура, ln – боковой нервный ствол, ocm – наружная кольцевая мускулатура, olm – наружная продольная мускулатура, pn – нервы хобота, pr – хобот, rh – ринхоцель, rs – ринхоцельный мускульный карман, v – кровеносный сосуд, vp – вхождение спинного сосуда в стенку ринхоцеля.

Масштаб: 1-3, 5, 6 – 100 мкм, 4 – 50 мкм.

Plate XV

Transversal histological sections (1–5) and photomicrograph of squeezed live specimens (6):

1, 2 – *Cerebratulus fuscus*, 1 – vascular plug region (arrows indicate interwoven muscles); 2 – dorsal rhynchocoel wall (arrow indicates dorsal nerve);

3, 4 – *Carinoma sachalinensis*, 3 – nephridial region; 4 – rhynchocoel, intestinal region;

5 – *Callinera zhirmunskyi*, rhynchocoel, foregut region (arrows indicate lateral rhynchocoel protrusions);

6 – *Callinera* sp., posterior rhynchocoel portion.

Abbreviations: dn – dorsal nerve, fg – foregut, icm – inner circular musculature, ilm – inner longitudinal musculature, in – intestine, lm – longitudinal musculature, ln – lateral nerve cord, ocm – outer circular musculature, olm – outer longitudinal musculature, pn – proboscis nerve, pr – proboscis, rh – rhynchocoel, rs – rhynchocoel muscular sac, v – blood vessel, vp – vascular plug.

Scale: 1-3, 5, 6 – 100 μ m, 4 – 50 μ m.

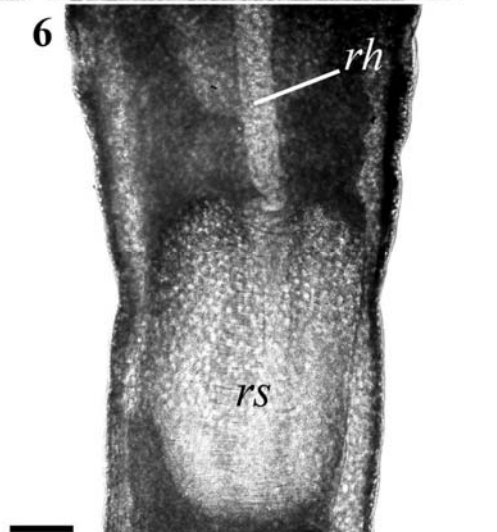
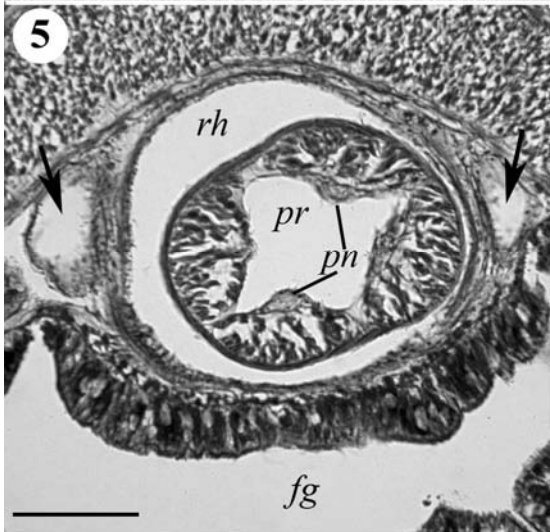
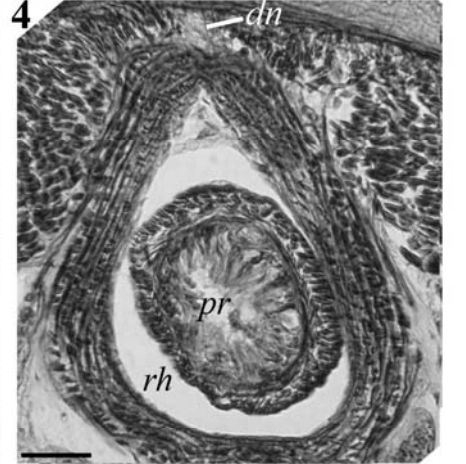
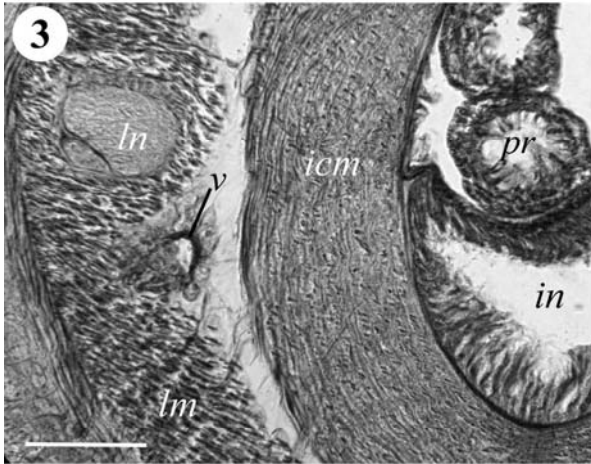
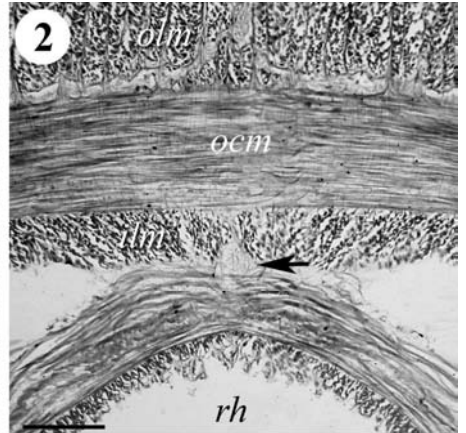
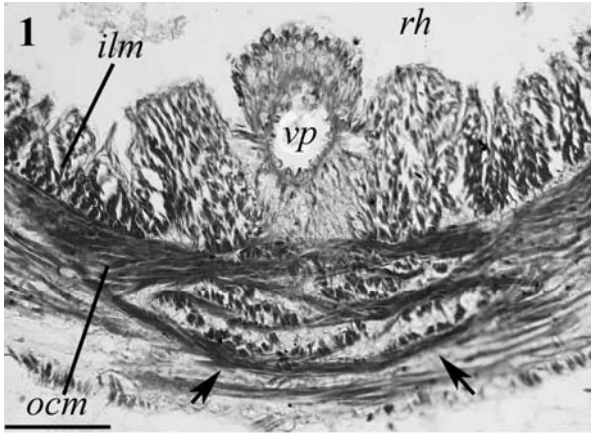


Таблица XVI

Детали строения ринхоцеля на поперечных срезах:

1, 2 – *Tubulanus* sp., область перехода переднего отдела ринхоцеля в задний (стрелка – трубковидная полость ринхоцеля);

3–5 – *Uniporus borealis*, 3 – стенка ринхоцеля (стрелка – кольцевые мускульные волокна); 4 – ринхоцель в области основания бокового кармана (стрелка); 5 – ветви кармана ринхоцеля (стрелки);

6 – *Planktonemertes* sp., стенка ринхоцеля.

Сокращения: dv – дорсальный сосуд, pl – пилорус, rh – ринхоцель, rhs – карман ринхоцеля.

Масштаб: 1–5 – 100 мкм, 6 – 50 мкм.

Plate XVI

Transversal histological sections showing rhynchocoel morphology:

1, 2 – *Tubulanus* sp., junction between anterior and posterior rhynchocoel portions (arrow indicates narrow rhynchocoel tube);

3–5 – *Uniporus borealis*, 3 – rhynchocoel wall (arrow indicates circular muscle fibers); 4 – basal part of rhynchocoel diverticulum (arrow); 5 – branched part of rhynchocoel diverticulum (arrows);

6 – *Planktonemertes* sp., rhynchocoel wall.

Abbreviations: dv – dorsal blood vessel, pl – pylorus, rh – rhynchocoel, rhs – rhynchocoel sac.

Scale: 1–5 – 100 μm , 6 – 50 μm .

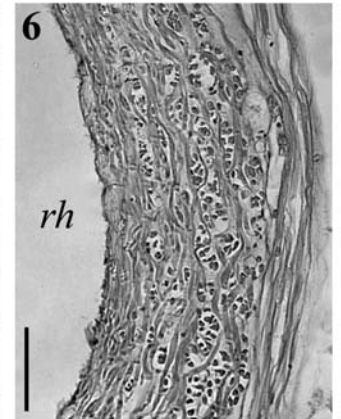
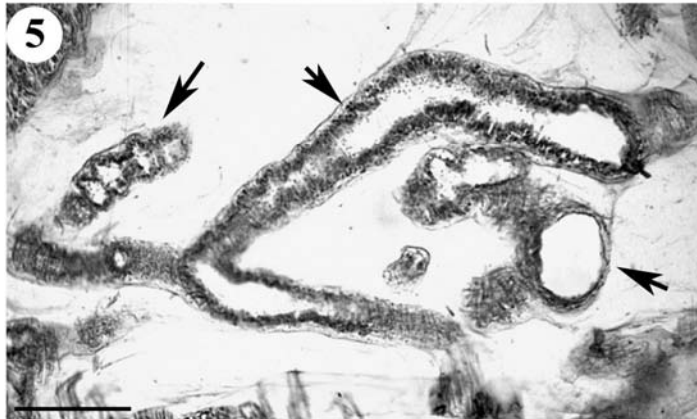
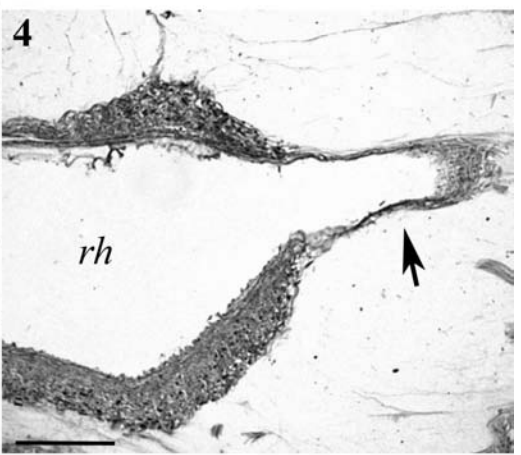
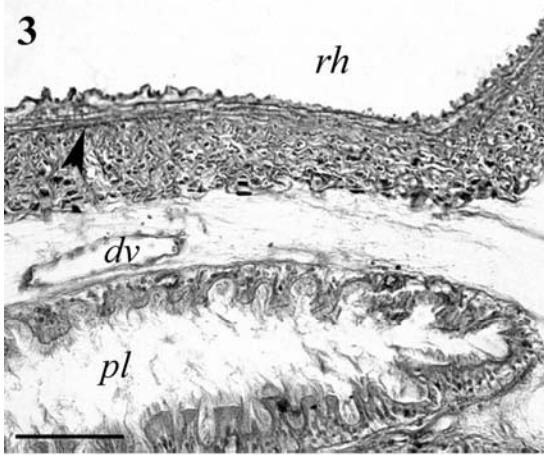
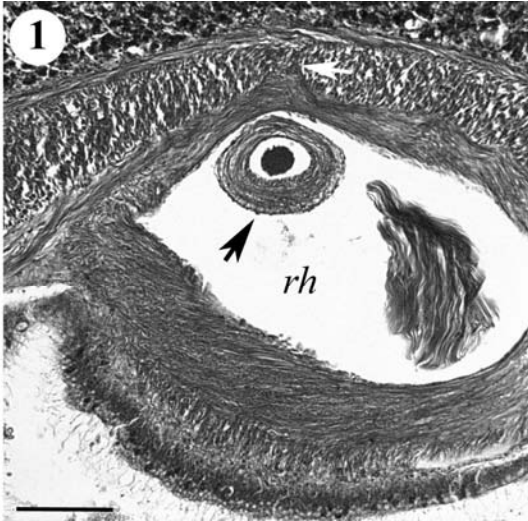


Таблица XVII

Поперечные срезы *Callinera kasyanovi*:

1 – область передней кишки;

2 – задняя часть ринхоцеля;

3 – нефридиальная область (черная стрелка – нефридий; белая – центральная продольная мускулатура);

4 – ринходеум (стрелки – субмускулярные железы);

5 – хобот (звездочка – второй отдел хобота, стрелки – вооружение четвертого отдела);

6 – раздвоенный дорсальный нерв (стрелки) в задней части тела.

Сокращения: cl – головная кровеносная лакуна, fg – передняя кишка, in – кишечник,

lv – боковой кровеносный сосуд, mc – мускульный перекрест, mrh – мускульное утолщение ринхоцеля, pr – хобот, rh – ринхоцель

Масштаб: 1, 3, 4 – 100 мкм, 2 – 200 мкм, 5 – 50 мкм; 6 – 30 мкм.

Plate XVII

Transversal histological sections of *Callinera kasyanovi*:

1 – foregut region;

2 – rhynchocoel sac region;

3 – nephridial region (black arrow indicates nephridial canal; white arrow indicates central longitudinal musculature);

4 – rhynchodaeum (arrows indicate submuscular glands);

5 – proboscis (asterisk indicates second proboscis region, arrows indicate armature of the fourth proboscis region);

6 – divided dorsal nerve (arrows) in the posterior body portion.

Abbreviations: cl – cephalic blood lacuna, fg – foregut, in – intestine, lv – lateral blood vessel, mc – muscular cross, mrh – muscular rhynchocoel sac, pr – proboscis, rh – rhynchocoel.

Scale: 1, 3, 4 – 100 μm , 2 – 200 μm , 5 – 50 μm ; 6 – 30 μm .

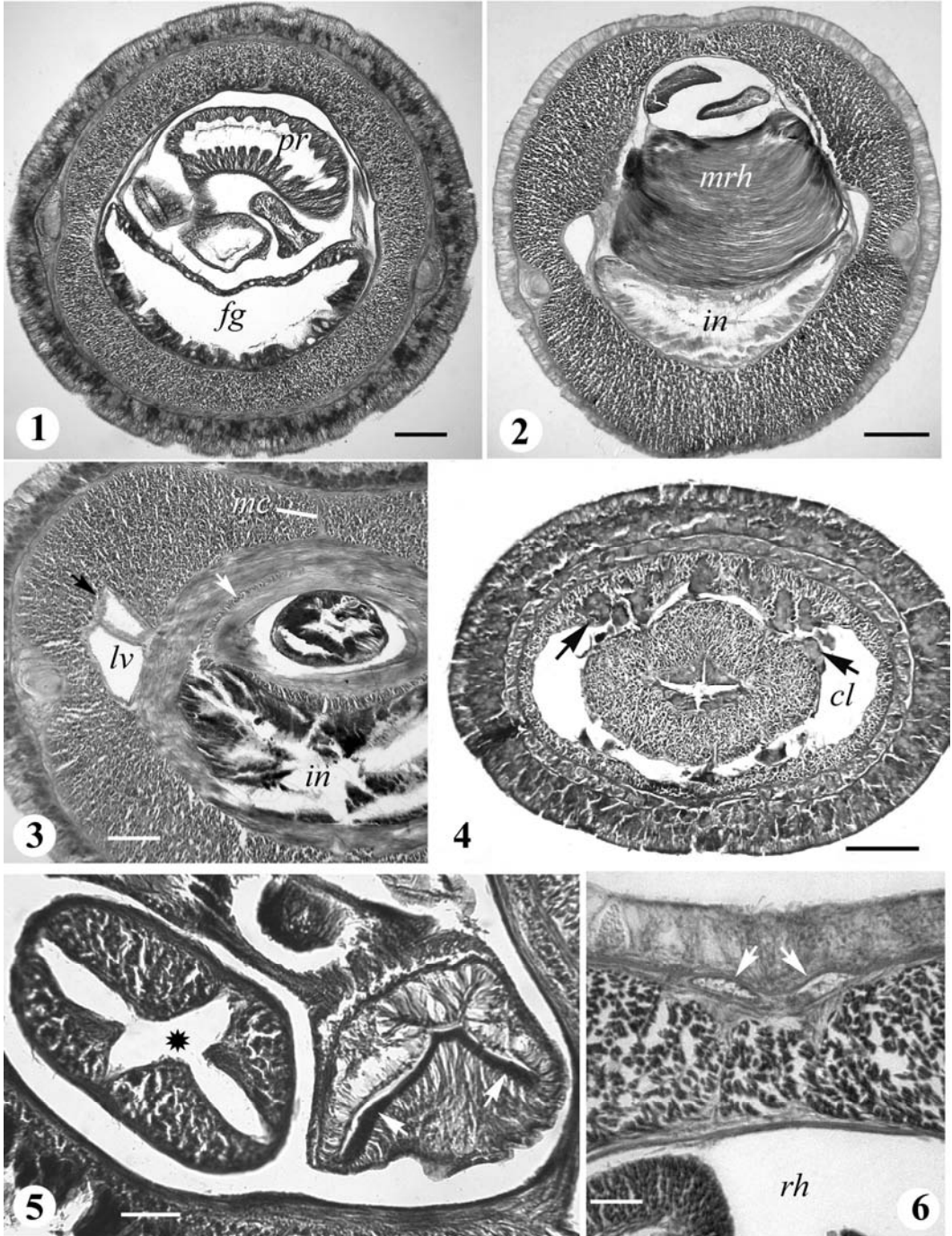


Таблица XVIII

Поперечные срезы через ринхоцель:

1 – *Dinonemertes arctica* (стрелки – пучки продольных мышц);

2 – *Crassonemertes robusta*;

3 – *Neoarmaueria crassa*;

4 – *Pelagonemertes robusta*;

5, 6 – *Obnemertes maximovi*.

Сокращения: icm – внутренняя кольцевая мускулатура, lm – продольная мускулатура, ocm – наружная кольцевая мускулатура, rh – ринхоцель.

Масштаб: 1, 2, 5, 6 – 20 мкм, 3, 4 – 50 мкм.

Plate XVIII

Transversal histological sections of rynchocoels:

1 – *Dinonemertes arctica* (arrows indicate longitudinal muscular strands);

2 – *Crassonemertes robusta*;

3 – *Neoarmaueria crassa*;

4 – *Pelagonemertes robusta*;

5, 6 – *Obnemertes maximovi*.

Abbreviations: icm – inner circular musculature, lm – longitudinal musculature, ocm – outer circular musculature, rh – rynchocoel.

Scale: 1, 2, 5, 6 – 20 μm , 3, 4 – 50 μm .

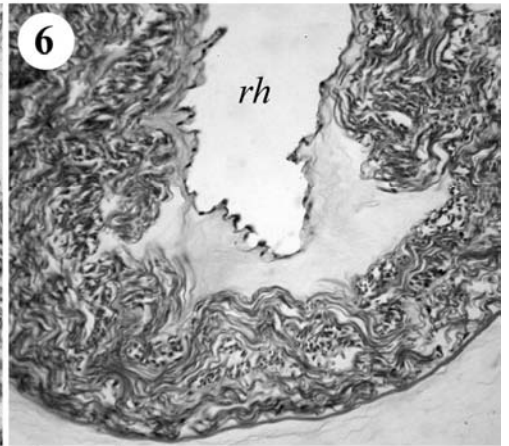
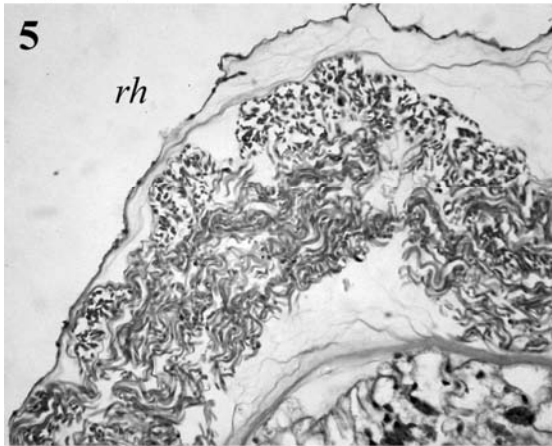
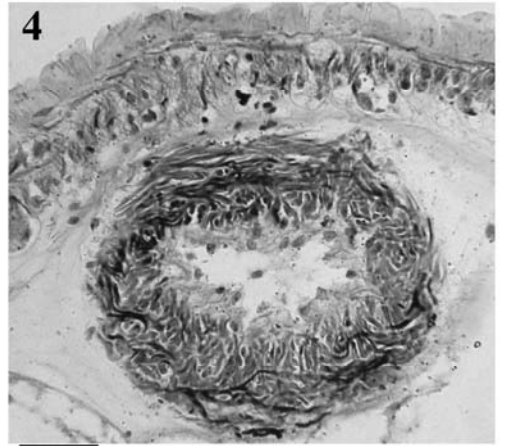
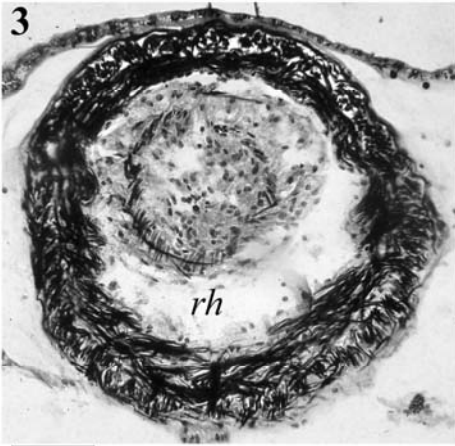
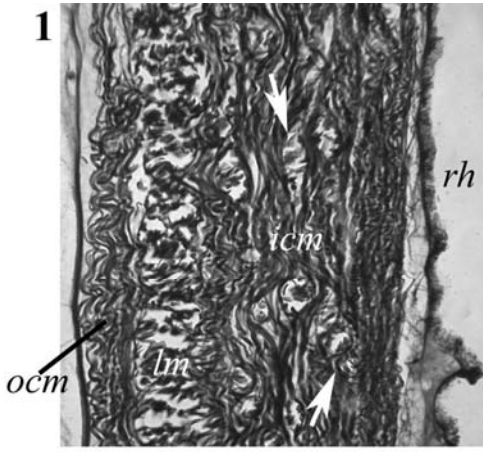


Таблица XIX

Поперечные срезы через ринхоцель и хобот:

- 1 – *Gurjanovella murmanica*, сразу за мозгом (стрелка – дорсальный карман);
- 2 – *Nipponnemertes* sp. (стрелка – вхождение дорсального сосуда в стенку ринхоцели);
- 3 – Cratenemertidae gen. sp. (стрелка – кольцевые мускульные волокна);
- 4 – *Nectonemertes major*, мозговое кольцо;
- 5 – *Carinoma* sp., хобот (белые стрелки – ложные нервы хобота, черные – основные нервы);
- 6 – *Carinina* sp. (стрелки – нервы хобота).

Сокращения: cv – головной сосуд, dc – дорсальная комиссура мозга, pr – хобот, rh – ринхоцель, vc – вентральная комиссура мозга.

Масштаб: 1, 3, 4, 6 – 200 мкм, 2, 5 – 100 мкм.

Plate XIX

Transversal histological sections of the proboscis apparatus:

- 1 – *Gurjanovella murmanica*, immediately behind the brain (arrow indicates dorsal rhynchocoel pouch);
- 2 – *Nipponnemertes* sp. (arrow indicates vascular plug);
- 3 – Cratenemertidae gen. sp. (arrow indicates circular muscular fibers);
- 4 – *Nectonemertes major*, brain ring;
- 5 – *Carinoma* sp., proboscis (black arrows indicate proboscis nerves, white arrows indicate false proboscis nerves);
- 6 – *Carinina* sp. (arrows indicate proboscis nerves).

Abbreviations: cv – cephalic blood vessel, dc – dorsal brain commissure, pr – proboscis, rh – rhynchocoel, vc – ventral brain commissure.

Scale: 1, 3, 4, 6 – 200 μm , 2, 5 – 100 μm .

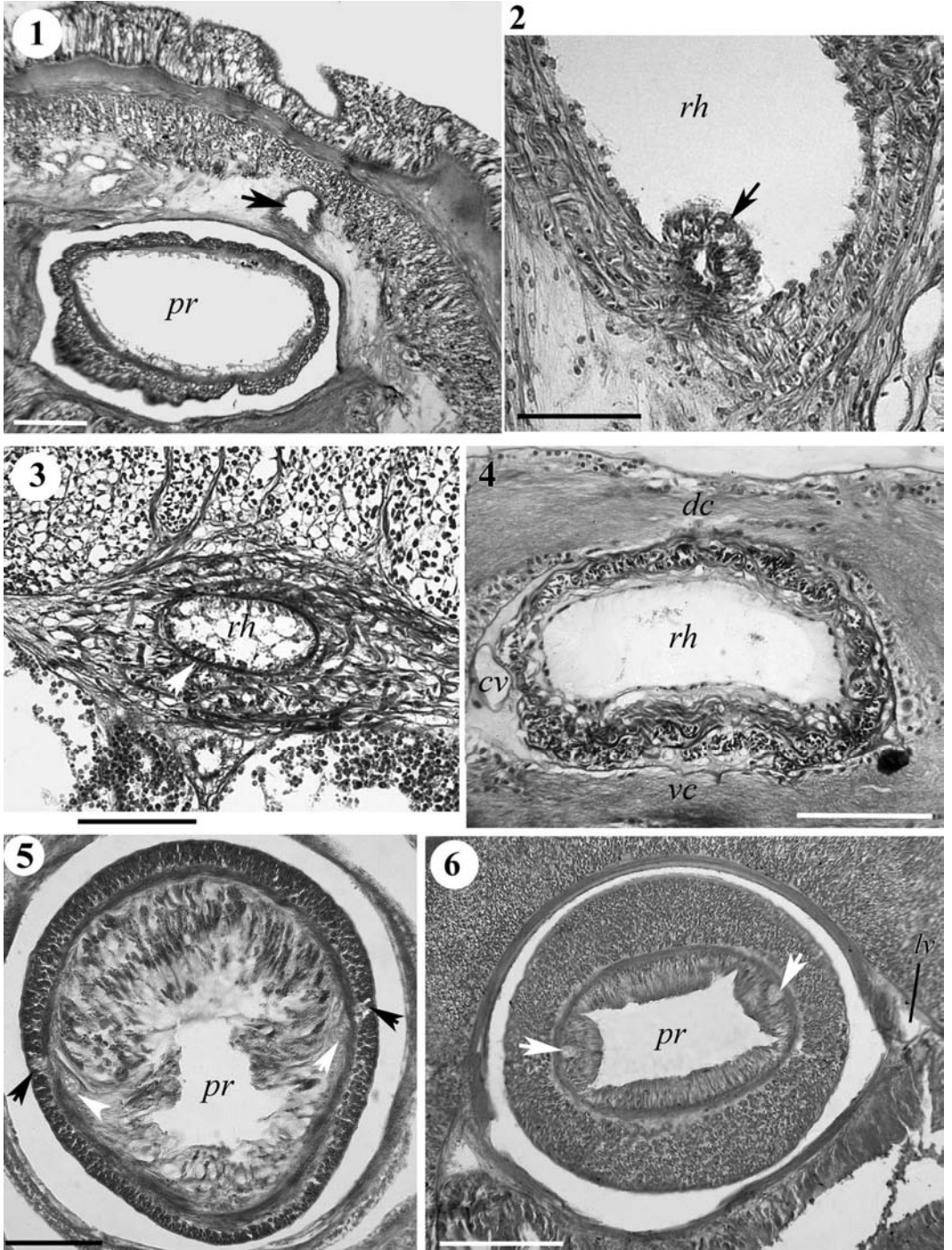


Таблица XX

Строение хобота in vivo (1) и на поперечных срезах (2–6):

- 1 – *Gorgonorhynchus* sp., хобот;
- 2 – *Drepanophoridae* gen. sp. (стрелки – субэпителиальные нервные отростки);
- 3 – *Korotkevitschia pelagica*, стилетный отдел (стрелки – нервы хобота);
- 4 – *Furugelmina heteromusculosa* (стрелки – нервы хобота);
- 5 – *Planktonemertes* sp. (стрелки – ложные нервы);
- 6 – *Baseodiscus* cf. *princeps*.

Сокращения: ce – скопления экстрацеллюлярного материала; cn – коннективы хоботных нервов, ct – соединительная ткань, edt – эндотелий, ep – железистый эпителий, icm – внутренняя кольцевая мускулатура, lm – продольная мускулатура, ocm – наружная кольцевая мускулатура, npl – нервный плексус, pn – хоботной нерв, sas – карман с запасными стилетами.

Масштаб: 1 – 1 см, 2 – 50 мкм, 3–6 – 100 мкм.

Plate XX

Complete proboscis in vivo (1), and transversal histological sections of the proboscis (2–6):

- 1 – *Gorgonorhynchus* sp., proboscis;
- 2 – *Drepanophoridae* gen. sp. (arrows indicate subepithelial nerve processes);
- 3 – *Korotkevitschia pelagica*, stylet region (arrows indicate proboscis nerves);
- 4 – *Furugelmina heteromusculosa* (arrows indicate proboscis nerves);
- 5 – *Planktonemertes* sp. (arrows indicate false proboscis nerves);
- 6 – *Baseodiscus* cf. *princeps*.

Abbreviations: ce – "clot" of extracellular gel, cn – connective of proboscis nerves, ct – connective tissue, edt – endothelium, ep – gland epithelium, icm – inner circular musculature, lm – longitudinal musculature, ocm – outer circular musculature, npl – neural plexus, pn – proboscis nerve, sas – sac with accessory stylets.

Scale: 1 – 1 cm, 2 – 50 μ m, 3–6 – 100 μ m.

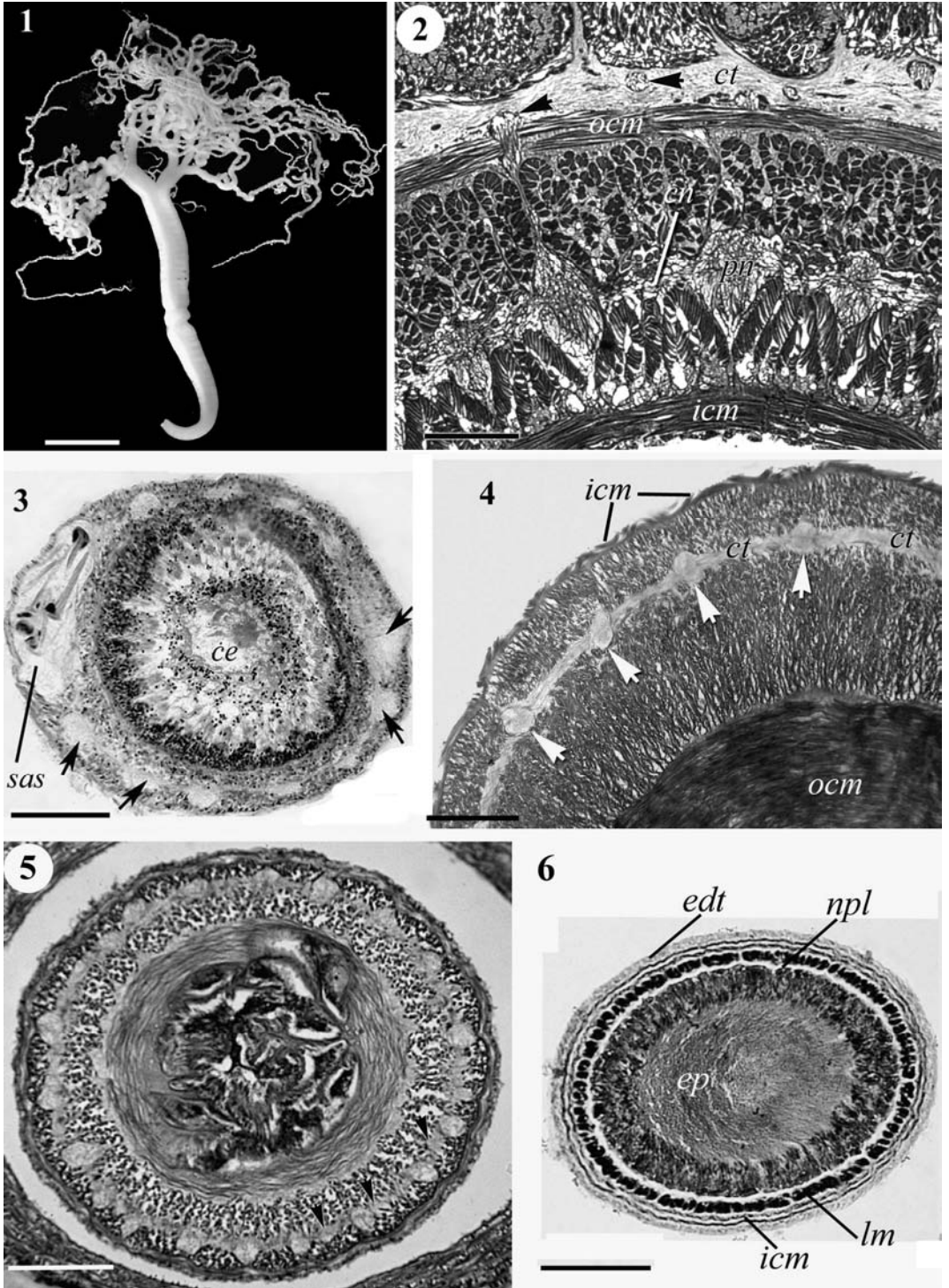


Таблица XXI

Строение хоботной системы на тотальных глицериновых препаратах (1, 5, 6) и поперечных срезах (2–4):

- 1 – *Nectonemertes* cf. *mirabilis*, средний отдел хобота;
 - 2 – *Balaenanemertes parvula*, область присоединения хобота к ринхоцеллю (стрелки – прецеребральная септа);
 - 3, 4 – *Crassonemertes robusta*, центральное вооружение (3) и область сразу позади него (4) (стрелки – продольная мускулатура, связанная с базисом);
 - 5 – Drepanophoridae gen. sp., центральное вооружение;
 - 6 – *Nipponnemertes* sp., центральный стилет и базис (стрелка – стилет внутри базиса).
- Сокращения: ac – передний отдел хобота, bl – бульбус, bs – базис, dc – дорсальная комиссура мозга, edt – эндотелий, fg – передняя кишка, p – паренхима, pc – задний отдел хобота, pn – хоботные нервы, pr – хобот, rhw – стенка ринхоцеля, t – семенник.

Масштаб: 1–4 – 100 мкм, 5, 6 – 50 мкм.

Plate XXI

Glycerol preparations (1, 5, 6) and transversal histological sections (2–4) of the proboscis apparatus:

- 1 – *Nectonemertes* cf. *mirabilis*, middle portion;
- 2 – *Balaenanemertes parvula*, region of proboscis insertion (arrows indicate precerebral septum);
- 3, 4 – *Crassonemertes robusta*, stylet region (3), and section immediately behind the basis (4) (arrows indicate longitudinal musculature of the basis);
- 5 – Drepanophoridae gen. sp., central stylets and basis;
- 6 – *Nipponnemertes* sp., central stylet and basis (arrow indicates additional stylet into basis).

Abbreviations: ac – anterior proboscis chamber, bl – bulbus, bs – basis, dc – dorsal brain commissure, edt – endothelium, fg – foregut, p – parenchyma, pc – posterior proboscis chamber, pn – proboscis nerve, pr – proboscis, rhw – rhynchocoel wall, t – testis.

Scale: 1–4 – 100 μ m, 5, 6 – 50 μ m.

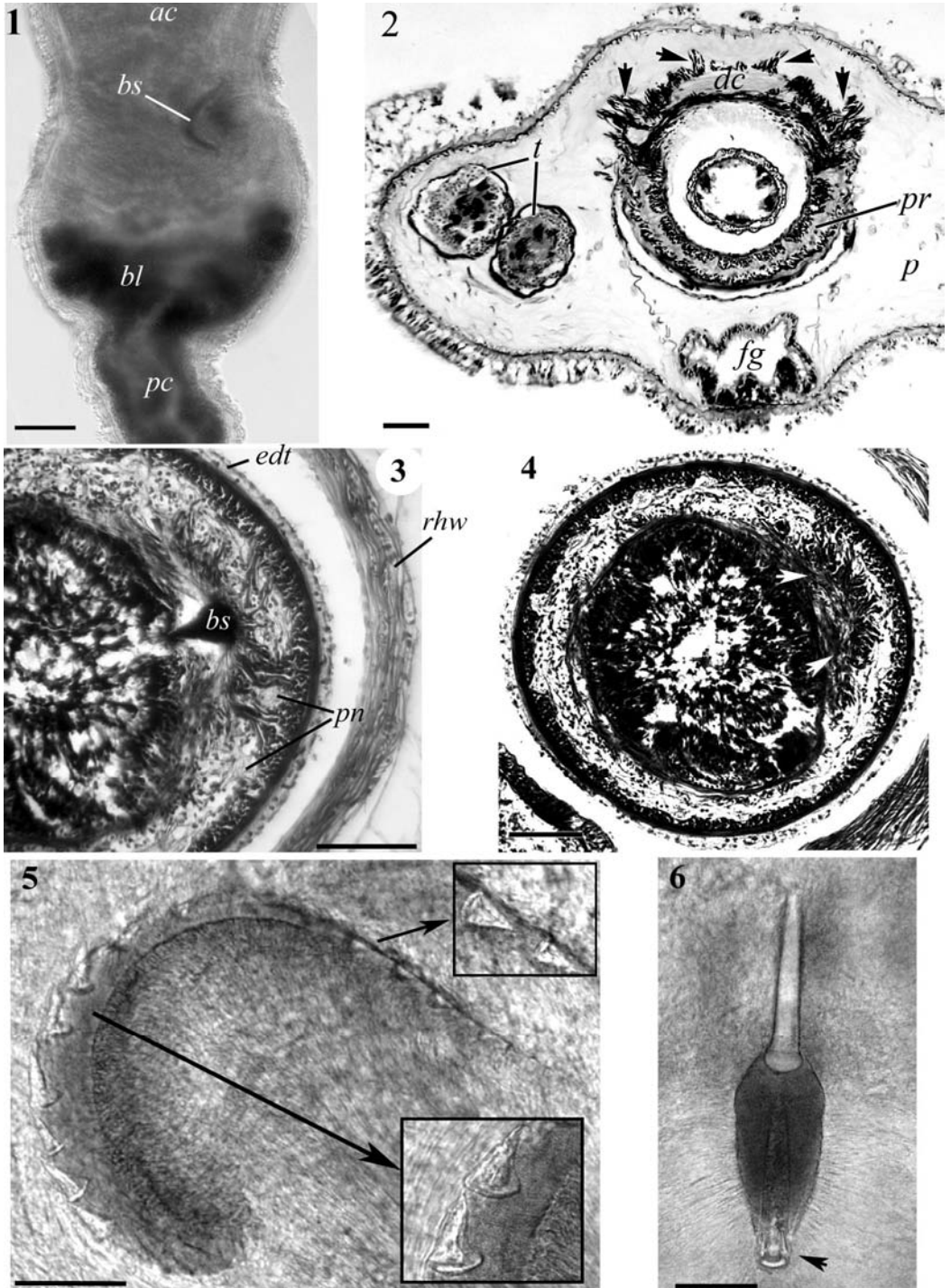


Таблица XXII

Проекции продольных (1–4, 6–8, 10) и поперечных (5, 9) срезов тотальных препаратов хобота (фаллоидиновая метка, конфокальная лазерная сканирующая микроскопия):

1, 5, 8 – *Carinoma mutabilis*, 1 – эндотелиальная мускулатура; 5 – вывернутый хобот (мускульные перекресты отмечены стрелками), один перекрест показан с увеличением; 8 – диагональная и продольная мускулатура;

2 – *Lineus alborostratus*, эндотелиальная мускулатура;

3 – *Carinina* sp., мускулатура хобота;

4 – *Carinomella* cf. *lactea*, мускулатура переднего бульбовидного расширения хобота;

6 – *Malacobdella grossa*, переплетенная продольная мускулатура;

7 – *Cephalothrix* sp., мускулатура хобота;

9, 10 – *Baseodiscus delineatus*, 9 – мускулатура хобота, 10 – слой диагональной мускулатуры.

Сокращения: dm – диагональная мускулатура, icm – внутренняя кольцевая мускулатура, lm – продольная мускулатура, ocm – наружная кольцевая мускулатура.

Масштаб: 50 мкм.

Plate XXII

Confocal projections of the longitudinal (1–4, 6–8, 10) and transversal (5, 9) sections of anterior proboscis labeled with phalloidin:

1, 5, 8 – *Carinoma mutabilis*, 1 – endothelial musculature; 5 – everted proboscis (arrows indicate muscle crosses), high magnification image shows muscle cross; 8 – longitudinal and diagonal musculature);

2 – *Lineus alborostratus*, endothelial musculature;

3 – *Carinina* sp., proboscis musculature;

4 – *Carinomella* cf. *lactea*, musculature of anterior bulbous proboscis region;

6 – *Malacobdella grossa*, interweaving of the longitudinal musculature;

7 – *Cephalothrix* sp., proboscis musculature;

9, 10 – *Baseodiscus delineatus*, 9 – proboscis musculature, 10 – diagonal musculature.

Abbreviations: dm – diagonal musculature, icm – inner circular musculature, lm – longitudinal musculature, ocm – outer circular musculature.

Scale: 50 μ m.

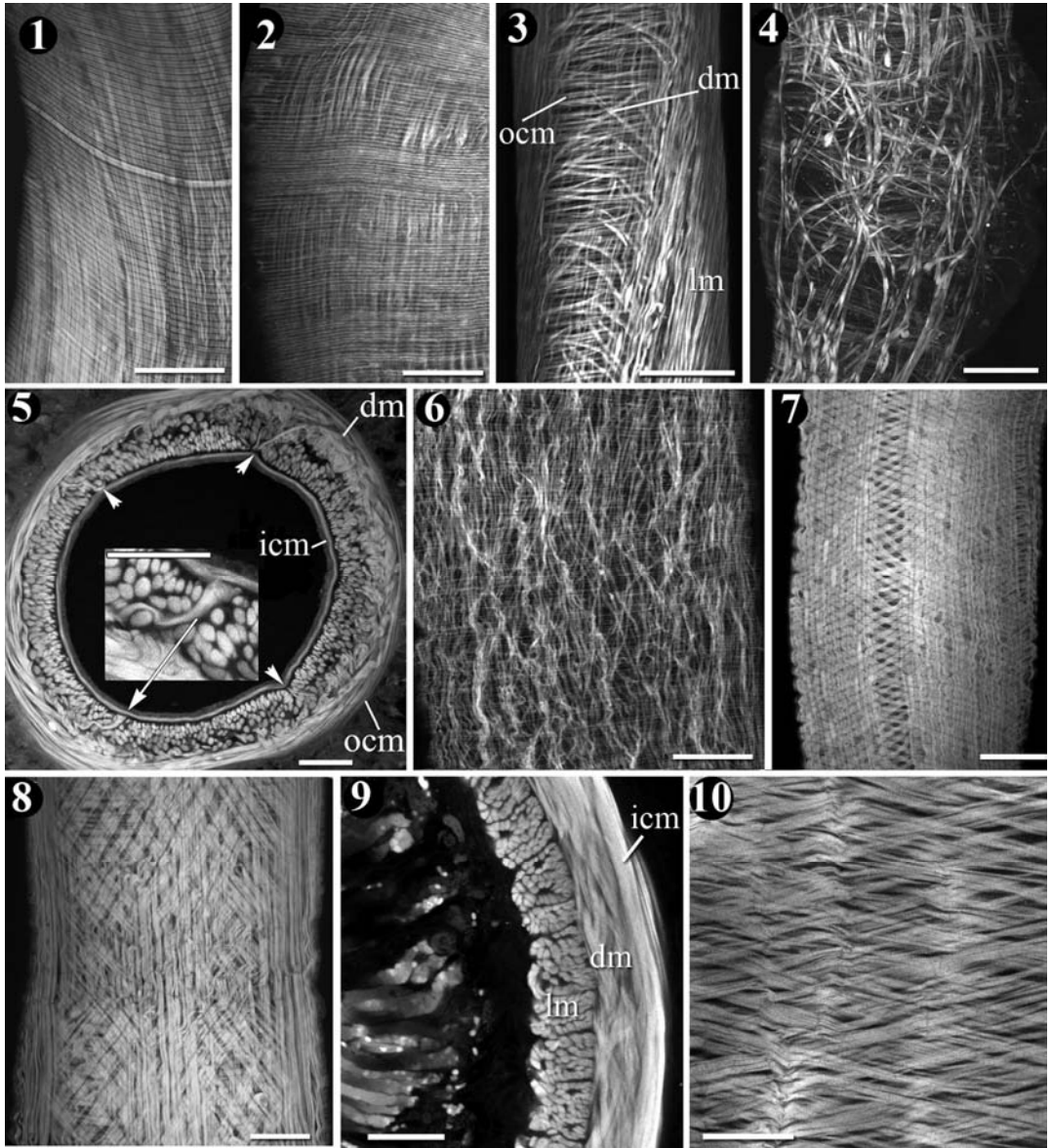


Таблица XXIII

Строение хобота на тотальных препаратах (in vivo):

- 1 – *Malacobdella grossa*, средний отдел хобота;
 - 2, 3 – *Callinera* sp., вооружение хобота (2 – хобот ввернут, стрелки – железистые мешки; 3 – хобот вывернут);
 - 4 – *Carinoma mutabilis*, рабдоиды;
 - 5 – *Nemertellina yamaokai*, вывернутый хобот;
 - 6 – *Oerstedtia oculata*, вывернутый хобот;
 - 7 – *Hubrechtella juliae*, псевдокниды;
 - 8 – *Cephalothrix simula*, вывернутый хобот (стрелки – чувствительные реснички).
- Сокращения: ar – вооружение.
Масштаб: 1–3, 5, 6 – 100 мкм, 4 – 20 мкм, 7, 8 – 20 мкм.

Plate XXIII

Photomicrographs of squeezed proboscis (in vivo):

- 1 – *Malacobdella grossa*, middle proboscis;
 - 2, 3 – *Callinera* sp., proboscis armature (2 – inverted proboscis, arrows indicate glandular sacs; 3 – everted proboscis);
 - 4 – *Carinoma mutabilis*, rhabdoids;
 - 5 – *Nemertellina yamaokai*, everted proboscis;
 - 6 – *Oerstedtia oculata*, everted proboscis;
 - 7 – *Hubrechtella juliae*, pseudocnidae;
 - 8 – *Cephalothrix simula*, everted proboscis (arrows indicate sensory bristles).
- Abbreviations: ar – armature.
Scale: 1–3, 5, 6 – 100 μm , 4 – 20 μm , 7, 8 – 20 μm .

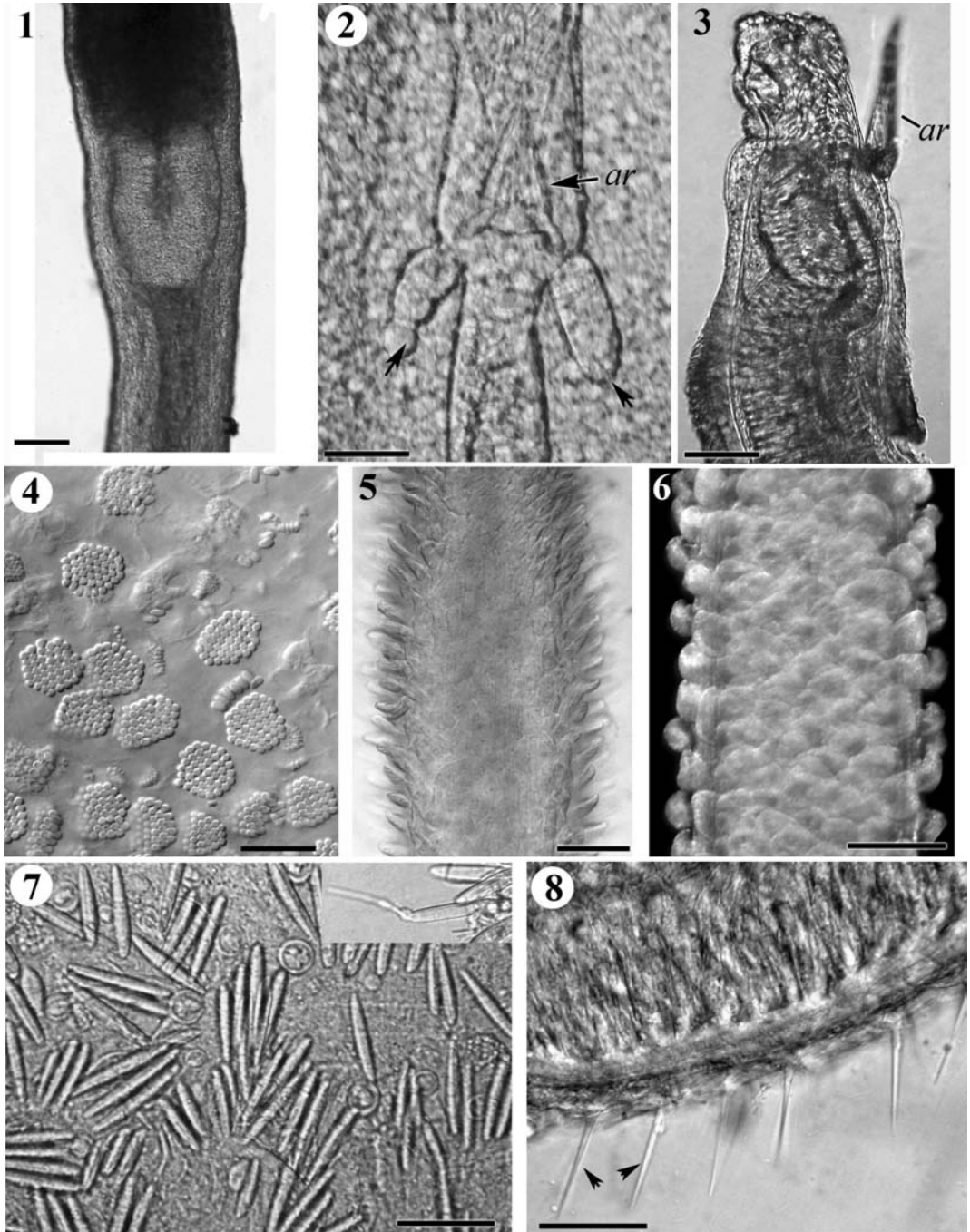


Таблица XXIV

Проекции поперечных (1, 2, 5, 6, 8, 9) и продольных (3, 4, 7) срезов тотальных препаратов хобота (фаллоидиновая метка, конфокальная лазерная сканирующая микроскопия):

- 1, 2 – *Cerebratulus marginatus*, вывернутый хобот (1 – общий вид, 2 – мускульный перекрест);
- 3 – *Callinera* sp., третий отдел хобота;
- 4 – *Nipponomicrura uchidai*, область мускульного перекреста (стрелки);
- 5 – *Notospermus tricuspидatus*, область хоботных нервов;
- 6 – *Micrura callima*, вывернутый хобот (неспецифическое свечение желез);
- 7 – *Ototyphlonemertes valentinae*, мускулатура хобота;
- 8 – *Balionemertes* sp., мускулатура хобота;
- 9 – *Cephalotrichella* cf. *alba*, мускулатура хобота.

Сокращения: cm – кольцевая мускулатура, dm – диагональная мускулатура, ge – железистый эпителий, icm – внутренняя кольцевая мускулатура, ilm – внутренняя продольная мускулатура, ls – тяж продольной мускулатуры, mc – мускульный перекрест, olm – наружная продольная мускулатура, pn – хоботной нерв, rg – железистый эпителиальный гребень.

Масштаб: 1 – 200 мкм, 2-9 – 50 мкм.

Plate XXIV

Confocal projections of the transversal (1, 2, 5, 6, 8, 9) and longitudinal (3, 4, 7) sections of anterior proboscis labeled with phalloidin:

- 1, 2 – *Cerebratulus marginatus*, everted proboscis (1 – complete view, 2 – muscle cross);
- 3 – *Callinera* sp., third proboscis region;
- 4 – *Nipponomicrura uchidai*, region of muscular cross (arrows);
- 5 – *Notospermus tricuspидatus*, region of proboscis nerves;
- 6 – *Micrura callima*, everted proboscis (nonspecific fluorescence of the glands);
- 7 – *Ototyphlonemertes valentinae*, proboscis musculature;
- 8 – *Balionemertes* sp., proboscis musculature;
- 9 – *Cephalotrichella* cf. *alba*, proboscis musculature.

Abbreviations: cm – circular musculature, dm – diagonal musculature, ge – glandular epithelium, icm – inner circular musculature, ilm – inner longitudinal musculature, ls – longitudinal muscular strand, mc – muscular cross, olm – outer longitudinal musculature, pn – proboscis nerve, rg – ridge of glandular epithelium.

Scale: 1 – 200 μ m, 2-9 – 50 μ m.

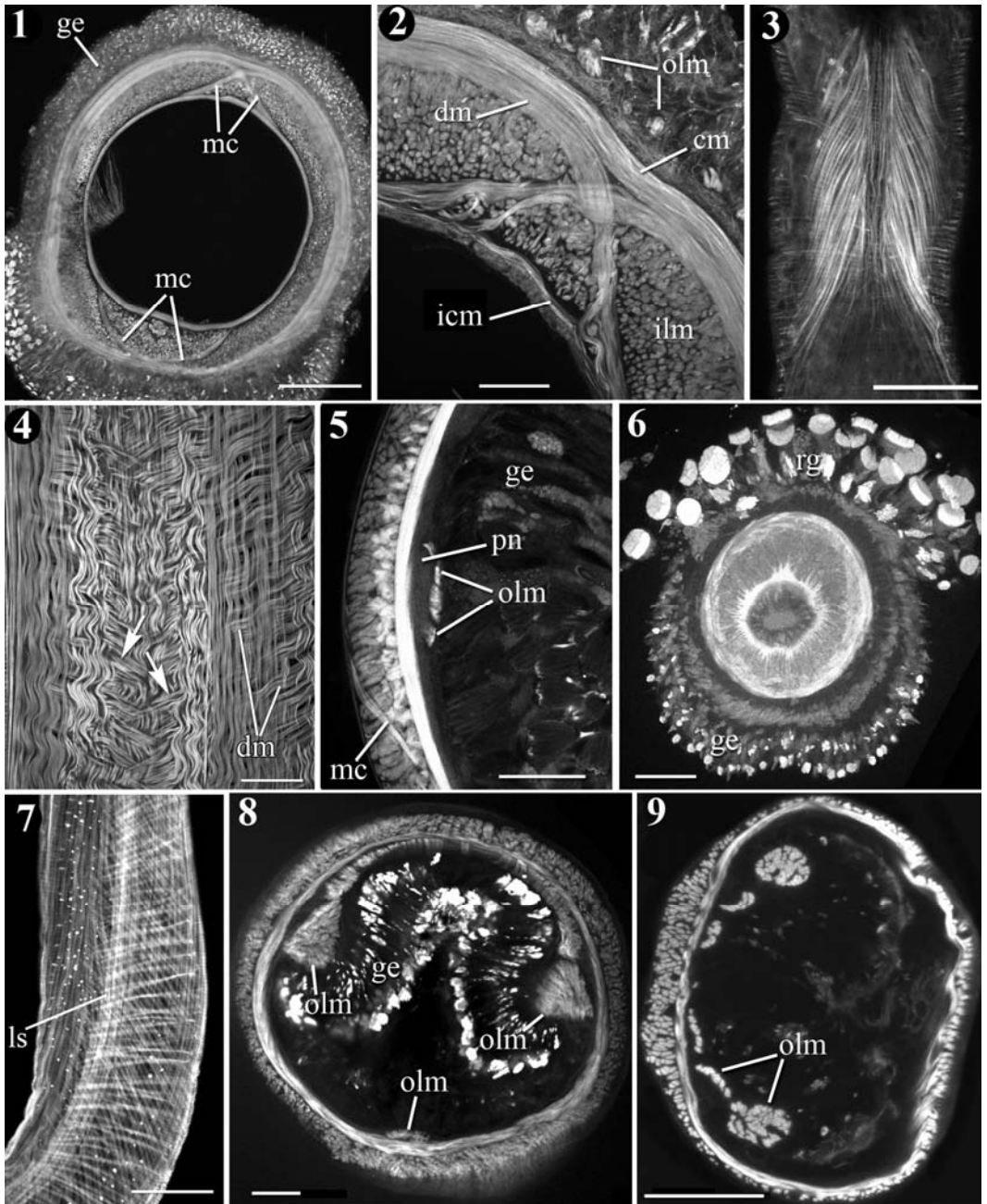


Таблица XXV

- Проекции продольных (1–5, 8, 9) и поперечных (6, 7) срезов тотальных препаратов хобота (1–5 – фаллоидиновая метка, 6–9 – иммунореакция против серотонина, конфокальная лазерная сканирующая микроскопия):
- 1, 2 – Drepanophoridae gen. sp., средний отдел хобота (1 – общий вид, 2 – срезы через базис);
 - 3 – *Quasitetrastemma stimpsoni*, бульбус (стрелки – диафрагма);
 - 4 – *Zygonemertes* sp., срезы через базис;
 - 5 – *Lineus alborostratus*, задний отдел хобота;
 - 6 – *Carinoma mutabilis*, нервы вывернутого хобота (большие стрелки – крупные нервы, маленькие стрелки – мелкие нервы);
 - 7 – *Baseodiscus delineatus*, нервы хобота (стрелки);
 - 8 – *Zygonemertes* sp., нервы хобота;
 - 9 – *Malacobdella grossa*, нервный плексус в передней части хобота.
- Сокращения: b – базис, bl – бульбус, de – *ductus ejaculatorius*, ge – железистый эпителий.
- Масштаб: 1–6, 9 – 50 мкм, 7 – 200 мкм, 8 – 25 мкм.

Plate XXV

- Confocal projections of the longitudinal (1–5, 8, 9) and transversal (6, 7) sections of proboscis (1–5 – phalloidin-labeled musculature; 6–9 – serotonergic nervous system):
- 1, 2 – Drepanophoridae gen. sp., middle proboscis region (1 – complete view, 2 – sub-stack of the section showing basis musculature);
 - 3 – *Quasitetrastemma stimpsoni*, bulb region (arrows indicate diaphragm);
 - 4 – *Zygonemertes* sp., sub-stack of the section showing basis musculature;
 - 5 – *Lineus alborostratus*, posterior proboscis region;
 - 6 – *Carinoma mutabilis*, nerves of everted proboscis (big arrowheads indicate two main nerves, small arrowheads indicate small nerves);
 - 7 – *Baseodiscus delineatus*, proboscis nerves (arrowheads);
 - 8 – *Zygonemertes* sp., proboscis nerves;
 - 9 – *Malacobdella grossa*, nervous plexus of anterior proboscis region.
- Abbreviations: b – basis, bl – bulb, de – *ductus ejaculatorius*, ge – glandular epithelium.
- Scale: 1–6, 9 – 50 μm , 7 – 200 μm , 8 – 25 μm .

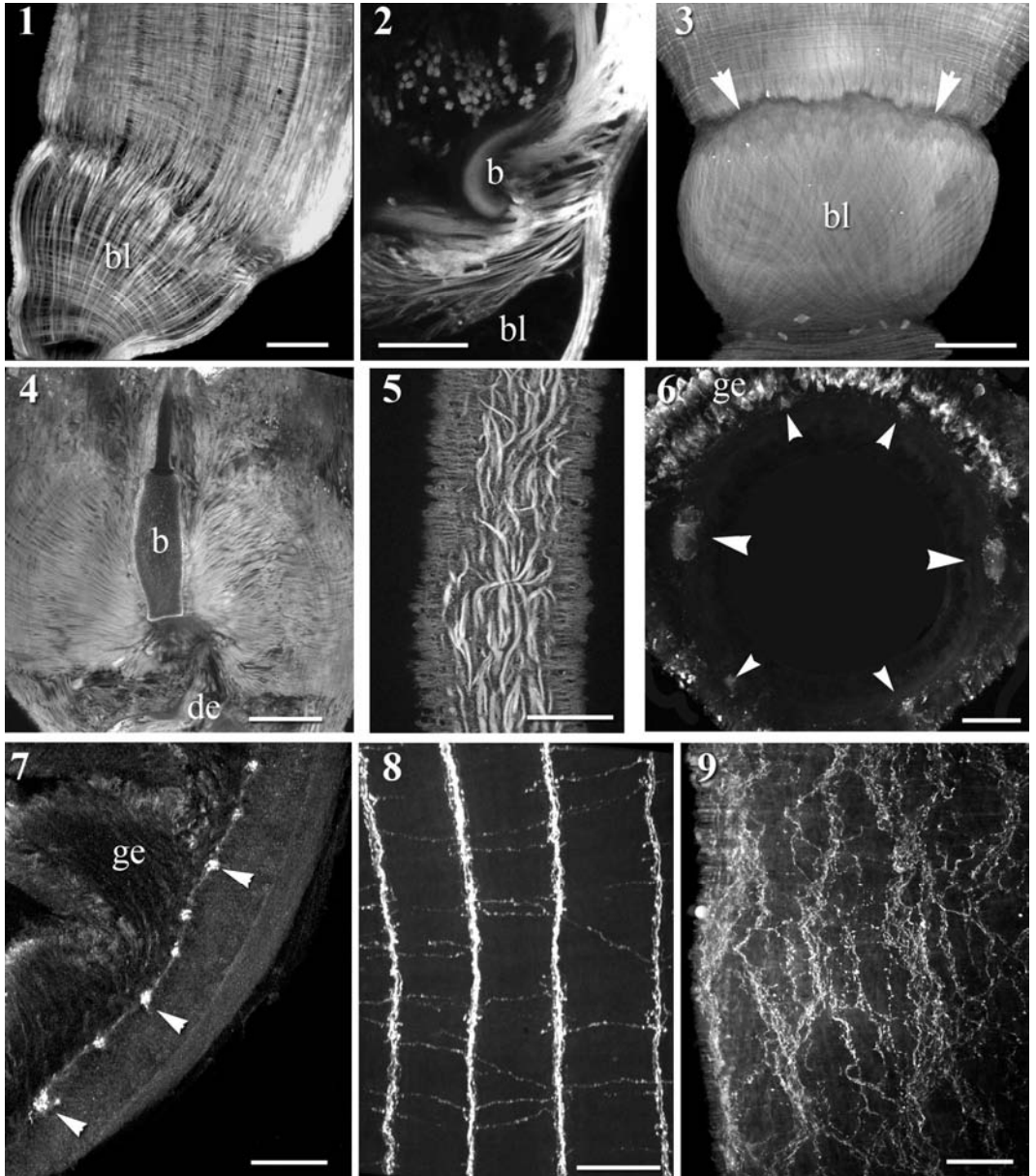


Таблица XXVI

Вооружение хобота на тотальных препаратах:

- 1 – *Collarenemertes bimaculata*, запасные стилеты;
- 2, 3 – *Quasitetrastemma stimpsoni* центральный стилет и базис (2 – половозрелая особь, стрелки – футляр базиса, 3 – ювенильная особь);
- 4 – *Emplectonema gracile*, стилетный отдел;
- 5 – *Amphiporus imparispinosus*, стилетный отдел (стрелки – карманы с запасными стилетами);
- 6 – *Tortus tokmakovae*, базис с двумя стилетами;
- 7 – *Gurjanovella arctica*, центральный стилет и базис;
- 8 – *Quequenia calaina*, центральный стилет и базис;
- 9 – *Poseidonemertidae* gen. sp., центральный стилет и базис.

Сокращения: ap – передний отдел хобота, bl – бульбус, de – *ductus ejaculatorius*, dph – диафрагма, gs – железы стилетного отдела.

Масштаб: 1, 2, 6 – 50 мкм, 3 – 20 мкм, 4, 5, 7–9 – 100 мкм.

Plate XXVI

Photomicrographs of squeezed proboscis:

- 1 – *Collarenemertes bimaculata*, accessory stylets;
- 2, 3 – *Quasitetrastemma stimpsoni*, central stylet and basis (2 – adult specimen, arrows indicate basis sheath, 3 – juvenile specimen);
- 4 – *Emplectonema gracile*, stylet region;
- 5 – *Amphiporus imparispinosus*, stylet region (arrows indicate accessory stylet sacs);
- 6 – *Tortus tokmakovae*, basis with two central stylets;
- 7 – *Gurjanovella arctica*, central stylet and basis;
- 8 – *Quequenia calaina*, central stylet and basis;
- 9 – *Poseidonemertidae* gen. sp., central stylet and basis.

Abbreviations: ap – anterior proboscis portion, bl – bulb, de – *ductus ejaculatorius*, dph – diaphragm, gs – glands of stylet region.

Scale: 1, 2, 6 – 50 μm , 3 – 20 μm , 4, 5, 7–9 – 100 μm .

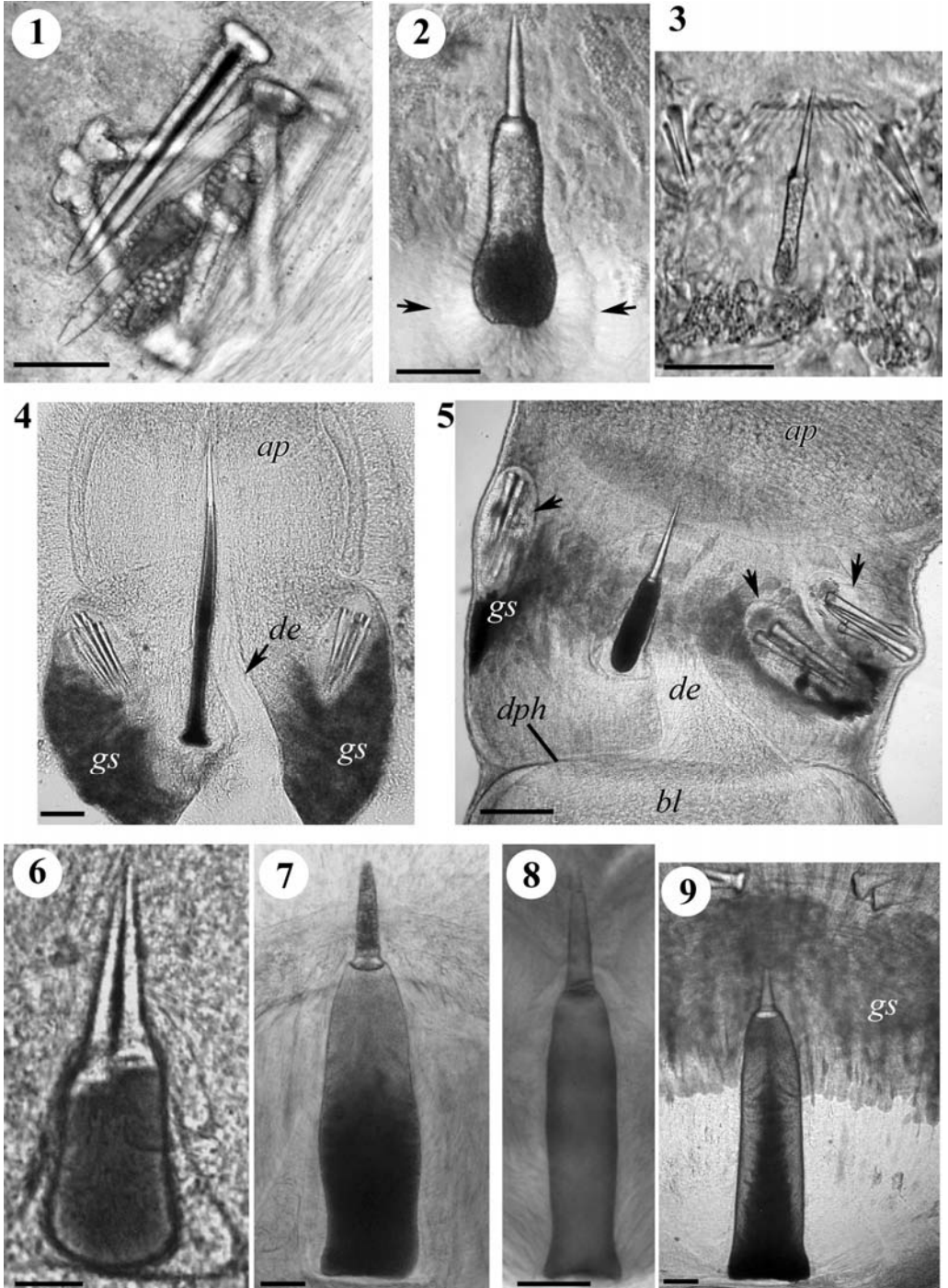


Таблица XXVII

Поперечные срезы, показывающие строение пищеварительной системы:

1, 2 – *Asteronemertes commensalis*, 1 – область желудка, 2 – область пилоруса;

3 – *Neesia derjugini*, область желудка;

4 – *Quequenina callaina*, область задней части пилоруса;

5, 6 – *Amphiporus lactifloreus*, 5 – область желудка, 6 – область пилоруса.

Сокращения: ap – передние карманы слепой кишки, cg – головные железы, dm – дорсо-вентральная мускулатура, dv – дорсальный кровеносный сосуд, ic – слепая кишка, ln – боковой нервный ствол, lv – боковой кровеносный сосуд, pc – боковые карманы слепой кишки, pl – пилорус, pr – хобот, rh – ринхоцель, sg – субмускулярные железы, st – желудок.

Масштаб: 1, 2, 4 – 100 мкм, 3, 5, 6 – 250 мкм.

Plate XXVII

Transversal histological sections showing morphology of alimentary tract:

1, 2 – *Asteronemertes commensalis*, 1 – stomach region, 2 – pyloric region;

3 – *Neesia derjugini*, stomach region;

4 – *Quequenina callaina*, posterior pyloric region;

5, 6 – *Amphiporus lactifloreus*, 5 – stomach region, 6 – pyloric region.

Abbreviations: ap – anterior pouches of intestinal caecum, cg – cephalic glands, dm – dorso-ventral musculature, dv – dorsal blood vessel, ic – intestinal caecum, ln – lateral nerve cord, lv – lateral blood vessel, pc – lateral pouches of intestinal caecum, pl – pylorus, pr – proboscis, rh – rhynchocoel, sg – submuscular glands, st – stomach.

Scale: 1, 2, 4 – 100 μm , 3, 5, 6 – 250 μm .

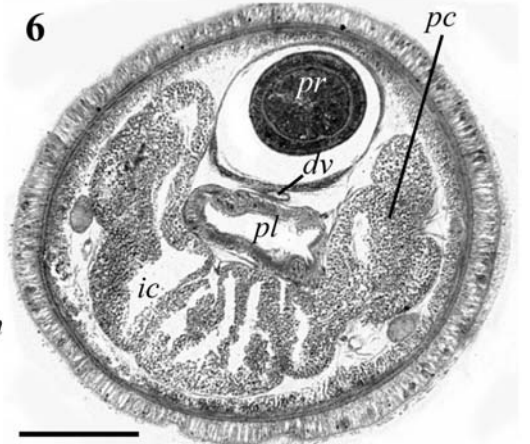
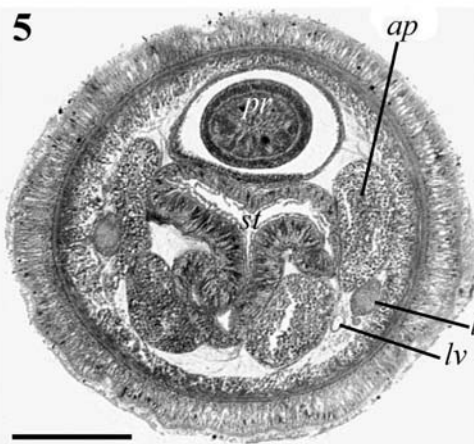
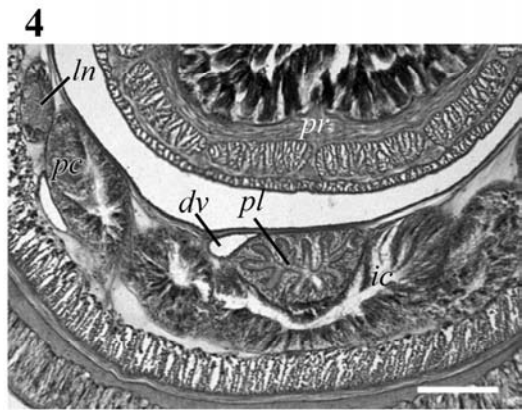
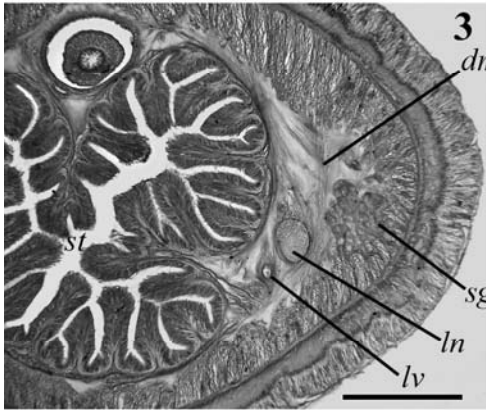
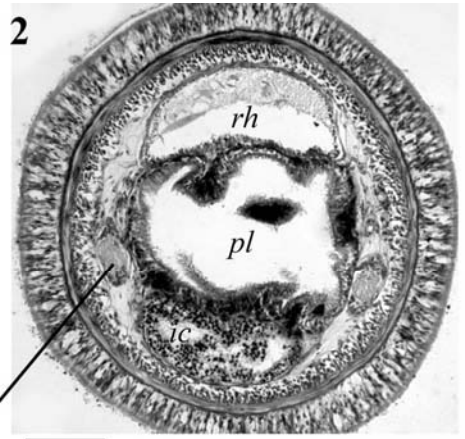
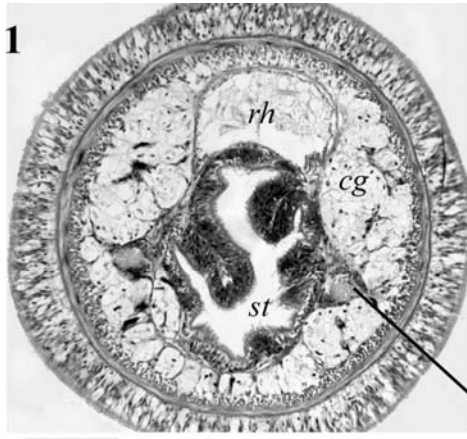


Таблица XXVIII

Передняя часть тела на тотальных препаратах (in vivo):

1 – *Amphiporus imparispinosus*;

2 – *Tetrastemma pimaculatum*;

3 – *Quasitetrastemma stimpsoni* (стрелки – прецеребральная септа);

4 – *Oerstedtia oculata*.

Сокращения: apic – передний карман слепой кишки, br – мозг, co – церебральный орган, cv – головной кровеносный сосуд, dv – дорсальный кровеносный сосуд, e – глаза, ic – слепая кишка, in – кишечник, ln – боковой нервной ствол, pic – боковые карманы слепой кишки, pl – пилорус, pp – пигментное пятно, st – желудок.

Масштаб: 500 мкм.

Plate XXVIII

Photomicrographs of squeezed specimens (anterior end):

1 – *Amphiporus imparispinosus*;

2 – *Tetrastemma pimaculatum*;

3 – *Quasitetrastemma stimpsoni* (arrows indicate precerebral septum);

4 – *Oerstedtia oculata*.

Abbreviations: apic – anterior pouches of intestinal caecum, br – brain, co – cerebral organ, cv – cephalic blood vessel, dv – dorsal blood vessel, e – eyes, ic – intestinal caecum, in – intestine, ln – lateral nerve cord, pic – lateral pouches of intestinal caecum, pl – pylorus, pp – pigment patch, st – stomach.

Scale: 500 μm .

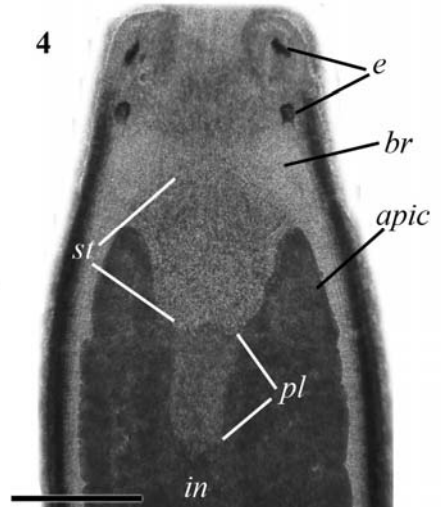
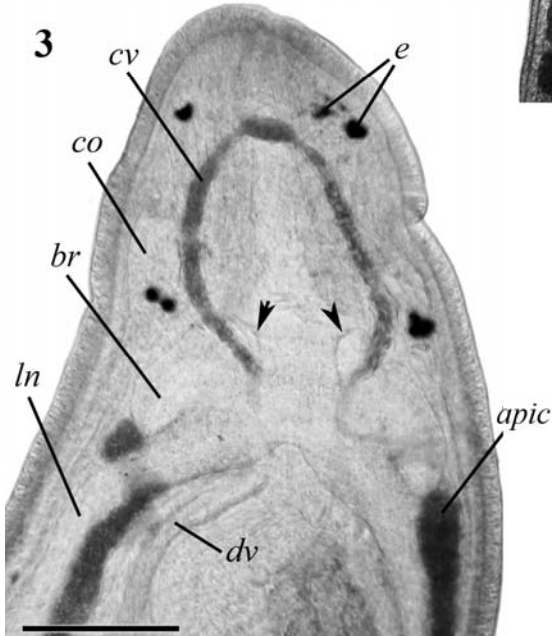
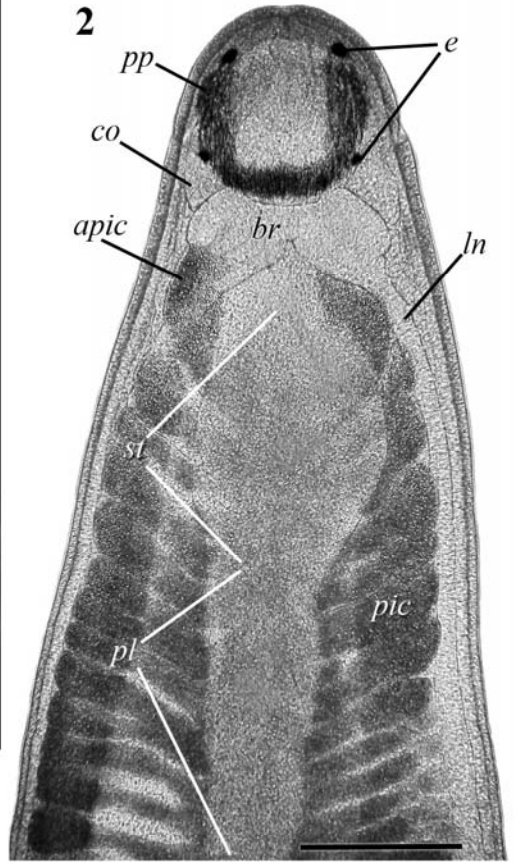


Таблица XXIX

Детали строения кровеносной и выделительной систем на поперечных срезах:

- 1, 2 – *Hinumanemertes* cf. *kikuchii*, область церебральных органов (1) и желудка (2);
- 3 – Tetrastemmatidae gen. sp., область мозга (черные стрелки – вхождения головного сосуда в стенку ринхоцеля, белая – висцеральная мускулатура);
- 4 – *Arctonemertes ussuriensis*, боковые кровеносные сосуды (стрелки – экстравакулярные карманы);
- 5, 6 – *Carinina ochracea*, 5 – область передней кишки (стрелка – вхождение бокового кровеносного сосуда в ринхоцель), 6 – область кишечника;
- 7 – *Gurjanovella arctica*, боковой кровеносный сосуд (стрелки – клапаны);
- 8 – *Protettrastemma viride*, сразу позади слепой кишки (стрелка – неврохордоподобная структура).

Сокращения: br – мозг, cl – головные кровеносные лакуны, clm – центральная продольная мускулатура, cg – головные железы, co – церебральный орган, dc – дорсальная комиссура мозга, fg – передняя кишка, icm – внутренняя кольцевая мускулатура, in – кишечник, ln – боковой нервный ствол, lv – боковой кровеносный сосуд, oe – пищевод, n – нефридий, p – паренхима, pcl – периферическая головная лакуна, rh – ринхоцель, vc – вентральная комиссура, vcg – вентральный церебральный ганглий, vcl – вентро-церебральная кровеносная лакуна, vp – вхождение дорсального сосуда в стенку ринхоцеля, vpl – васкулярный плексус.

Масштаб: 1–3 – 200 мкм, 4, 7, 8 – 50 мкм, 5, 6 – 100 мкм.

Plate XXIX

Transversal histological sections showing morphology of vascular and excretory systems:

- 1, 2 – *Hinumanemertes* cf. *kikuchii*, cerebral organ region (1), stomach region (2);
- 3 – Tetrastemmatidae gen. sp., brain region (black arrows indicate cephalic vascular plug, white arrow indicates visceral muscles);
- 4 – *Arctonemertes ussuriensis*, lateral vascular vessel (arrows indicate extravascular pouches);
- 5, 6 – *Carinina ochracea*, 5 – foregut region (arrow indicates rhynchocoel vascular plug), 6 – intestine region;
- 7 – *Gurjanovella arctica*, lateral blood vessel (arrows indicate valves);
- 8 – *Protettrastemma viride*, immediately behind intestinal caecum (arrow indicates neurochord-like structure).

Abbreviations: br – brain, cl – cephalic blood lacuna, clm – central longitudinal musculature, cg – cephalic glands, co – cerebral organ, dc – dorsal brain commissure, fg – foregut, icm – inner circular musculature, in – intestine, ln – lateral nerve cord, lv – lateral blood vessel, oe – oesophagus, n – nephridium, p – parenchyma, pcl – peripheral cephalic lacuna, rh – rhynchocoel, vc – ventral brain commissure, vcg – ventral cerebral ganglia, vcl – ventro-cerebral blood lacuna, vp – vascular plug, vpl – vascular plexus.

Scale: 1–3 – 200 μ m, 4, 7, 8 – 50 μ m, 5, 6 – 100 μ m.

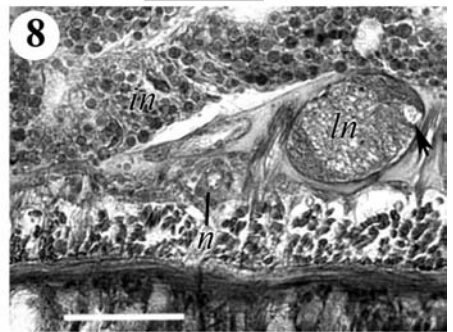
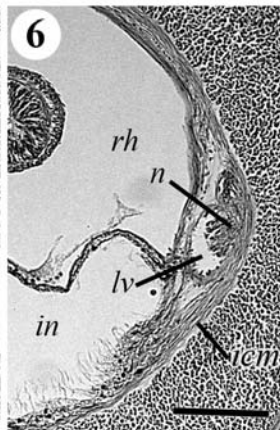
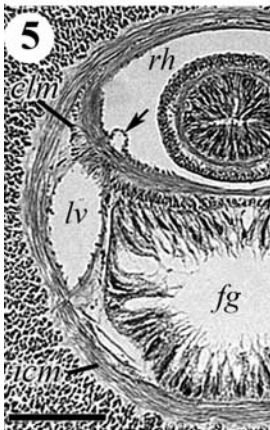
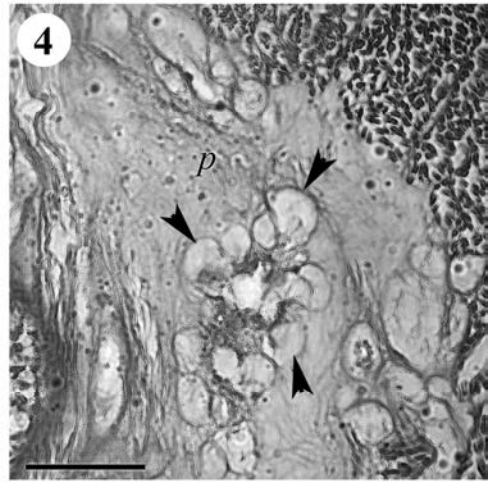
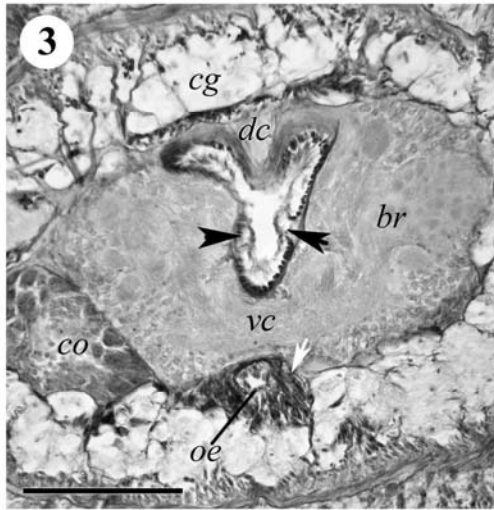
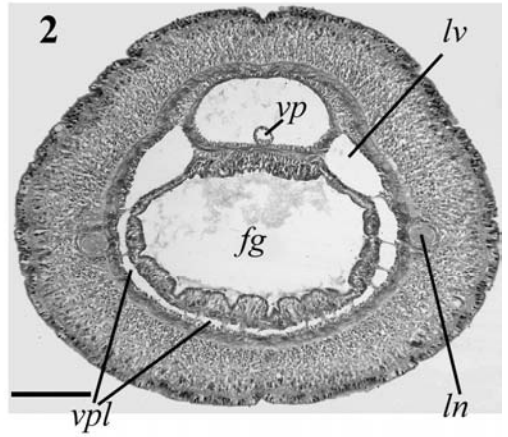
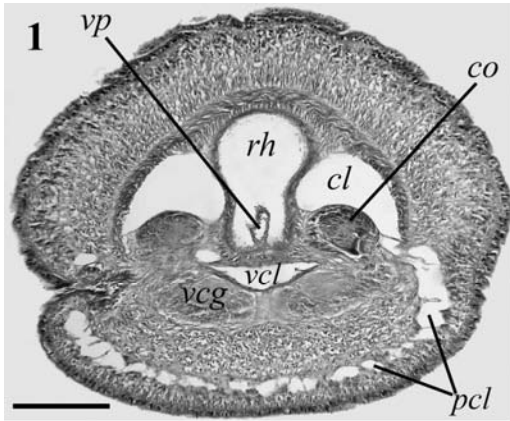


Таблица XXX

Детали строения нервной системы на сагитальном (1) и поперечных (2–6) срезах:

- 1 – *Cerebratulus niveus*, мозг (стрелка – неврохордная клетка);
- 2 – *Cerebratulus signatus*, фрагмент мозга сразу позади вентральной комиссуры (увеличено – неврохордная клетка);
- 3 – *Pelagonemertes excisa*, мозг и боковой нервный ствол;
- 4 – *Hubrechtella juliae*, область передней кишки;
- 5 – *Cephalothrix simula*, область передней кишки (стрелки – внутренняя ветвь наружной кольцевой мускулатуры);
- 6 – *Carinina ochracea*, область передней кишки.

Сокращения: an – дополнительный нерв, dcg – дорсальный церебральный ганглий, fg – передняя кишка, icm – внутренняя кольцевая мускулатура, lm – продольная мускулатура, ln – боковой нервный ствол, ocm – наружная кольцевая мускулатура, lv – боковой кровеносный сосуд, nch – неврохорд, rh – ринхоцель, vcg – вентральный церебральный ганглий, vl – вентро-церебральная лакуна, vpl – васкулярный плексус.

Масштаб: 1, 3 – 100 мкм, 2, 4–6 – 50 мкм.

Plate XXX

Sagittal (1) and transversal (2–6) histological sections showing morphology of nervous systems:

- 1 – *Cerebratulus niveus*, brain (arrow indicates neurochord cell);
- 2 – *Cerebratulus signatus*, brain immediately behind ventral commissure (high magnification image shows neurochord cell);
- 3 – *Pelagonemertes excisa*, brain and lateral nerve cord;
- 4 – *Hubrechtella juliae*, foregut region;
- 5 – *Cephalothrix simula*, foregut region (arrows indicate inner branch of the outer circular musculature);
- 6 – *Carinina ochracea*, foregut region.

Abbreviations: an – accessory nerve, dcg – dorsal cerebral ganglia, fg – foregut, icm – inner circular musculature, lm – longitudinal musculature, ln – lateral nerve cord, ocm – outer circular musculature, lv – lateral blood vessel, nch – neurochord, rh – rhynchoel, vcg – ventral cerebral ganglia, vl – ventro-cerebral blood lacuna, vpl – vascular plexus.

Scale: 1, 3 – 100 μm , 2, 4–6 – 50 μm .

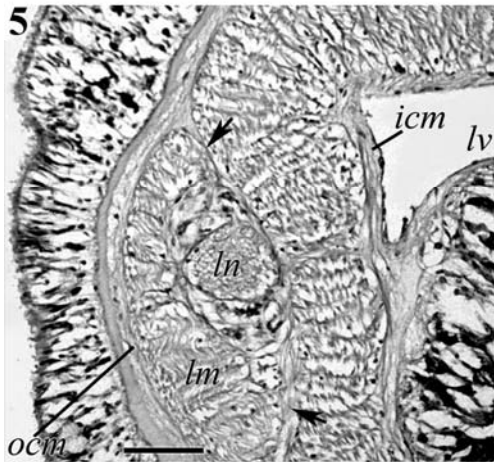
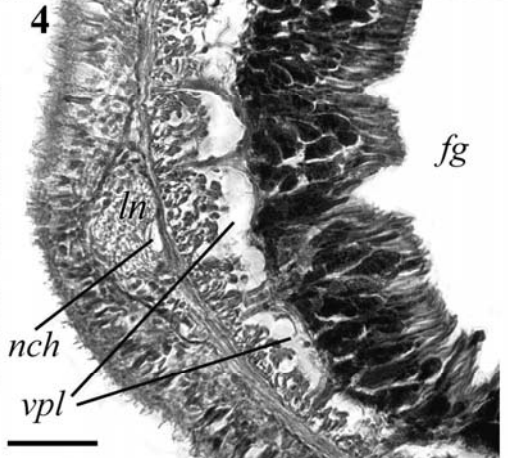
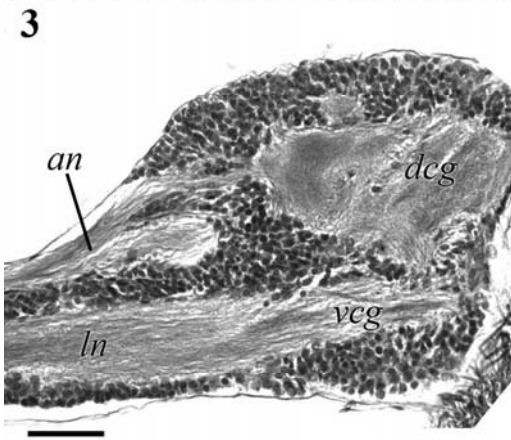
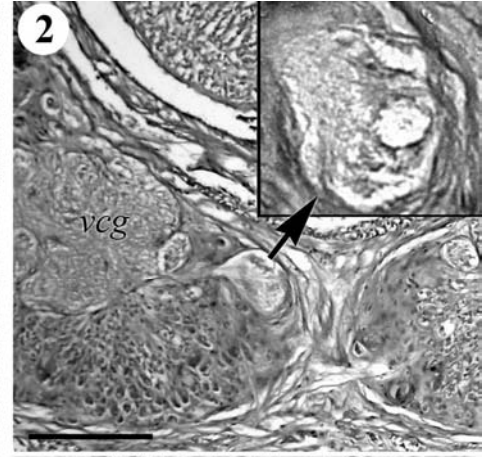
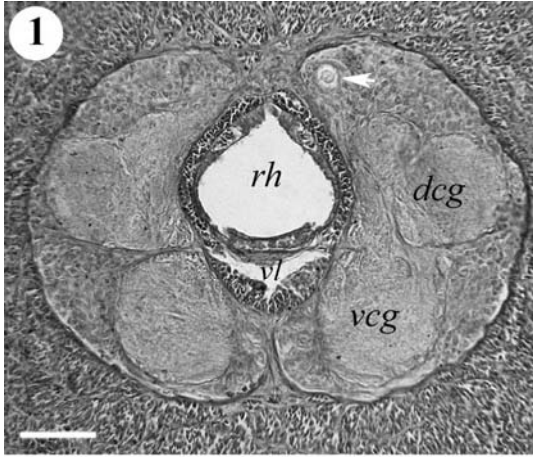


Таблица XXXI

Детали строения нервной системы на поперечных срезах:

- 1 – *Baseodiscus* cf. *princeps*, мозг (стрелка – миофибрилла);
- 2 – *Nipponnemertes* sp., область пилоруса (стрелка – экстрацеллюлярная прослойка);
- 3, 6 – *Quequenina calaina*, 3 – задняя часть мозга (стрелка – неврохордоподобные клетки), 6 – боковой нервный ствол (стрелка – дополнительный нерв);
- 4, 5 – *Uniporus borealis*, боковые нервные стволы (стрелки – миофибриллы);
- 7 – *Oerstedtia* sp., боковой нервный ствол (стрелка – дополнительный нерв);
- 8 – *Cerebratulus* sp., боковой нервный ствол (черная стрелка – внутренняя неврилемма, белая – наружная неврилемма).

Сокращения: br – мозг, cg – головные железы, e – глаз (постцеребральный), ln – боковой нерв, n – нефридии, np – нейропиле, rh – ринхоцель.

Масштаб: 1, 3, 6–8 – 30 мкм, 2, 4, 5 – 50 мкм.

Plate XXXI

Transversal histological sections showing morphology of nervous systems:

- 1 – *Baseodiscus* cf. *princeps*, brain (arrow indicates myofibrillae);
- 2 – *Nipponnemertes* sp., pyloric region (arrow indicates ECM layer);
- 3, 6 – *Quequenina calaina*, 3 – posterior body region (arrow indicates neurochord-like cells), 6 – lateral nerve cord (arrow indicates accessory nerve);
- 4, 5 – *Uniporus borealis*, lateral nerve cord (arrows indicate myofibrillae);
- 7 – *Oerstedtia* sp., lateral nerve cord (arrow indicates accessory nerve);
- 8 – *Cerebratulus* sp., lateral nerve cord (black arrow indicates inner neurilemma, white arrow indicates outer neurilemma).

Abbreviations: br – brain, cg – cephalic glands, e – eye (postcerebral), ln – lateral nerve cord, n – nephridium, np – neuropile, rh – rhynchocoel.

Scale: 1, 3, 6–8 – 30 μm , 2, 4, 5 – 50 μm .

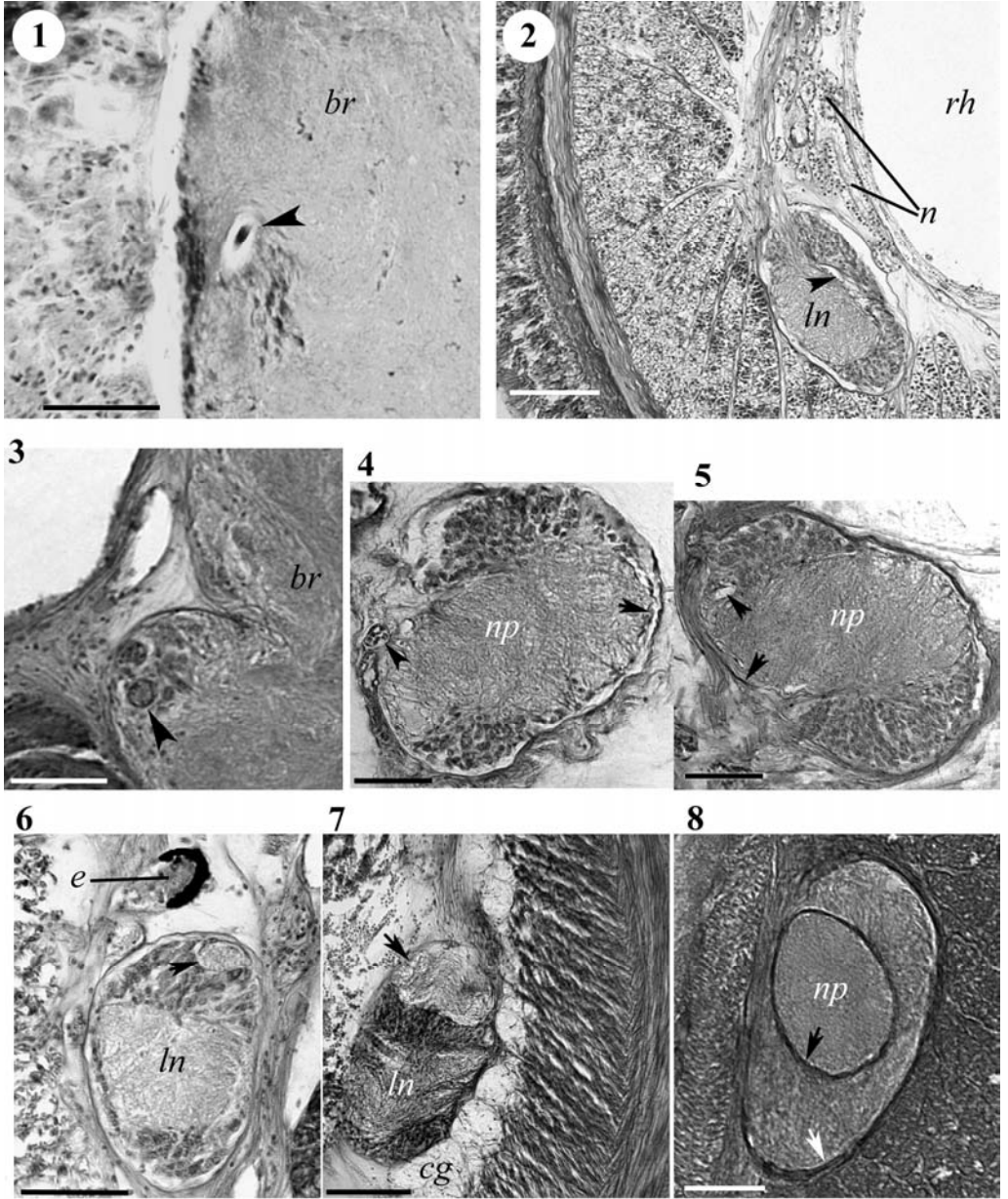


Таблица XXXII

Проекция продольных (1, 2, 4–8) и поперечном (3) срезов тотальных препаратов, показывающие строение нервной системы (1, 3–8 – иммунореакция против серотонина, 2 – иммунореакция против катехоламинов, конфокальная лазерная сканирующая микроскопия):

1 – *Tetrastemma phaeobasisae*, головной конец вентрально;

2 – *Hubrechtella juliae*, боковой нервный ствол с латеральной стороны;

3 – *Lineus alborostratus*, дорсальная часть поперечного среза, область передней кишки;

4, 5 – *Cephalothrix simula*, 4 – область кишечника, 5 – передняя часть тела (оба дорсально);

6 – *Ototyphlonemertes martynovi*, область кишечника, дорсально;

7, 8 – *Quasitetrastremma stimpsoni*, 7 – область кишечника, вентрально; 8 – личинка, 12 часов после оплодотворения.

Сокращения: ao – апикальный орган, an – апикальные нейроны, b – мозг, bn – буккальные нервы, cf – головные щели, cn – каудальный нейрон, dn – дорсальный нерв, ln – боковой нервный ствол, nf – шейная борозда, ns – нервное сплетение между наружной продольной и кольцевой мускулатурой стенки тела, pn – хоботной нерв, rn – ринхоцельные нервы, sdn – субдорсальные нервы, sn – субапикальные нейроны, svn – субвентральные нервы, tn – поперечный (кольцевой) нерв.

Масштаб: 1, 4, 5 – 100 мкм, 2, 3, 6–8 – 50 мкм.

Plate XXXII

Confocal projections of the longitudinal (1, 2, 4–8) and transversal (3) sections showing serotonergic (1, 3–8) and catecholaminergic (2) nervous systems:

1 – *Tetrastemma phaeobasisae*, head, ventral side;

2 – *Hubrechtella juliae*, lateral nerve cord, lateral side;

3 – *Lineus alborostratus*, dorsal half of the section, foregut region;

4, 5 – *Cephalothrix simula*, 4 – intestinal region, 5 – anterior body portion (both dorsal side);

6 – *Ototyphlonemertes martynovi*, intestinal region, dorsal side;

7, 8 – *Quasitetrastremma stimpsoni*, 7 – intestinal region, ventral side, 8 – larva, 12 h after fertilization.

Abbreviations: ao – apical organ, an – apical neurons, b – brain, bn – buccal nerves, cf – cephalic furrow, cn – caudal neuron, dn – dorsal nerve, ln – lateral nerve cord, nf – neck furrow, ns – neural plexus between outer longitudinal and circulatory muscle layers, pn – proboscis nerve, rn – rhynchocoel nerves, sdn – subdorsal nerves, sn – subapical neurons, svn – subventral nerves, tn – transversal (ring) nerve.

Scale: 1, 4, 5 – 100 μm , 2, 3, 6–8 – 50 μm .

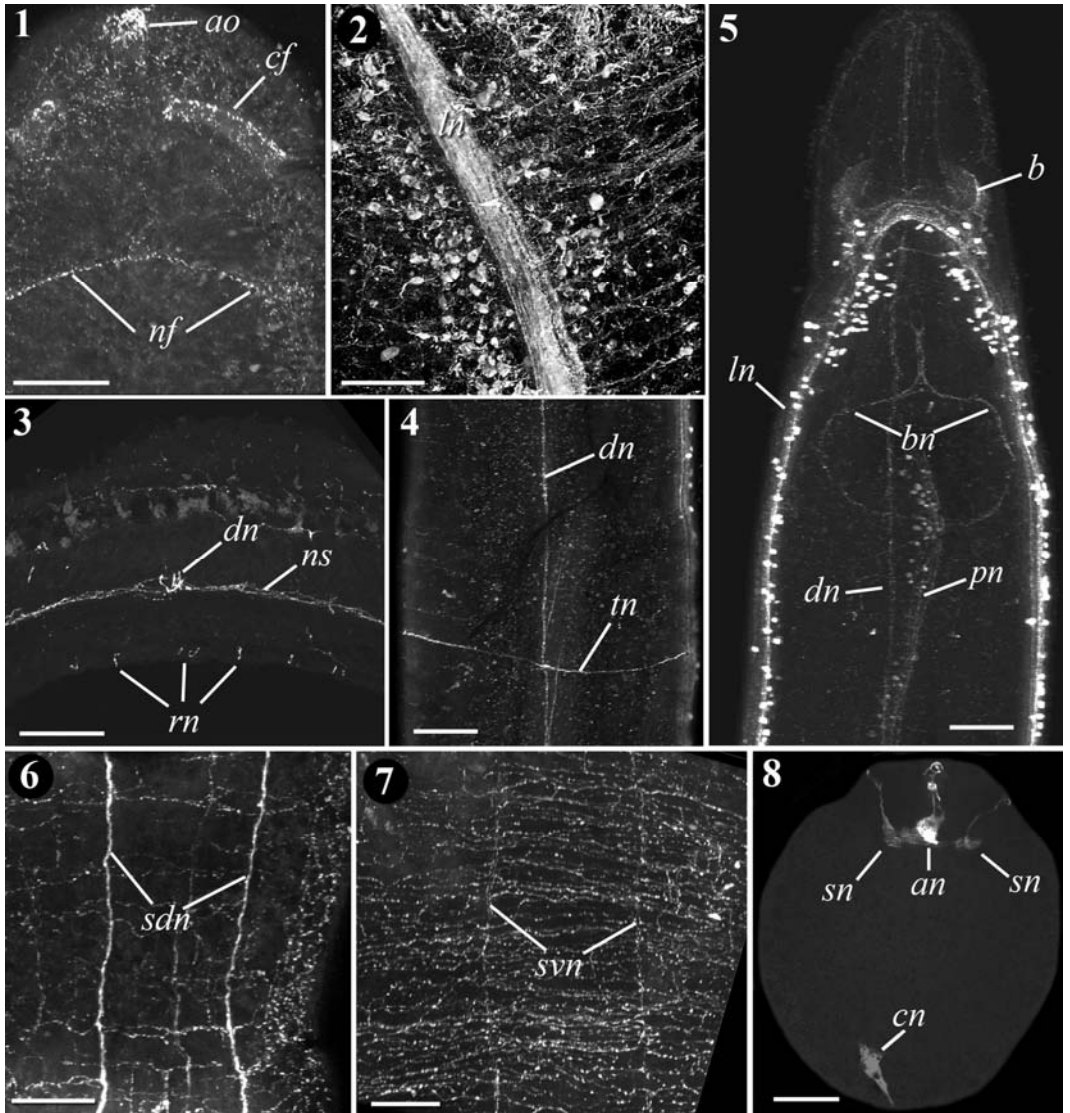


Таблица XXXIII

- Детали строения нервной системы и церебральных органов на поперечных срезах:
- 1 – *Neesia derjugini*, стенка тела (стрелки – субэпителиальные нервы);
 - 2 – *Neoarmaueria crassa*, средняя часть тела (стрелка – «лентовидный орган»);
 - 3 – *Cerebratulus niveus*, задняя часть мозга (стрелки – расщепление дорсального нейропиля);
 - 4 – *Hubrechtella juliae*, область рта;
 - 5 – *Protubulanus* sp., церебральный орган (стрелка – соединительно-тканная прослойка);
 - 6 – *Protetrastemma viride*, область мозга.

Сокращения: br – мозг, cl – церебральная лакуна, co – церебральный орган, cv – головной сосуд, d – дермис, dcg – дорсальный церебральный ганглий, in – кишечник, lf – боковая головная щель, ln – боковой нервной ствол, ov – яичник, m – рот, oe – пищевод, p – паренхима, rh – ринхоцель, vp – вхождение дорсального сосуда в ринхоцель.

Масштаб: 1, 2, 6 – 50 мкм, 3, 4 – 100 мкм, 5 – 30 мкм.

Plate XXXIII

Transversal histological sections showing morphology of nervous system and cerebral organs:

- 1 – *Neesia derjugini*, body wall (arrows indicate subepidermal nerves);
- 2 – *Neoarmaueria crassa*, intestinal region (arrow indicates 'band-shaped organ');
- 3 – *Cerebratulus niveus*, posterior brain region (arrows indicate fission of the dorsal neuropile);
- 4 – *Hubrechtella juliae*, oral region;
- 5 – *Protubulanus* sp., cerebral organ (arrow indicates connective tissue sheath);
- 6 – *Protetrastemma viride*, brain region.

Abbreviations: br – brain, cl – cerebral blood lacuna, co – cerebral organ, cv – cephalic vessel, d – dermis, dcg – dorsal cerebral ganglia, in – intestine, lf – lateral cephalic furrow (slit), ln – lateral nerve cord, ov – ovary, m – mouth, oe – oesophagus, p – parenchyma, rh – rhynchocoel, vp – vascular plug.

Scale: 1, 2, 6 – 50 μm , 3, 4 – 100 μm , 5 – 30 μm .

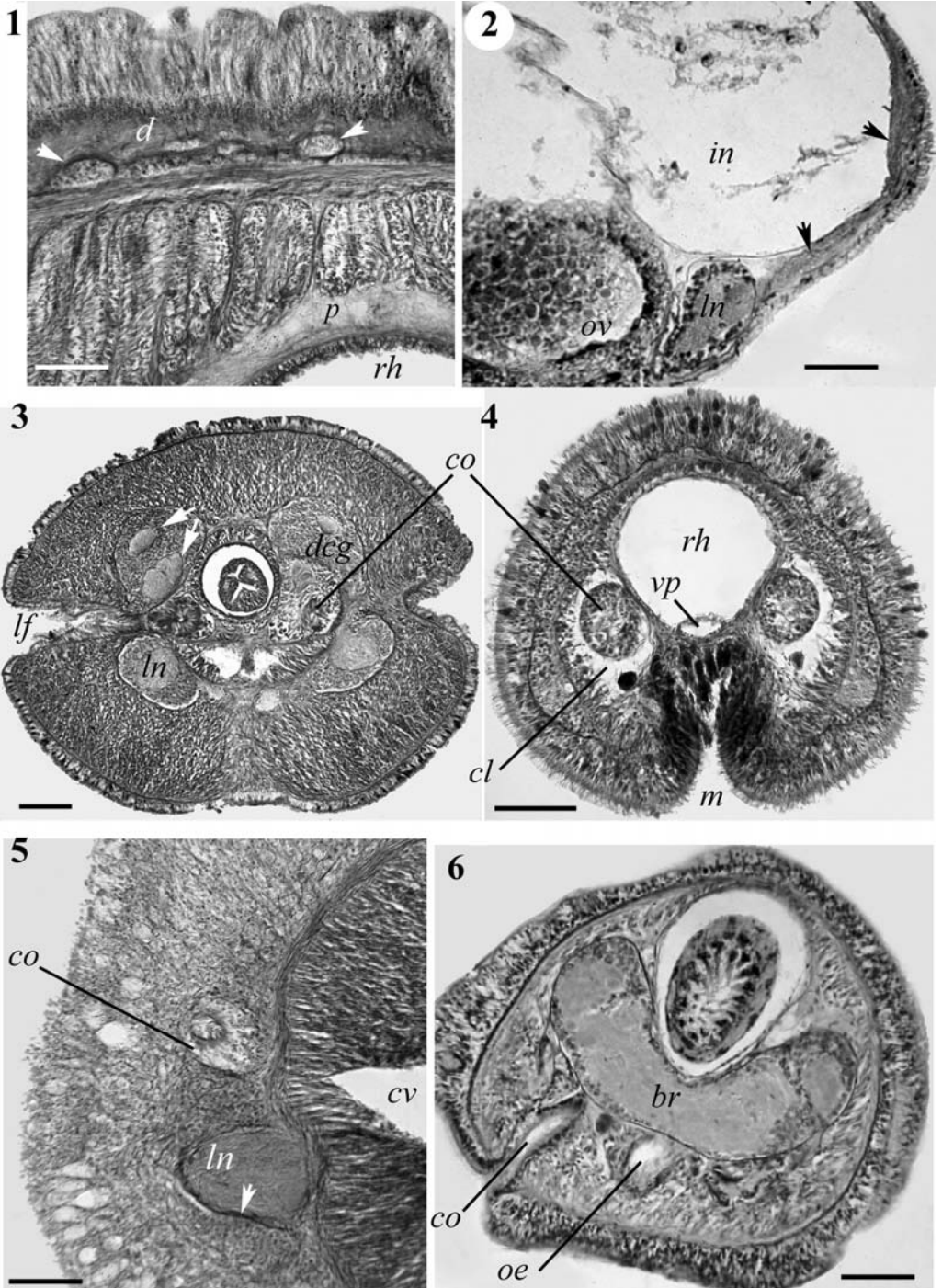


Таблица XXXIV

Korotkevitschia pelagica, косые (1–3) и поперечные (3–6) срезы:

1, 2 – область церебральных органов (стрелки – раздвоенный канал церебрального органа);

3 – область около ринхопоры (стрелки – циркумринходеальные железы);

4 – боковой нервный ствол (стрелки – миофибриллы);

5, 6 – область прямой кишки (черная стрелка – каудальный кровеносный анастомоз; белая стрелка – прямая кишка).

Сокращения: ac – задняя (каудальная) нервная комиссура, br – мозг, co – церебральный орган, ln – боковой нервный ствол, rt – прямая кишка, srt – мускульный сфинктер прямой кишки.

Масштаб: 1, 2 – 100 мкм, 3–6 – 50 мкм.

Plate XXXIV

Korotkevitschia pelagica, oblique (1–3) and transversal (3–6) histological sections:

1, 2 – cerebral region region (arrows indicate forked canal of cerebral organ);

3 – anterior terminal region (arrows indicate circum-rhynchodeal glands);

4 – lateral nerve cord (arrows indicate myofibrillae);

5, 6 – rectal region (black arrow indicates caudal blood anastomosis; white arrow indicates rectum).

Abbreviations: ac – caudal neural commissure, br – brain, co – cerebral organ, ln – lateral nerve cord, rt – rectum, srt – rectal sphincter.

Scale: 1, 2 – 100 μm , 3–6 – 50 μm .

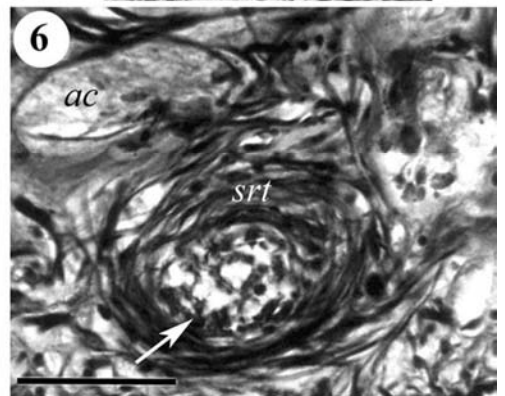
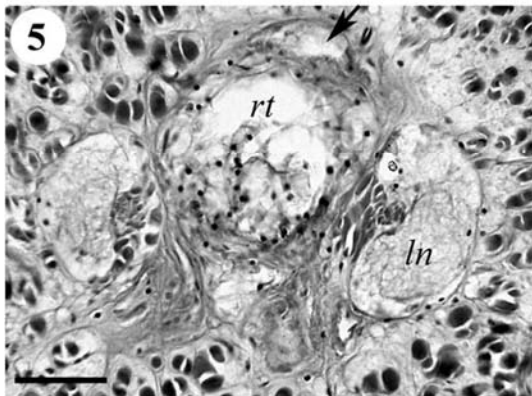
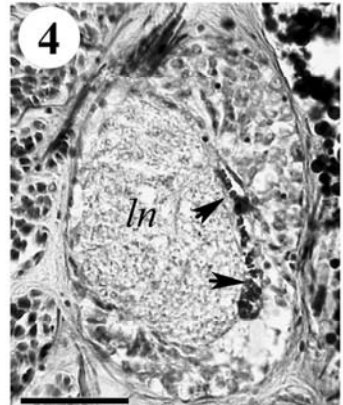
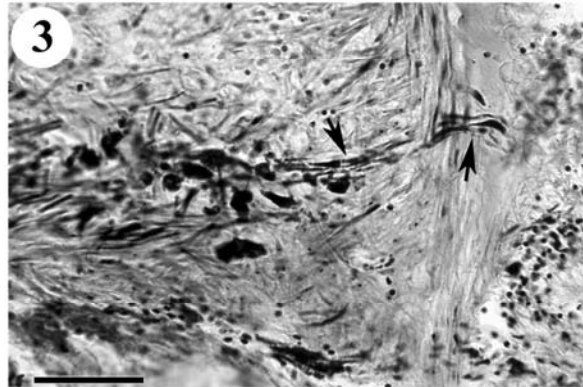
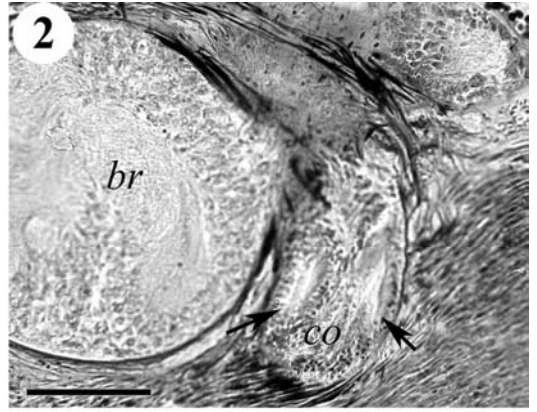
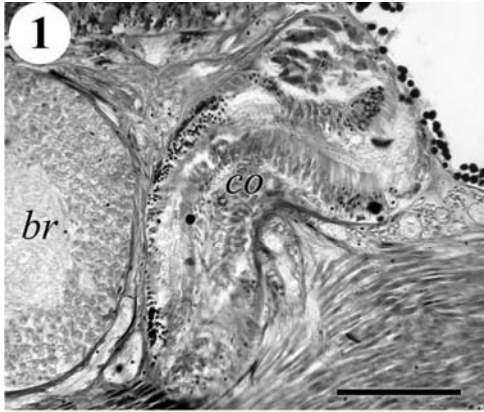


Таблица XXXV

Детали строения нервной системы и органов чувств на поперечных срезах (1, 2, 6) и тотальных препаратах, in vivo (3–5):

1, 2 – *Nipponnemertes* sp., задняя часть мозга (белая стрелка – сенсорный канал, черная – асенсорный (мешковидный) канал);

3 – *Collarenemertes bimaculata*, область мозга;

4 – *Lineus alborostratus*, область мозга;

5 – *Protetrastemma viride*, область мозга;

6 – *Carinoma* sp., дорсальная эпителиальная сенсорная ямка (стрелка).

Сокращения: br – мозг, co – церебральный орган, cv – головной сосуд, dcg – дорсальный церебральный ганглий, e – глаза, ln – боковой нервный ствол, m – рот.

Масштаб: 1–4 – 100 мкм, 5, 6 – 50 мкм.

Plate XXXV

Photomicrographs of transversal histological sections (1, 2, 6) and squeezed specimens showing morphology of nervous systems and sensory organs:

1, 2 – *Nipponnemertes* sp., posterior brain region (white arrow indicates sensory canal, black arrow indicates 'sac-like' canal);

3 – *Collarenemertes bimaculata*, brain region;

4 – *Lineus alborostratus*, brain region;

5 – *Protetrastemma viride*, brain region;

6 – *Carinoma* sp., dorsal sensory pit (arrow).

Abbreviations: br – brain, co – cerebral organ, cv – cephalic blood vessel, dcg – dorsal cerebral ganglion, e – eye, ln – lateral nerve cord, m – mouth.

Scale: 1–4 – 100 μ m, 5, 6 – 50 μ m.

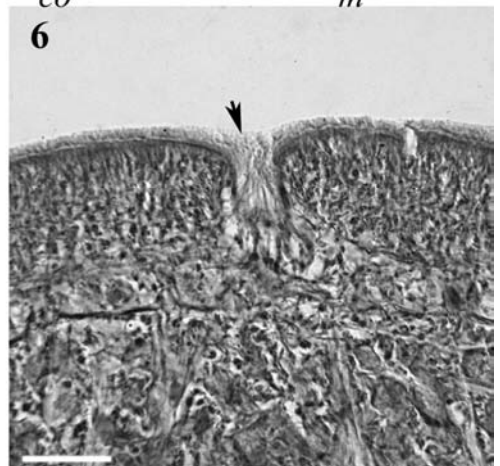
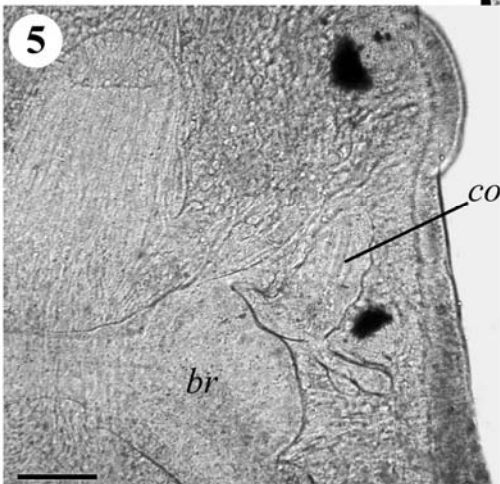
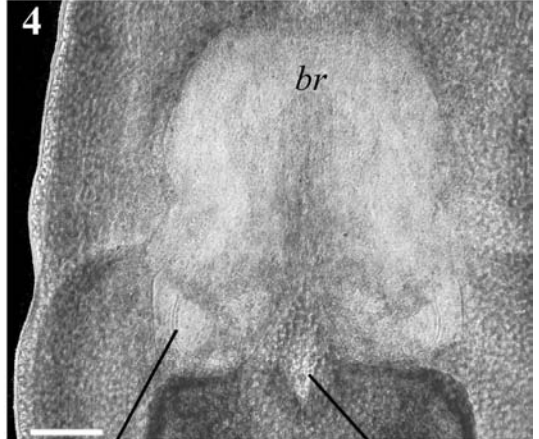
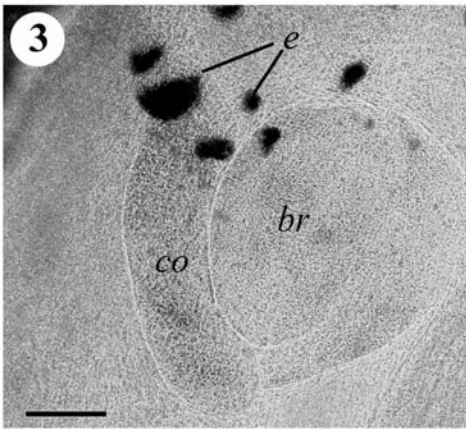
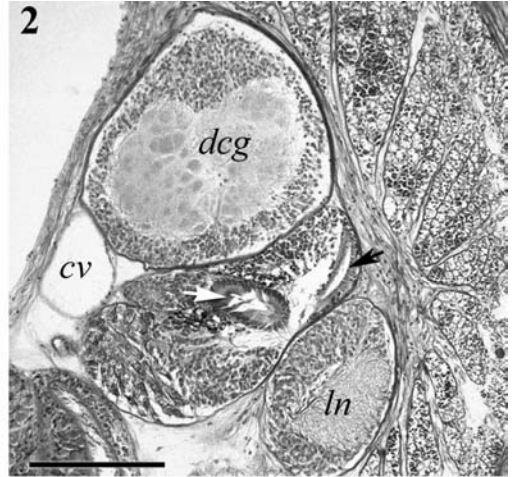
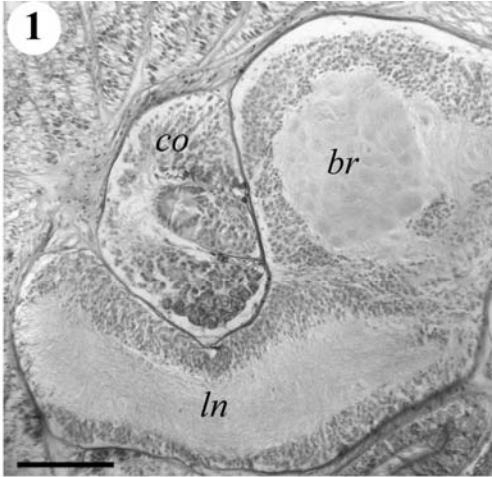


Таблица XXXVI

Расположение глаз на тотальных препаратах (1–5, 7–9, 11–13) и поперечных срезах (6, 10):

- 1, 2 – *Lineus alborostratus*, 1 – передний конец неполовозрелый червь (стрелка – скопление темного пигмента), 2 – ювенильная особь, вышедшая из пилидия (стрелка – "глаз");
 - 3, 4 – *Quasitetrastemma stimpsoni*, передний конец тела (3 – 96 часов после оплодотворения, 4 – ювенильная особь);
 - 5 – *Cephalotrichella* cf. *alba*, передний конец тела (глицериновый препарат);
 - 6 – *Balionemertes* sp., неокрашенный срез в области мозга (стрелки – эпидермальные глаза);
 - 7 – *Sacconemertopsis belogurovi*, глаза;
 - 8 – *Collarenemertes bimaculata*, передний конец тела;
 - 9 – *Emplectonema gracile*, передний конец тела;
 - 10 – *Nareda superba*, сложный глаз;
 - 11 – *Poseidonemertes maslakovae*, передний конец тела осевшей личинки (стрелки – рудиментарные глаза задней пары);
 - 12 – *Prostoma ohmiense*, передний конец тела (увеличено показаны минеральные эпидермальные гранулы, белые стрелки – дополнительные глазки);
 - 13 – *Zygonemertes* sp., передний конец тела (стрелки – постцеребральные глаза).
- Масштаб: 1, 8, 9, 12, 13 – 500 мкм, 2, 5, 6, 11 – 100 мкм, 3, 4, 7, 10 – 20 мкм.

Plate XXXVI

Photomicrographs of squeezed specimens (1–5, 7–9, 11–13) and transversal sections (6, 10) showing eye arrangement:

- 1, 2 – *Lineus alborostratus*, 1 – anterior end of young worm (arrow indicates accumulation of black pigment), 2 – freshly hatched juvenile (arrow indicates 'eye');
 - 3, 4 – *Quasitetrastemma stimpsoni*, anterior end (3 – 96 h after fertilization, 4 – juvenile specimen);
 - 5 – *Cephalotrichella* cf. *alba*, anterior end (glycerol preparation);
 - 6 – *Balionemertes* sp., unstained section through brain region (arrows indicate epidermal eyes);
 - 7 – *Sacconemertopsis belogurovi*, eyes;
 - 8 – *Collarenemertes bimaculata*, anterior end;
 - 9 – *Emplectonema gracile*, anterior end;
 - 10 – *Nareda superba*, compound eye;
 - 11 – *Poseidonemertes maslakovae*, anterior end of settled larva (arrows indicate rudimentary posterior eyes);
 - 12 – *Prostoma ohmiense*, anterior end (high magnification image shows mineral epidermal granules, white arrows indicate additional eyes);
 - 13 – *Zygonemertes* sp., anterior end (arrows indicate postcerebral eyes).
- Scale: 1, 8, 9, 12, 13 – 500 μm , 2, 5, 6, 11 – 100 μm , 3, 4, 7, 10 – 20 μm .

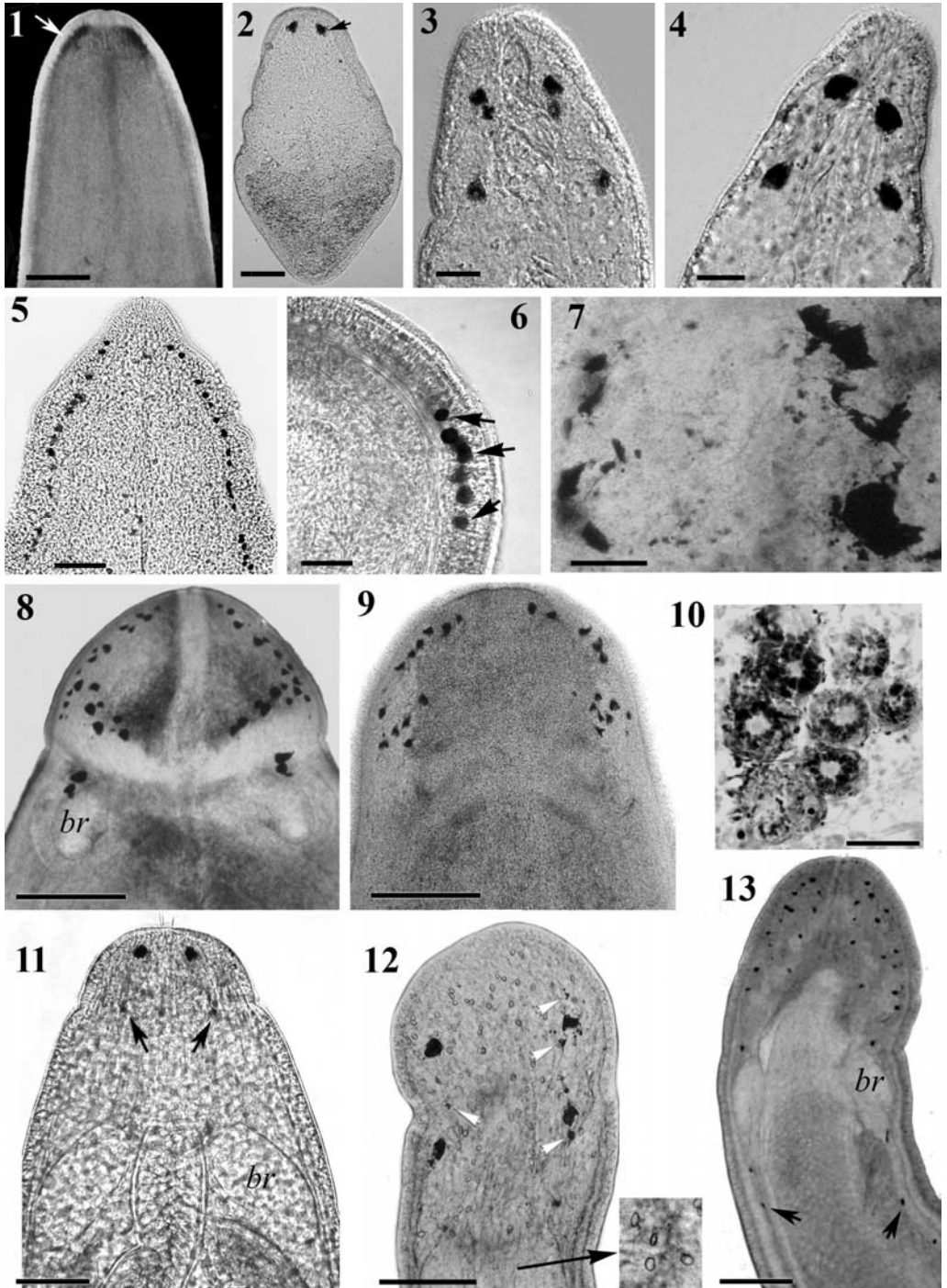


Таблица XXXVII

Детали строения немертин на сагиттальных (1, 6), фронтальных (2) и поперечных (5, 7–9) срезах, а также тотальных препаратах *in vivo* (3, 4):

- 1 – *Sacconemertopsis belogurovi*, передний конец (черная стрелка – фронтальный орган, белая – фронтальная железа);
- 2 – *Neoemplectonema paramusirensis*, передний конец (стрелка – фронтальный орган);
- 3 – *Ototyphlonemertes martynovi*, статоцист;
- 4 – *Ototyphlonemertes nikolaii*, статоцист;
- 5 – *Furugelmina heteromusculosa*, стенка тела в области мозга (стрелки – выводные протоки головных желез);
- 6 – *Antarctonemertes varvarae*, передний конец;
- 7 – *Asteronemertes commensalis*, прецеребральная область;
- 8 – *Ototyphlonemertes ani*, средняя часть тела;
- 9 – *Crassonemertes robusta*, стенка тела прецеребральной области (стрелки – субмускулярные железы).

Сокращения: асг – ацидофильные головные железы, аф – головные щели, bg – базофильные железы, br – мозг, bсг – базофильные головные железы, сг – головные железы, со – церебральный орган, d – дермис, in – кишечник, ост – наружная кольцевая мускулатура, ое – пищевод, rh – ринхоцель, rhd – ринходеум.

Масштаб: 1, 3, 4 – 20 мкм, 2, 5, 8, 9 – 50 мкм, 6, 7 – 100 мкм.

Plate XXXVII

Sagittal (1, 6), frontal (2) and transversal (5, 7–9) histological sections; photomicrographs of squeezed specimens (3, 4):

- 1 – *Sacconemertopsis belogurovi*, anterior tip (black arrow indicates frontal organ, white arrow indicates frontal gland);
- 2 – *Neoemplectonema paramusirensis*, anterior tip (arrow indicates frontal organ);
- 3 – *Ototyphlonemertes martynovi*, statocyst;
- 4 – *Ototyphlonemertes nikolaii*, statocyst;
- 5 – *Furugelmina heteromusculosa*, body wall in brain region (arrows indicate necks of cephalic glands);
- 6 – *Antarctonemertes varvarae*, anterior end;
- 7 – *Asteronemertes commensalis*, precerebral region;
- 8 – *Ototyphlonemertes ani*, middle body region;
- 9 – *Crassonemertes robusta*, body wall in precerebral region (arrows indicate submuscular glands).

Abbreviations: acg – acidophilous cephalic glands, af – cephalic (anterior) furrows, bg – basophilous glands, br – brain, bсg – basophilous cephalic glands, cg – cephalic glands, co – cerebral organ, d – dermis, in – intestine, ocm – outer circular musculature, oe – oesophagus, rh – rynchocoel, rhd – rynchodaeum.

Scale: 1, 3, 4 – 20 μm , 2, 5, 8, 9 – 50 μm , 6, 7 – 100 μm .

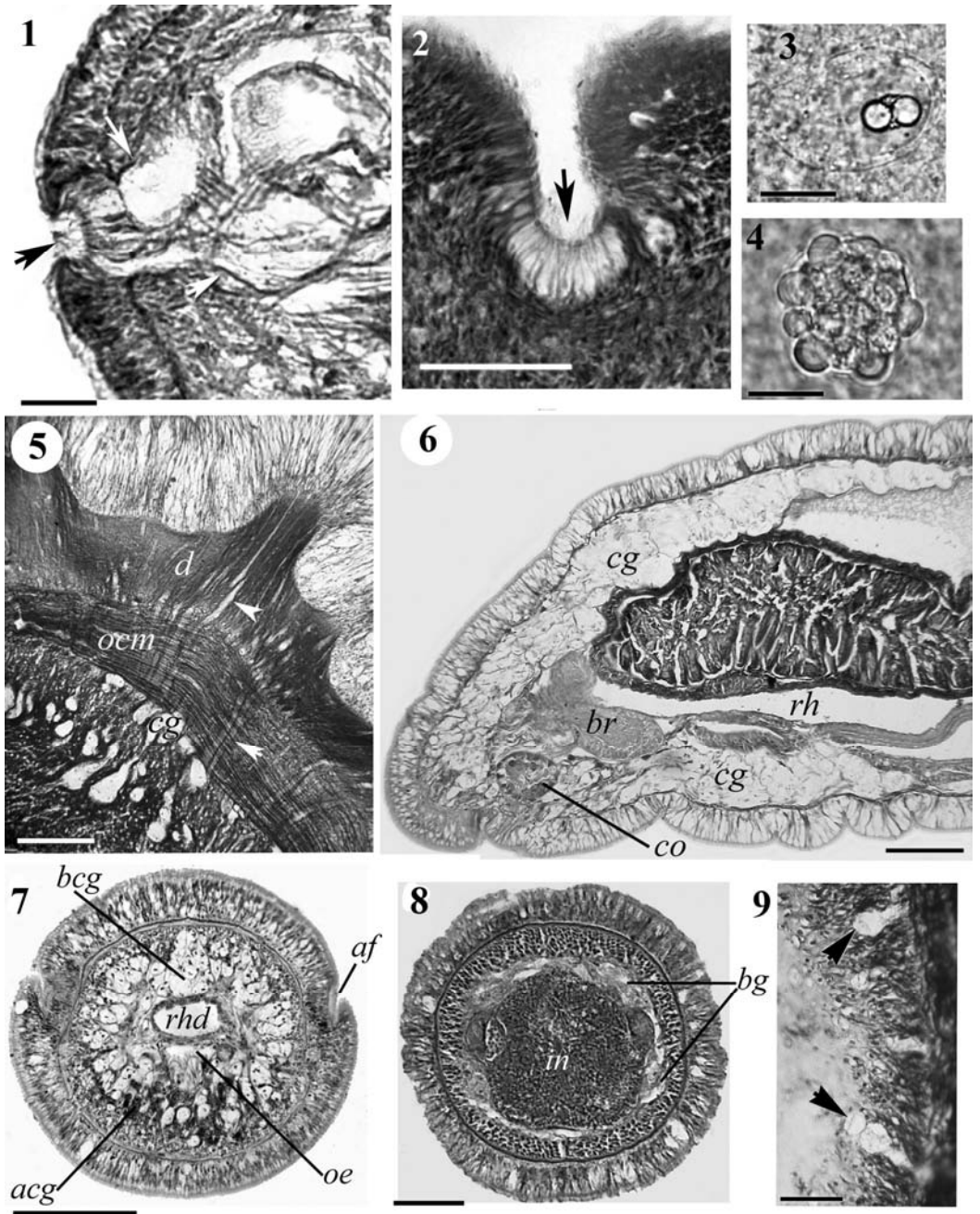


Таблица XXXVIII

Половая система на препаратах *in vivo* (1–4, 7) и поперечных срезах (5, 6):

1 – *Callinera* sp., семенники;

2 – *Amphiporus* sp., яичники;

3 – *Micrura kulikovae*, задняя часть тела;

4 – *Malacobdella grossa*, самка, дорсальная поверхность тела (стрелки – половые отверстия);

5 – *Korotkevitschia pelagica*, задняя половина тела;

6 – *Arctonemertes ussuriensis*, область задней части пилоруса;

7 – *Sacconemertopsis belogurovi*, область кишечника (стрелки – боковые кровеносные сосуды).

Сокращения: d – дермис, cp – карман слепой кишки, in – кишечник, ip – карманы кишечника, ln – боковой нервный ствол, ov – яичник, p – паренхима, pr – хобот, rh – ринхоцель, t – семенник.

Масштаб: 1–4 – 300 мкм, 5 – 100 мкм, 6, 7 – 200 мкм.

Plate XXXVIII

Photomicrograph of squeezed specimens (1–4, 7) and transversal histological sections (5, 6) showing reproductive systems:

1 – *Callinera* sp., testes;

2 – *Amphiporus* sp., ovaries;

3 – *Micrura kulikovae*, posterior body region;

4 – *Malacobdella grossa*, female, dorsal body surface (arrows indicate gonopores);

5 – *Korotkevitschia pelagica*, posterior half of body;

6 – *Arctonemertes ussuriensis*, posterior pyloric region;

7 – *Sacconemertopsis belogurovi*, intestinal region (arrows indicate lateral blood vessel).

Abbreviations: d – dermis, cp – caecal pouch, in – intestine, ip – intestinal pouch, ln – lateral nerve cord, ov – ovary, p – parenchyma, pr – proboscis, rh – rhynchocoel, t – testis.

Scale: 1–4 – 300 μ m, 5 – 100 μ m, 6, 7 – 200 μ m.

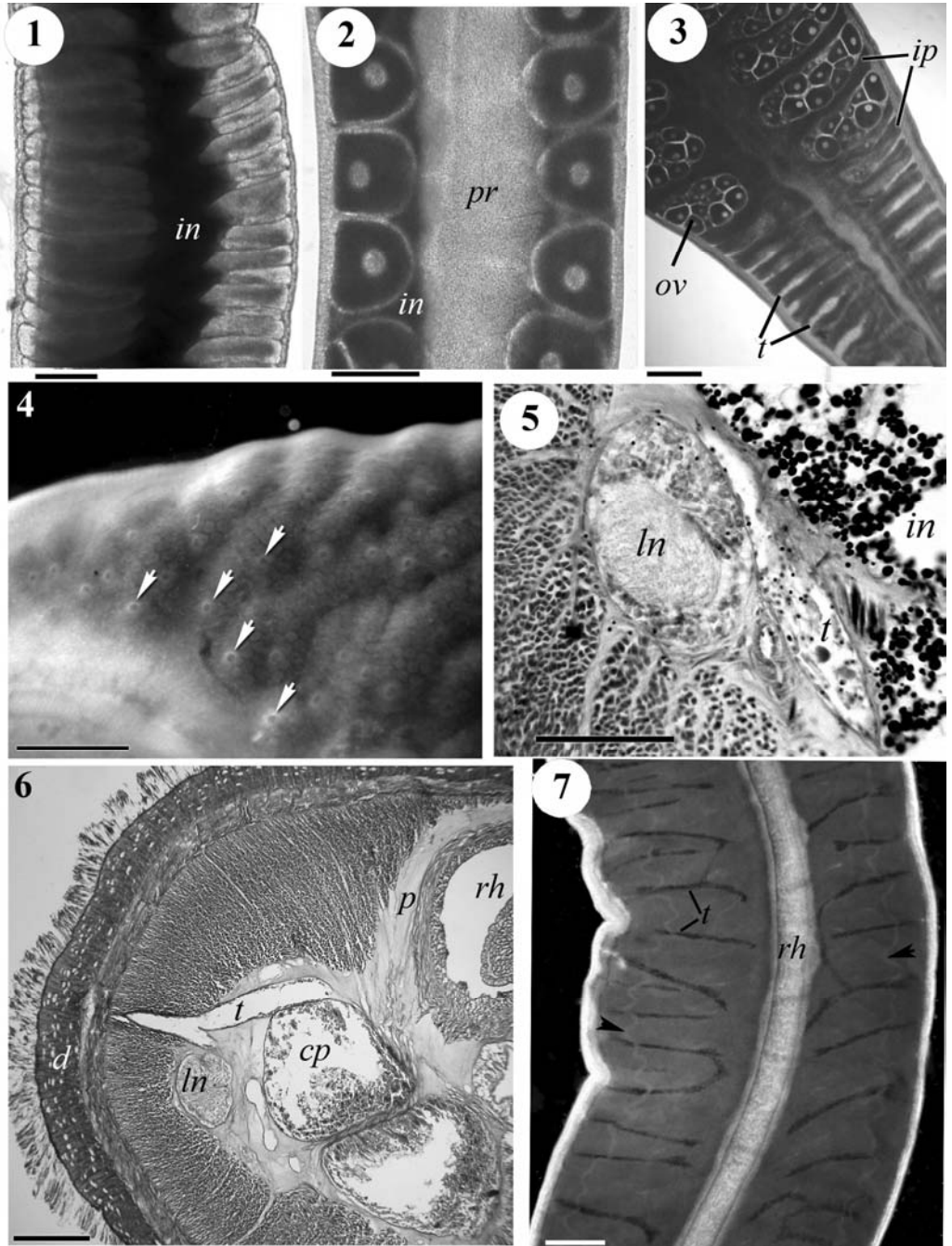


Таблица XXXIX

Проекции поперечных (1–3) и продольных (4–9) срезов тотальных препаратов тела (фаллоидиновая метка, конфокальная лазерная сканирующая микроскопия):

- 1 – *Cerebratulus marginatus*, задняя часть церебрального органа;
- 2 – *QuasitetraSTEMMA nigrifrons*, область кишечника (стрелки – семенники);
- 3 – *Callinera* sp., семенник;
- 4 – *Emplectonema gracile*, яичник;
- 5, 6 - *Antarctonemertes varvarae*, 5 – зрелый яичник, 6 – незрелый семенник;
- 7, 8 – *TetraSTEMMATIDAE* gen.sp., 7 – половое отверстие, 8 – яичник;
- 9 – *Malacobdella grossa*, зрелый яичник.

Сокращения: cl – головная кровеносная лакуна, gp – половое отверстие, in – кишечник, ln – боковой нервной ствол.

Масштаб: 1, 9 – 100 мкм, 2–8 – 50 мкм.

Plate XXXIX

Confocal projections of the transversal (1–3) and longitudinal (4–9) sections of the body labeled with phalloidin:

- 1 – *Cerebratulus marginatus*, posterior part of cerebral organ;
- 2 – *QuasitetraSTEMMA nigrifrons*, intestinal region (arrows indicate testes);
- 3 – *Callinera* sp., testis;
- 4 – *Emplectonema gracile*, ovary
- 5, 6 - *Antarctonemertes varvarae*, 5 – mature ovary, 6 – immature ovary;
- 7, 8 – *TetraSTEMMATIDAE* gen.sp., 7 – gonopore; 8 – ovary;
- 9 – *Malacobdella grossa*, mature ovary.

Abbreviations: cl – cephalic blood lacuna, gp – gonopore, in – intestine, ln – lateral nerve cord.

Scale: 1, 9 – 100 μm , 2–8 – 50 μm .

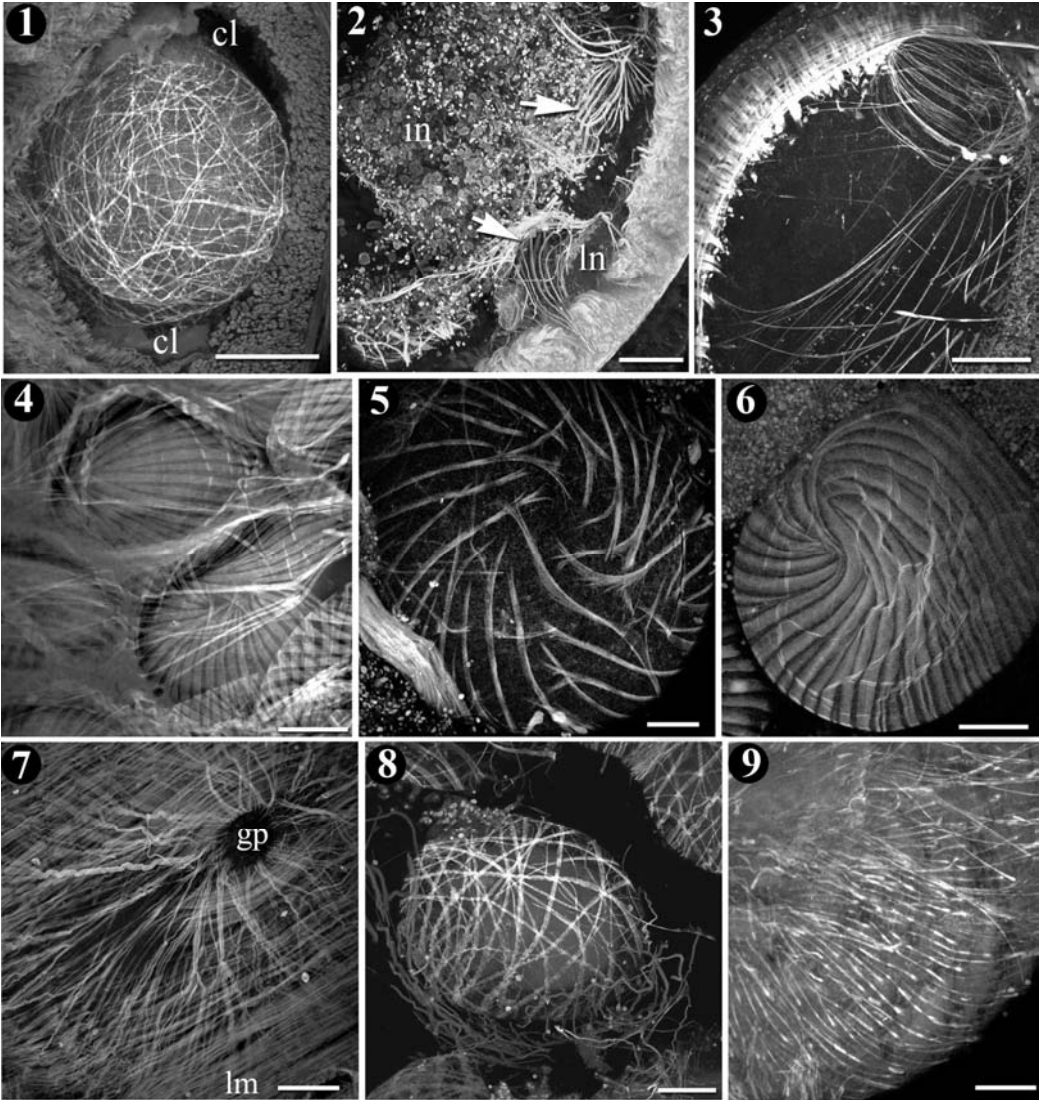


Таблица XL

Тотальные препараты *in vivo* (1–7) и проекции срезов, фаллоидиновая метка, конфокальная лазерная сканирующая микроскопия (8–11), показывающие строение личинок:

1 – *pilidium auriculatum*;

2 – *pilidium ex gr. gyrans* (стрелка – мускул-ретрактор апикального органа);

3, 8 – *Callinera* sp., 3 – возраст 11 суток (стрелки – головные латеральные цирри), 8 – 19 часов после оплодотворения;

4 – *pilidium ex gr. recurvatum*;

5 – *Micrura kulikovae*, возраст 2 суток;

6, 10, 11 – *Quasitetrastemma stimpsoni*, 6 – возраст 2 суток, 10 – 12 часов, 11 – 72 часа;

7 – *Cephalothrix simula*, передняя часть поздней личинки (белые стрелки – головные латеральные цирри, черные стрелки – эпидермальные глаза);

9 – *Emplectonema gracile*, возраст 24 часа.

Сокращения: ao – апикальный орган, ct – каудальный султанчик, id – имагинальный диск, jv – ювенильная особь.

Масштаб: 1, 4–7, 11 – 100 мкм, 2, 3, 8–10 – 50 мкм.

Plate XL

Photomicrograph of live larvae (1–7); confocal projections of phalloidin-labelled larvae (8–11):

1 – *pilidium auriculatum*;

2 – *pilidium ex gr. gyrans* (arrow indicates retractor of apical organ);

3, 8 – *Callinera* sp., 3 – 11-day-old (arrows indicate cephalic lateral cirri); 8 – 19-hour-old;

4 – *pilidium ex gr. recurvatum*;

5 – *Micrura kulikovae*, 2-day-old;

6, 10, 11 – *Quasitetrastemma stimpsoni*, 6 – 2-day-old, 10 – 12-hour-old, 11 – 72-hour-old;

7 – *Cephalothrix simula*, anterior end of late larva (white arrows indicate cephalic lateral cirri, black arrows indicate epidermal eyes);

9 – *Emplectonema gracile*, 24-hour-old.

Abbreviations: ao – apical organ, ct – caudal tuft, id – imaginal disc, jv – juvenile.

Scale: 1, 4–7, 11 – 100 μm , 2, 3, 8–10 – 50 μm .

