

На правах рукописи

Чернышев Алексей Викторович

**СРАВНИТЕЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ,
СИСТЕМАТИКА И ФИЛОГЕНИЯ НЕМЕРТИН**

03.00.08 – зоология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук



Владивосток
2008

Работа выполнена в лаборатории эмбриологии Института биологии моря
им. А.В. Жирмунского
Дальневосточного отделения Российской Академии наук

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, старший научный сотрудник
Макарченко Евгений Анатольевич

доктор биологических наук, профессор
Чесунов Алексей Валерьевич

доктор биологических наук, доцент
Фадеева Наталия Петровна

Ведущая организация: Зоологический институт РАН (г. С.-Петербург)

Защита состоится "17" июня 2008 г. в 10 ч ___ на заседании диссертационного совета Д 005.003.03 при Биолого-почвенном институте ДВО РАН по адресу: 690022, г. Владивосток, проспект 100 лет Владивостоку, 159; факс (4232) 310-193.

С диссертацией можно ознакомиться в Центральной научной библиотеке ДВО РАН.

Автореферат разослан " ____ " _____ 2008 г.

Ученый секретарь диссертационного совета, кандидат биологических наук



Саенко Е.М.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Немертины (Nemertea или Nemertini) – тип беспозвоночных, насчитывающий более 1200 видов червей, которые обитают преимущественно в морях, а также встречаются в пресных водоемах, в супралиторали и на суше, являются симбионтами различных морских беспозвоночных. Согласно современным представлениям, немертины – древняя группа Trochozoa, морфологически обособленная как от плоских червей, так и от аннелид. Ультрамикроскопические исследования позволили обосновать гипотезу о том, что немертины – целомические животные, однако вопрос о гомологии их кровеносной системы, ринхоцеля и половых мешков целомическим полостям других Trochozoa остается открытым.

Слабая изученность внутреннего строения большинства видов является причиной неудовлетворительного состояния систематики Nemertea, что, в свою очередь, мешает всестороннему исследованию этой группы. В последнее десятилетие заметно ослаб интерес к переописанию уже известных видов, что вызывает определенные сомнения в идентификации материала, используемого в молекулярном анализе. К сожалению, типовой материал большинства видов немертин утерян, а хранящиеся в коллекциях экземпляры часто непригодны для морфологических и молекулярных исследований. Систематика немертин на уровне отрядов и семейств переживает большой кризис, что привело многих исследователей к отказу от использования этих категорий. В зарубежной литературе наметилась тенденция отказа от реконструкций вероятных морфологических преобразований через сравнительно-морфологический метод. Все чаще встречаются 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.

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 серьезных обобщений.

В последнее время стал популярным филогенетический и таксономический анализ на основе молекулярных данных (Envall, Sundberg, 1998; Sundberg, Saur, 1998; Sundberg et al., 2001; Thollesson, Norenburg, 2003). Параллельно возрос скептицизм в отношении возможностей традиционных сравнительно-морфологических методов. В недавних работах шведских немертинологов (Strand, Sundberg, 2005a, b) высказывается мнение о невозможности на основе одних только морфологических исследований выявить виды-двойники и разделить близкородственные роды. В итоге, в последнее время описание новых таксонов резко сократилось, а сравнительно-морфологические исследования стали рассматриваться как малоперспективные. 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.

Цели и задачи исследования. Целью работы является проведение сравнительно-морфологического, таксономического и филогенетического анализа типа Nemertea. Для достижения этой цели были поставлены следующие задачи: 1) критический анализ проблемы происхождения и ранней эволюции немертин, и в первую очередь, формирования их целомической системы; 2) типологизация и установление гомологий в пределах основных систем и органов; 3) построение и векторизация морфологических рядов для систем, органов и структур, которые используются или могут использоваться в систематике немертин; 4) анализ имеющихся систем и филогенетических построений, выдвижение новых филогенетических гипотез; 5) разработка новой системы немертин на уровне классов, отрядов и семейств, составление диагнозов всех таксонов, начиная с семейства и выше.

Научная новизна. Впервые на основе оригинальных и литературных данных проведен сравнительно-морфологический анализ всех систем и органов немертин, которые используются в систематике этой группы. Предложена новая гипотеза происхождения целомической системы немертин, в основу которой положена гомоцельная теория. Выдвинута новая концепция эволюционных преобразований кожно-мышечного мешка, согласно которой редукция и трансформация внутренних слоев мускулатуры тесно связаны с хоботной системой. Построены морфологические ряды, отражающие эволюционные преобразования головных щелей, мускулатуры стенки тела и ринхоцеля, прецеребральной септы, вооружения хобота, нервной системы, слепой кишки, дорсального сосуда, глаз, церебральных органов. Впервые для сравнительно-морфологических и филогенетических построений привлечены данные по постэмбриональному развитию немертин. Изучение мускулатуры с использованием окраски фаллоидином позволило выявить ранее неизвестные особенности строения стенки тела и хобота. Проведен филогенетический анализ всех основных групп немертин, осуществлены кладистические построения в основных группах немертин с привлечением большего числа признаков и таксонов, что позволило пересмотреть многие ранее выдвинутые гипотезы и эволюционные схемы. В рамках диссертационной темы описано 30 новых для науки видов, установлено 18 новых родов, 16 семейств и 5 отрядов немертин. Предложена новая система типа Nemertea с двумя классами хоботных (Rhynchocoela) и бесхоботных (Arhynchocoela) немертин, даны расширенные диагнозы для всех таксонов от семейств до классов. Существенно пересмотрен состав некоторых семейств и родов.

Практическая значимость. Новая система немертин может быть положена в основу определителей и фаунистических списков. Результаты работы представляют определенный интерес для образовательного процесса в высших учебных заведениях России. Реконструированные морфологические ряды отдельных систем и органов могут быть использованы в качестве наглядных примеров в лекционных курсах по эволюционной морфологии и сравнительной анатомии беспозвоночных, читаемых для студентов ДВГУ.

Теоретическая концепция. Диссертационное исследование в основной своей части относится к сравнительно-морфологическому направлению в зоологии. Основные положения сравнительно-морфологического анализа были наиболее полно обобщены и формализованы О.И. Белогуровым (1990) и Ю.В. Мамкаевым (1991), и предусматривают поэтапный процесс, начинающийся установлением гомологий и заканчивающийся векторизацией морфологических рядов с обсуждением общих морфологических закономерностей в эволюционных преобразованиях конкретных систем. При этом мы использовали терминологию (апоморфный, плезиоморфный и т.д.) и некоторые методы (внегруппового и внутригруппового критериев установления полярности), принятые в кладистическом анализе. Филогенетические реконструкции в большей степени базировались на методах кладистического анализа, причем мы использовали как количественные (т.е. с использованием компьютерных программ) методы построения кладограмм, так и качественные, более приближенные к традиционной Хенниговой кладистике. Там, где построение кладограмм оказалось невозможным, выдвигались лишь гипотезы о монофилии, полифилии или парафилии отдельных таксонов.

Основные положения, выносимые на защиту.

Базисным морфологическим модулем организации немертин является хоботная система. Эволюционные преобразования хоботной системы отражаются на изменениях других систем и органов.

Эволюция немертин шла в сторону усложнения хоботной системы, погружения нервной системы, органов чувств и головных желез в стенку тела, смещения рта, церебральных органов и других структур в церебральную и прецеребральную области тела.

В новой системе тип Nemertea включает два класса (Arhynchocoela и Rhynchocoela), два подкласса, 9 отрядов и 45 семейств.

Подкласс Palaeonemertea – парафилетическая группа, объединяющая отряды Tubulaniformes, Archinemertea и Carinomiformes. Подкласс Neonemertea – монофилетическая группа с надотрядами Pilidiophora и Hoplonemertea.

Губрехтииды - парафилетический отряд Hübneriiformes в пределах Pilidiophora. Отряды Eumonostilifera и Cratenemertea – сестринские группы, моностилиферное вооружение в которых возникло независимо.

Апробация работы и публикации. Результаты работы докладывались на ежегодных конференциях и семинарах Института биологии моря с 1998 по 2006 гг., на семинаре лаборатории морских исследований ЗИН РАН (1991 г.), на 4-ой международной конференции по биологии немертин (Калифорния, 1995), на семинарах кафедры зоологии Дальневосточного государственного университета (Владивосток, 1996-1999 г.), на российско-германском совещании "Взгляд в будущее" (Владивосток, 2006). Некоторые материалы диссертации были использованы в лекциях по "Сравнительной анатомии беспозвоночных", "Основам эволюционной морфологии" и "Основам кладистики", которые автор читает на кафедре зоологии ДВГУ с 1996 г.

По теме диссертации опубликовано 49 работ.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 6 глав, выводов, списка литературы, включающего 364 названия, из которых 282 на иностранных языках, и приложения. В приложении дан список признаков и состояний, а также матрица состояний, используемых в кладистических построениях. Основная часть диссертации изложена на 333 страницах и проиллюстрирована 153 рисунками и 226 фотографиями.

Благодарности. Автор выражает глубокую благодарность всем коллегам, оказавшим помощь в получении научного материала, литературы и содействовавшим проведению настоящего исследования: академику А.В. Адрианову (Институт биологии моря им. А.В. Жирмунского ДВО РАН) докторам биологическим наук Л.Н. Васильевой, М.Г. Пономаренко (Биолого-почвенный институт ДВО РАН), В.В. Исаевой, А.А. Реунову и В.В. Юшину (ИБМ ДВО РАН), профессорам Р. Гибсону (Prof. R. Gibson, Liverpool John Moores University, Великобритания), Дж. Норенбургу (Prof. J. Norenburg, Smithsonian Institution, США) и П. Сундбергу (Prof. P. Sundberg, University of Gothenburg, Швеция), докторам Х. Каджихаре (Dr. H. Kajihara, Hokkaido University, Япония), С.А. Маслаковой (Friday Harbor Labs, США), Ф. Крэндэллу (Dr. F. Crandall, Smithsonian Institution, США), С. Суну (Dr. S. Sun, University of Qingdao, Китай), М. Странд (Dr. M. Strand, University of Gothenburg, Швеция), кандидатам биологических наук Т.Ю. Магарламову (ИБМ ДВО РАН), Н.П. Токмаковой и Т.В. Черновой (Дальневосточный государственный университет), Е.М. Чабан (Зоологический институт РАН), А.В. Мартынову (Зоомузей МГУ), инженеру Д.В. Фомину (ИБМ ДВО РАН), А.А. Астаховой (ДВГУ), а также всем сотрудникам лаборатории эмбриологии ИБМ ДВО РАН и кафедры зоологии ДВГУ. Настоящая работа не могла быть написанной без поддержки моих родных и близких. На ее содержание, 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).

ГЛАВА 1. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом для настоящей работы послужили собственные сборы автора в Японском, Охотском, Белом и Южно-Китайском морях, на тихоокеанском побережье Камчатки и Курильских островов. Также были изучены коллекции немертин Зоологического института РАН (г. Санкт-Петербург), Института биологии моря ДВО РАН (г. Владивосток), Камчатского филиала Тихоокеанского института географии ДВО РАН (г. Петропавловск-Камчатский), Дальневосточного государственного университета (г. Владивосток), Московского государственного университета. Материалы по отдельным видам были присланы из Университета Хоккайдо (г. Саппоро), Национального музея естественной истории (г. Вашингтон), Университета Гётеборга (г. Гётеборг). В общей сложности изучено более 5 тысяч экземпляров немертин, относящихся к 207 видам и 85 родам.

Для исследования внешней морфологии и некоторых деталей внутреннего строения материал изучали *in vivo*. Для гистологических исследований немертины фиксировали жидкостью Буэна или 4%-ным формальдегидом на морской воде, с предварительной анестезией 7%-ным $MgCl_2$. Серийные срезы толщиной 7-8 мкм

приготавливали по стандартной методике. Окраска серийных (поперечных и продольных) срезов производилась по методам Маллори и Крэнделла. Исследование мускулатуры проводили, окрашивая тотальные препараты фаллоидином. Для электронно-микроскопических исследований материал фиксировали 2,5%-ным глутаральдегидом на какодилатном буфере с постфиксацией в осмиевой кислоте. Материал изучали и фотографировали при помощи световых микроскопов Leica MZ75, Polyvar и Leica DM 4500B, конфокального микроскопа Zeiss LSM 510 Meta и электронного Jem 100 S.

Сравнительно-морфологический анализ осуществлялся по схеме, которая была обобщена в работах Белогурова (1990) и Мамкаева (1991), но с привлечением кладистической терминологии и использованием критерия внешней группы. Кладистический анализ проводили в двух направлениях – "качественном" и "количественном" (Павлинов, 2005). Первое основано на установлении морфологических трансформаций, гипотез о синапоморфиях и родстве без привлечения компьютерных программ. Количественный кладистический анализ проводили с помощью программ PAUP 4.0b10 и Winclada. При составлении матрицы состояний для анализируемых таксонов привлекались как оригинальные, так и заслуживающие доверия литературные данные. При подготовке матриц использовали программу Nexus Data Editor. Включение в анализ всех или большинства родовых таксонов в ряде случаев было невозможно, поскольку их число на много превышало число используемых признаков. В PAUP построение кладограмм осуществлялось с помощью эвристического метода поиска экономных деревьев, как с привлечением внешней группы, так и с введением анцестральных состояний. Winclada использовали в тех случаях, когда поиск экономных кладограмм в PAUP требовал слишком много времени. Сравнение кладограмм, построенных разными способами, было направлено на выявление и анализ противоречий в реконструкции сегогенезов, особенно если на компьютерной кладограмме реализовывался маловероятный трансформационный ряд.

ГЛАВА 2. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ С ОБЗОРОМ СИСТЕМ И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ СХЕМ НЕМЕРТИН

2.1. Основные исторические этапы изучения немертин. Краткий обзор истории изучения немертин показывает, что в ней можно выделить 6 основных периодов: 1) 1758-1858 – натуралистические описания немертин; 2) 1868-1905 – становление классической немертинологии; 3) 1914-1957 – становление сравнительной и эволюционной морфологии; 4) 1958-1985 – типологические реформы в систематике немертин и становление сравнительной эмбриологии; 5) 1988-2003 – господства кладистических парадигм в систематике немертин; становление сравнительной ультраструктурной морфологии; 6) 2003 г. – начало генофилетической реформы системы немертин.

В XVIII и большей части XIX веков описание немертин базировалось исключительно на признаках внешней морфологии. В 70-х годах XIX века вышли три сводки (McIntosh, 1873-1874; Hubrecht, 1879, 1887), которые подвели черту под всеми предыдущими работами по систематике и морфологии немертин. Дальней-

шее развитие немертинологии связано с работами Бюргера (Bürger, 1895, 1897-1907, 1904), которые стимулировали активное изучение немертин в разных странах. Бергендаль (Bergendal, 1900, 1901, 1902) и Стиасни-Вейнхофф (Stiasny-Wijnhoff, 1923a, b) провели ряд эволюционно-морфологических исследований, которые во многом опередили свою эпоху.

Во второй половине XX века наметился спад исследований по эволюционной морфологии немертин. Фридрих осуществил ревизию родов моностилиферных немертин (Friedrich, 1955, 1968) и гетеронемертин (Friedrich, 1960). Ивата (Iwata, 1958, 1960) исследовал развитие некоторых немертин, заложив основы эволюционной эмбриологии этой группы. Начиная с 70-х годов была пересмотрена систематика пресноводных (Gibson, Moore, 1976) и наземных (Moore, Gibson, 1981, 1985, 1988) немертин, предложена новая система отряда Heteronemertea (Gibson, 1985b).

Важнейшие открытия 80-х годов связаны с исследованиями ультратонкого строения немертин, в результате которых была показана целомическая природа кровеносной системы, ринхоцеля и половых мешков (Turbeville, Ruppert, 1985; Turbeville, 1986; Jespersen, Lützen, 1988), а также установлены различия в строении эпидермиса плоских червей и немертин (Norenburg, 1985; Turbeville, 1991).

В конце 80-х и начале 90-х годов в систематику немертин начинают проникать методы кладистических реконструкций, чему способствовала серия работ шведских немертинологов (Sundberg, 1989, 1993; Sundberg, Hylbom, 1994; Härlin, Sundberg, 1995; и др.). В работах американских немертинологов основной упор был сделан не на построение кладограмм, а на сравнительно-морфологический анализ отдельных признаков (Riser, 1993, 1994, 1998; Norenburg, 1986, 1993; Crandall, 1993). В последнее время проведены филогенетические и таксономические построения на основе молекулярных данных (Sundberg, Saur, 1998; Sundberg et al., 2001; Thollesson, Norenburg, 2003; Strand, Sundberg, 2005a, b; и др.).

2.2. Обзор классификаций и филогенетических схем немертин. В разделе рассмотрены классификации немертин на уровне классов, отрядов, семейств и родов, развитие филогенетических построений на основе как морфологических, так и молекулярных данных.

Начиная с Шульце (Schultze, 1851), немертин принято делить на невооруженных (Anopla) и вооруженных (Enopla), которым придается ранг классов. Как морфологические, так и молекулярные данные свидетельствуют о парафилии Anopla. Группы Palaeonemertini и Hoplonemertini, а также Schizonemertini в ранге отрядов были выделены Губрехтом (Hubrecht, 1879). Пересмотр объема этих групп привел к упразднению Schizonemertini и выделению отрядов Heteronemertini (Bürger, 1895) и Vdellonemertini (Wijnhoff, 1913). Бринкманн (Brinkmann, 1917) разделил гоплонемертин на подотряды Monostilifera и Polystilifera, а последних – на трибы Pelagica и Reptantia. Эта система используется до сих пор, хотя предпринимались попытки ее реорганизации (Iwata, 1960; Gibson, 1988a; Crandall, 1993).

В разных группах систематика на уровне семейств развивалась по-разному. Если система палеонемертин на уровне семейств не пересматривалась более 100 лет, то число семейств у гетеронемертин за тот же период выросло с 3 до 7 (Gibson, 1985). У пелагических немертин существует две альтернативные системы: в одной

41 род объединен в 11 семейств (Coe, 1954; Maslakova, Norenburg, 2001), а в другой валидными признаются только 8 родов и 3 семейства (Короткевич, 1976). Система донных полистилиферных немертин, разработанная Стиасни-Вайнгофф (Stiasny-Wijnhoff, 1936), стала "полигоном" для испытания новейших кладистических подходов (Sundberg, Pleijel, 1994; Härlin, 1998; и др.). При этом систематика рептант на уровне семейств и родов оказалась фактически разрушенной. Первое критическое обобщение системы семейств моностилиферных немертин предпринял Бюргер (Bürger, 1897-1907, 1904), разделив эту группу на 5 семейств. Однако, по мере описания новых родов, границы между семействами становились все менее и менее четкими. Фридрих (Friedrich, 1955) и некоторые другие авторы отказались от категории семейств у Monostilifera, заменив их на "группы родов".

В монографии Бюргера (Bürger, 1904) приведено только 29 валидных родов немертин. Бринкманн (Brinkmann, 1917) и Фридрих (Friedrich, 1935) провозгласили принципы дробной родовой систематики немертин, которые затронули все группы, кроме палеонемертин. В последние 30 лет набор признаков, используемых в родовой систематике, значительно расширился, что привело к появлению еще большего числа родов и возникновению "хаоса" в родовой систематике, который сохраняется до сих пор. В настоящее время известно более 280 родов немертин, большинство из которых включает 1-2 вида.

Единственная полная схема филогенетических взаимоотношений отрядов, родов и, отчасти, семейств немертин принадлежит Бюргеру (Bürger, 1895, 1897-1907). Эта схема на уровне отрядов была пересмотрена Вайнгофф (Wijnhoff, 1913) и Иватой (Iwata, 1960). В последующих работах рассматривалась филогения отдельных групп вооруженных немертин (Brinkmann, 1917; Gibson, 1988; Crandall, 1993) и палеонемертин (Hyllbom, 1957). Наибольший интерес представляют две филогенетические реконструкции внутри семейства Plectonemertidae (Moore, Gibson, 1988; Sundberg, 1989), которые стали причиной полемики относительно методов систематики и филогенетических реконструкций (Gibson, 1990; Sundberg, 1990, 1993; Moore, Gibson, 1993; Sundberg, Svensson, 1994). Превосходство шведских зоологов в этом споре было предопределено тем, что их подходы базировались на кладистических методах. Однако на практике кладистические реконструкции отдельных групп немертин (Sundberg, Hyllbom, 1994; Härlin, Sundberg, 1995; и др.) оказались не слишком удачными. Прежние системы были поставлены под сомнение, но взамен не было предложено ничего конструктивно нового. Многие авторы видят выход из создавшейся ситуации в молекулярных методах систематики.

Первые филогенетические деревья Nemertea, построенные на основе анализа последовательностей ДНК, появились 10 лет назад (Envall, 1998; Envall, Sundberg, 1998; Sundberg, Saur, 1998). Наиболее полным на сегодняшний день остается филогенетический анализ, проведенный по 4 генам для 55 видов немертин (Thollesson, Norenburg, 2003), который подтвердил ранее выдвинутые гипотезы о полифилии палеонемертин, родственных связях губрехтиид и гетеронемертин, монофилии Polystilifera и Monostilifera. Авторы предложили 4 новые названия без указания ранга и диагноза: Cratenemertea, Pilidiophora (*Hubrechtella*+Heteronemertea),

Neonemertea (Pilidiophora+Hoploneurtea) и Distromatonemertea (большая часть Monostilifera+Malacobdella).

Подводя итог под историей изучения немертин, следует отметить, что со времен выхода монографий Бюргера не было сделано ни одного столь же значимого обобщения по морфологии и систематике типа Nemertea. Некоторые авторы отвергали реформы в сфере систематики немертин, продолжая отстаивать традиционные взгляды вплоть до 80-х годов прошлого века. В итоге к концу XX века классификация немертин была перегружена противоречиями и разногласиями настолько, что многие авторы отказались от попыток выяснить, к какому семейству относится тот или иной род. Опыт предшествующих исследований немертин демонстрирует несостоятельность филогенетических и таксономических построений, основанных на признаках, не прошедших сравнительно-морфологического анализа.

Глава 3. СРАВНИТЕЛЬНО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ НЕМЕРТИН

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

3.1. Внешнее строение. В разделе рассмотрены размеры, форма и окраска тела, форма головных щелей, а также на наличие каудального цирруса.

Наибольшее значение в систематике немертин уделяется головным щелям, которые связаны с церебральными органами. Короткие головные щели имеются у некоторых палеонемертин. У гетеронемертин происходит трансформация поперечных головных щелей в косые или продольные. У вооруженных немертин церебральные органы и головные щели в процессе эволюции смещаются вперед и уменьшаются вплоть до полной редукции. У многих рептантных Polystilifera и кратенемертид головные щели мощные, отделяют голову от туловища. Вероятно, такие щели были исходными для Enoptla. У Reptantia, Cratenemertidae и гетеронемертин из рода *Baseodiscus* с головными щелями связаны продольные борозды, которые, судя по расположению, возникли в этих трех группах независимо.

Шейная борозда не является парным щелевидным образованием и не гомологична головным щелям. Гипотеза Норенбурга (Norenburg, 1993) о том, что шейная борозда может быть синапоморфией группы Heteronemertea+Hoploneurtea, не может быть поддержана, поскольку она имеется и у некоторых палеонемертин. У Cratenemertidae шейная борозда располагается в туловищном отделе (вероятное плезиоморфное состояние), у остальных Monostilifera – смещается в шейный отдел.

3.2. Эпидермис. Эпидермис немертин состоит из покровного эпителия и дермиса, а у гетеронемертин – еще и кутиса. Согласно Норенбургу (Norenburg, 1985), у немертин имеется 3 основных типа покровного эпителия: "палеонемертиновый" (имеет наиболее архаичную организацию), "гетеронемертиновый" и "гоплонемертиновый". В отдельный тип можно выделить "кариноmidный" эпителий (имеется у видов семейства Carinomidae), который явно стратифицирован и имеет слой развитой интраэпителиальной мускулатуры.

Кутис гетеронемертин является новообразованием и не гомологичен дермису. По-видимому, развитие кутиса и наружной продольной мускулатуры привело к

расщеплению дермис, остатки которого сохранились под покровным эпителием и вокруг кольцевой мускулатуры. У немертин из семейства *Hubrechtidae* в передней части тела имеется субдермальный невральный слой, который Бюргер (Bürger, 1895) рассматривал как зачаток кутиса, однако в современной литературе он фигурирует под названиями "nervous layer". Окраска фаллоидином позволила найти в невральной прослойке *Hubrechtella juliae* кольцевые мускульные волокна (рис. 4), что характерно именно для кутиса гетеронемертин.

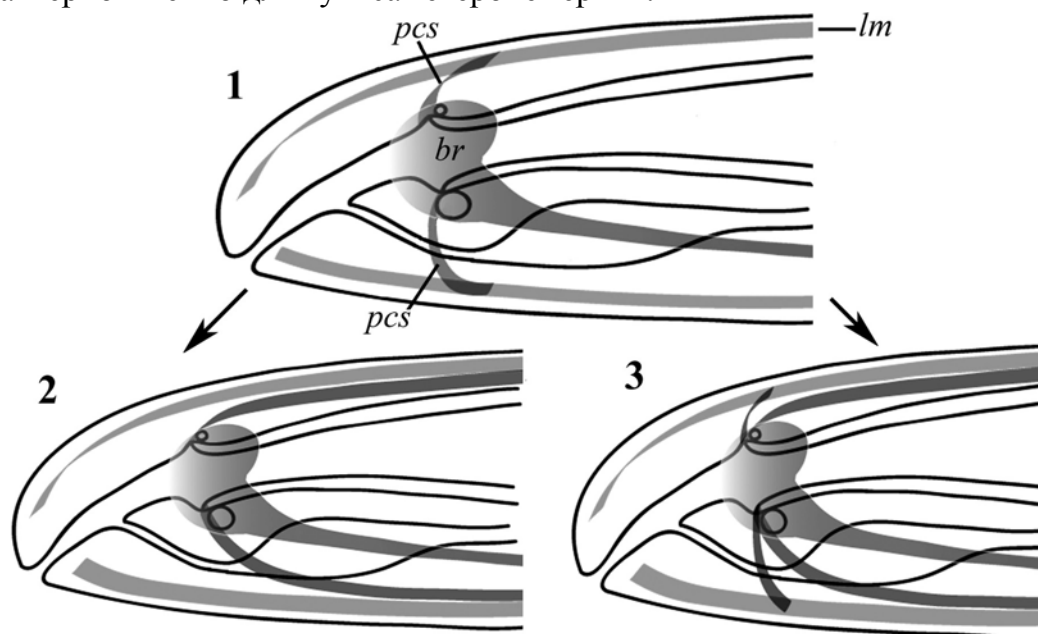


Рис. 1-3. Схема расщепления продольной мускулатуры стенки тела (*lm*): 1 – расщепления нет, прецеребральная септа (*pcs*) радиального типа; 2, 3 – расщепление продольной мускулатуры.

3.3. Мускулатура стенки тела. В разделе рассмотрены слои наружной кольцевой, внутренней кольцевой, внутренней продольной, наружной продольной, диагональной, центральной продольной и дорсо-вентральной мускулатуры стенки тела, а также соматическая мускулатура и мускульные перекресты.

Гомология слоев **наружной кольцевой** и **внутренней продольной** мускулатуры во всех группах немертин не вызывает сомнений. В настоящее время известно более 30 родов вооруженных немертин, для которых описано расщепление внутренней продольной мускулатуры в передней части тела. У большинства родов между двумя слоями внутренней продольной мускулатуры находятся головные железы, в то время как у *Poseidonemertes*, *Paramphiporus* и некоторых других родов эти слои разделены прослойкой соединительной ткани. В первом случае в результате мощного развития головных желез место прикрепления прецеребральной септы к продольной мускулатуре стенки тела смещается за мозг, что приводит к расщеплению продольной мускулатуры (рис. 2). Подобный тип трансформации септы возникал в разных группах независимо. 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 радиальная прецеребральная септа. У представителей этих родов мы на-

блюдаем настоящее расщепление продольной мускулатуры, не связанное с изменением положения радиальных волокон прецеребральной септы (рис. 3).

Внутренняя кольцевая мускулатура имеется у Palaeonemertea, большинства Archinemertea и некоторых гетеро- и гоппонемертин. Наличие внутренней кольцевой мускулатуры – по-видимому, плезиоморфное состояние. Исходно этот слой, по-видимому, играл важную роль в сокращении стенок передней кишки и ринхоцеля. Дальнейшие эволюционные преобразования внутренней кольцевой мускулатуры были следующими: 1) ее развитие в области средней кишки, 2) трансформация в дорсо-вентральную мускулатуру, 3) частичная или полная редукция.

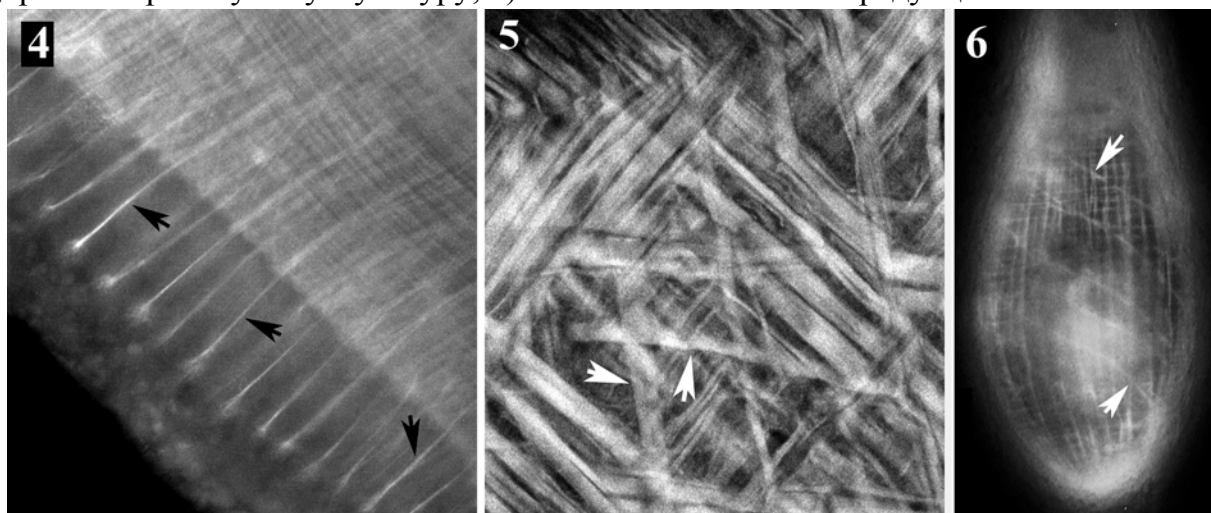


Рис. 4-6. Тотальные препараты (окраска фаллоидином): 4 – субэпителиальная кольцевая мускулатура *Hubrechtella juliae*, 5 – диагональная мускулатура *H. juliae*, 6 – диагональная мускулатура личинки *Quasitetrastemma simpsoni*.

Наружная продольная мускулатура возникает независимо в 3 группах: в отряде Heteronemertea и семействах Hubrechtellidae (род *Sundbergia*) и Carinomidae. Выдвинута гипотеза, согласно которой наружная продольная мускулатура у гетеронемертин сформировалась за счет развития субдермальной мускулатуры, а погружение эпителиальных желез и миофибрилл приводит к появлению кутиса с собственной мускулатурой. Из этого следует, что мускулатура кутиса не является производной наружной продольной мускулатуры. У губрехтиидной немертины *Tetramys ramicerebrum* внутренняя продольная мускулатура не относится к мускулатуре стенки тела, поскольку окружает только стенку кишечника.

По литературным данным **диагональная мускулатура** имеется во всех основных группах немертин, за исключением Archinemertea и Hubrechtellidae. Окраска фаллоидином показала, что у *Procephalothrix simulus* и *Hubrechtella juliae* (рис. 5) диагональная мускулатура также имеется, равно как и у всех изученных нами гоппонемертин. У личинок *Quasitetrastemma simpsoni* диагональная мускулатура появляется одновременно с двумя другими слоями мышц (рис. 6). Это означает, что наличие данного мускульного слоя является плезиоморфным состоянием.

Центральная мускулатура - слой продольных мышц, расположенный у многих палеонемертин между ринхоцелем и пищеварительным каналом, а также вокруг ринхоцеля (Wijnhoff, 1914). Выдвинута гипотеза, согласно которой центральная продольная мускулатура в своем происхождении связана не с соматической

мускулатурой, а с ринходеумом, который является впячиванием стенки тела во фронтальной области головы. Ринходеальная продольная мускулатура – дериват прецеребральной внутренней продольной мускулатуры кожно-мускульного мешка. Простираясь в постцеребральную область, она образовала центральную мускулатуру. Плезиоморфным следует считать состояние, при котором центральная мускулатура окружает ринхоцель сплошным слоем или в виде 3-4 пластов. По мере развития в стенке ринхоцели собственной продольной мускулатуры центральная мускулатура редуцируется. У гетеронемертин она сохраняется в виде субринхоцельного мускульного пласта, который нередко слабо обособлен от внутренней продольной мускулатуры или продольной мускулатуры передней кишки, причем оба состояния следует считать апоморфными

Дорсо-вентральная мускулатура, по всей видимости, является производной внутренней кольцевой мускулатуры. Такая трактовка позволяет объяснить, почему у немертин развитие дорсо-вентральной мускулатуры коррелирует с исчезновением внутренней кольцевой. Вполне допустима и реверсия, т.е. переход от дорсо-вентральной мускулатуры к кольцевой, что может стать объяснением наличия внутренней кольцевой мускулатуры у эволюционно продвинутых гоппонемертин (*Malacobdella*, *Ischyronemertes* и *Parischyronemertes*).

Соматической (внутренностной) принято называть мускулатуру, примыкающую к стенке пищеварительного тракта и ринхоцеля, но не относящуюся ни к стенке тела, ни к мускулатуре ринхоцеля. По-видимому, мускулатура, окружающая переднюю кишку, имеет гетерогенное происхождение, что затрудняет возможность использования этого признака в филогенетическом анализе. Эта мускулатура характерна для трех эволюционно продвинутых групп: гетеронемертин, губрехтиид и вооруженных немертин.

Соединения между наружной и внутренней кольцевой мускулатурой обычно называют **мускульными перекрестами** (дорсальным и вентральным). Можно предположить, что перекрест – это своеобразный "след" погружения одной из ветвей дорсального и вентрального нервов внутрь кожно-мускульного мешка. Вероятно, наличие перекрестов – плезиоморфное состояние, поскольку они имеются во всех отрядах невооруженных немертин, но отсутствует у вооруженных немертин и большинства гетеронемертин.

3.4. Ринхопора, ринходеум и ринхоцель. Эволюционные преобразования **ринхопоры** шли в двух направлениях: 1) смещения ринхопоры на вентральную сторону головы, 2) объединение ринхопоры и рта в ринхостоме. Последнее приводит к появлению **ринхостомедеума** - полости, в которую впадают передняя кишка и **ринходеум**. Можно выделить следующие типы ринхостомедеума: 1) атриальный (по типу атриума), 2) ринходеальный (по типу ринходеума), 3) эзофагальный (по типу пищевода). Атриальный ринхостомедеум может быть не только начальным этапом объединения рта и ринхопоры (как у *Polystilifera*), но и следствием упрощения ринходеального ринхостомедеума (например, *Koinoporus tapochi* и *Prostoma comminopore*).

Наиболее архаичным следует считать такую организацию ринходеума, в которой прослеживаются признаки прецеребрального кожно-мускульного мешка: желе-

зистый эпителий с ресничными клетками, слабо развитая мускулатура, не имеющая резкой дифференцировки, наличие нервов. В пользу этого указывает строение ринходеума у ранних личинок вооруженных немертин, у которых ринходеум состоит из крупных железистых базофильных клеток и не имеет развитой мускулатуры. Среди палеонемертин необычно устройство ринходеального эпителия *Callineridae* и некоторых *Tubulanidae*, который содержит большое количество базофильных желез. Зенц (Senz, 1994) высказал предположение, что эти железы гомологичны головным железам других немертин, поэтому данное состояние следует рассматривать как плезиоморфное.

Особенность эпителия ринходеума некоторых низших палеонемертин – его тетрадиальное строение, при котором эпителий разделен на 4 "валика". У каллинерид к этим "валикам" прилегают 4 тяжа продольной мускулатуры. В переднем отделе хобота эпителий и продольная мускулатура также имеют тетрадиальное строение. Вероятно, разделение эпителия и мускулатуры на валики обусловлено функциональным несовершенством хоботной системы, и очень высоким железистым эпителием ринходеума, который, в случае сплошной выстилки, мешал бы выворачиванию хобота наружу. По мере развития мускулатуры ринхоцеля и выхода головных желез из ринходеума, тетрадиальное строение утратилось.

Предложено выделить 6 основных типов строения стенки **ринхоцеля**: 1) мускулатура ринхоцеля неразвита и слабо обособлена от внутренней кольцевой мускулатуры стенки тела (некоторые палеонемертины); 2) мускулатура состоит из кольцевых волокон (рис. 7а); 3) мускулатура состоит из наружного кольцевого и внутреннего продольного слоев (рис. 7б) (типичная двуслойная стенка); 4) мускулатура состоит из наружного продольного и внутреннего кольцевого слоев (рис. 7г); 5) мускулатура состоит из наружного и внутреннего кольцевых и промежуточного продольного слоев (рис. 7б) (трехслойная стенка); 6) продольные и кольцевые волокна частично или полностью переплетены (переплетенная стенка). В свою очередь, переплетенная стенка ринхоцеля представляет собой не одно, а 8 разных состояний, что не учитывается в таксономических построениях: 6-1) мускульные волокна переплетаются только в области вхождения спинного сосуда в его стенку (некоторые гетеронемертины); 6-2) в переплетении участвуют слои субринхоцельной продольной и ринхоцельной кольцевой мускулатуры (некоторые гетеронемертины); 6-3) переплетение частичное, прослеживаются фрагменты отдельных слоев (виды рода *Obnemeretes*; рис. 7д); 6-4) переплетение наблюдается в слое продольной мускулатуры, в то время как слои кольцевой мускулатуры отчетливы (род *Mononemeretes*; рис. 7з); 6-5) полное, но неравномерное переплетение, когда видны небольшие группы или прослойки продольных мускульных волокон (многие *Relagica*; рис. 7ж); 6-6) полное и равномерное переплетение (*Reptantia*, *Cratenemeritidae*; рис. 7е); 6-7) ложное переплетение, наблюдающееся в стенках ринхоцеля толщиной не более двух-трех мускульных волокон (в этом случае "переплетение" – это лишь частичная инверсия слоев); 6-8) переплетение кольцевой мускулатуры ринхоцеля с внутренней продольной мускулатурой стенки тела (*Carinomidae*, некоторые гетеронемертины).

По-видимому, на начальных стадиях эволюции сжатие ринхоцеля происходило за счет внутренней кольцевой и центральной продольной мускулатуры стенки тела. Подобное строение сохранил ринхоцель некоторых палеонемертин, но уже в пределах этой группы происходит обособление кольцевой мускулатуры ринхоцеля от внутренней кольцевой мускулатуры тела. У *Callinera* кольцевая мускулатура в стенке ринхоцеля может состоять из одного слоя разрозненных волокон, что свидетельствует о её малой функциональной нагрузке, которая компенсируется мощным мускульным образованием в задней части ринхоцеля. У Carinomidae в области средней кишки ринхоцель имеет переплетенную стенку. У вооруженных немертин переплетенную стенку ринхоцеля выводят из двуслойной, однако для кариномид подобный сценарий неприемлем, т.к. во внутреннюю кольцевую мускулатуру стенки тела из прилегающей снаружи внутренней продольной мускулатуры внедряются многочисленные продольные мускульные волокна. Поскольку внутренняя кольцевая мускулатура связана с мускулатурой стенки ринхоцеля, в последней могут сохраняться и продольные волокна (состояние 6-8).

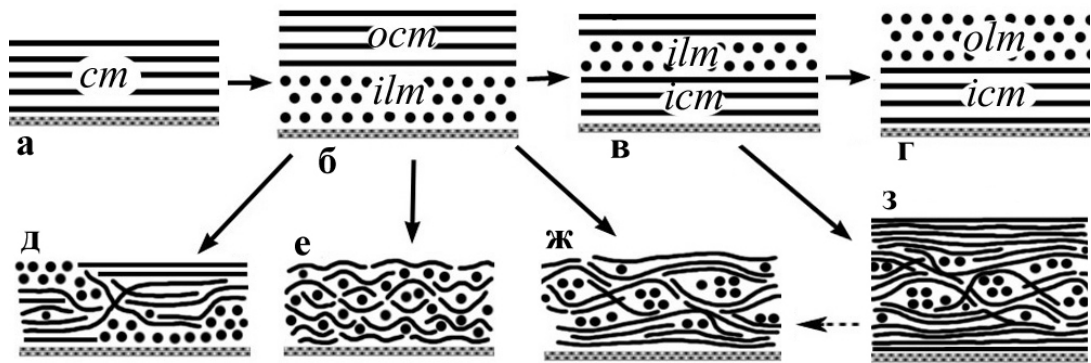


Рис. 7. Схема эволюционных преобразований стенки ринхоцеля.

Для объяснения возникновения двуслойной стенки ринхоцеля выдвинута гипотеза хоботного происхождения внутренней продольной мускулатуры ринхоцеля. Это подтверждается связью и одинаковым положением продольной мускулатуры ринхоцеля и хобота. До сих пор нет единого мнения относительно происхождения переплетенной стенки ринхоцеля у гоппонемертин. За рубежом популярна гипотеза об архаичности этого состояния. Нами отстаивается гипотеза, согласно которой переплетенная стенка ринхоцеля гоппонемертин происходит из стенки ринхоцеля с 2 или 3 слоями, поскольку среди невооруженных немертин (внешней группе по отношению к Eporla) настоящее переплетение мускулатуры в стенке ринхоцеля известно лишь у палеонемертины *Carinina plecta*.

Схема эволюционных преобразований стенки ринхоцеля отражена на рис. 7.

3.5. Хобот. Передняя часть хобота прикрепляется к ринхоцелю при помощи **хоботного фиксатора**; радиальные мышечные волокна, соединяющие фиксатор хобота со стенкой тела, образуют **прецеребральную септу**. По мнению Стиасни-Вайнгофф (Stiasny-Wijnhoff, 1923) и Зенца (Senz, 1997), прецеребральная септа – это место исходного прикрепления хобота к терминальной части головы у предков современных немертин. По нашему мнению, фиксатор хобота сместился из терминального в церебральное или в постцеребральное положение уже у палеонемертин,

а прецеребральная септа впервые возникла у гетеро- и гоппонемертин на значительном удалении от переднего конца головы.

Передний отдел **хобота** немертин обладает билатеральной, бирадиальной или полирадиальной симметрией. По всей видимости, исходно передний отдел хобота обладал билатеральной симметрией благодаря дорсо-вентральной дифференцировке железистого эпителия, которая наблюдается во всех группах Anopla. У вооруженных немертин эволюционные преобразования переднего отдела хобота происходят на фоне радиальной многолучевой симметрии.

Расположение мускульных слоев хобота может иметь большое значение в систематике немертин. Норенбург (Norenburg, 1993) предпринял попытку установить гомологию отдельных слоев, выдвинув гипотезу о стационарности нервов в хоботе. Эта гипотеза может быть применена только к невооруженным немертинам, хотя у *Carinoma* sp. обнаружена пара дополнительных нервов, расположенных в продольной мускулатуре.

Внутренняя кольцевая (или эндотелиальная) мускулатура хобота часто очень тонкая и едва заметная на поперечных срезах. Окраска мускулатуры хобота фаллоидином показала, что во всех отрядах немертин эндотелиальная мускулатура развита, хотя может быть не только кольцевой, но и спиральной. Таким образом, наличие эндотелиальной мускулатуры - плезиоморфное состояние, и использовать этот признак в систематике немертин не следует. Безусловна гомология субэпителиальной кольцевой мускулатуры у всех немертин. Наружная продольная мускулатура независимо возникла в двух группах: у гетеронемертин и у архинемертин (роды *Balionemertes* и *Cephalotrichella*).

Нервная система в хоботе практически у всех немертин происходит от пары нервов, поэтому логично предположить, что пара несвязанных хоботных нервов – исходное плезиоморфное состояние. В ходе эволюции произошло образование нервного плексуса и последующее увеличение числа нервов. У гетеронемертин нервы сохраняют исходное бирадиальное расположение, а у гоппонемертин они всегда располагаются в соответствии с полирадиальной симметрией. По всей видимости, в эволюции вооруженных немертин наблюдалась олигомеризация и стабилизация числа нервов. Исходно большое число хоботных нервов могло быть следствием распада единого нервного плексуса на множество нервов. В дальнейшем имело место уменьшение числа нервов до 7-10, однако у пелагических немертин увеличение размеров хобота могло привести и к полимеризации хоботных нервов (до 32-36).

Средний (или стилетный) отдел хобота имеется у всех вооруженных немертин, включая бделлонемертин (рис. 11), у которых нет вооружения. Среди Anopla настоящее вооружение обнаружено у видов рода *Callinera* (рис. 8), хотя устроено оно иначе. Начиная с Бринкманна (Brinkmann, 1917), принято различать полистилиферное и моностилиферное вооружение. Полистилиферное вооружение обычно рассматривается как эволюционно примитивное. Однако многими авторами была упущена важная деталь строения этого вооружения – расположение стилетов на базисе. Полистилиферное вооружение часто изображают с перпендикулярно ориентированными стилетами, хотя у изученных мною видов Reptantia стилеты распо-

лагались параллельно поверхности базиса (рис. 9). По моему мнению, такое расположение стилетов свойственно всем полистилиферным немертинам, поскольку только оно объясняет механизм действия их вооружения в процессе атаки. При выворачивании хобота базис полистилиферного вооружения поворачивается не менее чем на 90° относительно продольной оси хобота. В полностью вывернутом состоянии передний кончик хобота с вооружением движется "верх-вниз" в плоскости базиса и его стилетов. Это означает, что полистилиферное вооружение при атаке совершает скребущие движения, прodelывая в покровах жертвы разрез. 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 базисами этих двух типов: по билатеральному типу у *Polystilifera* и радиальному у *Monostilifera*.

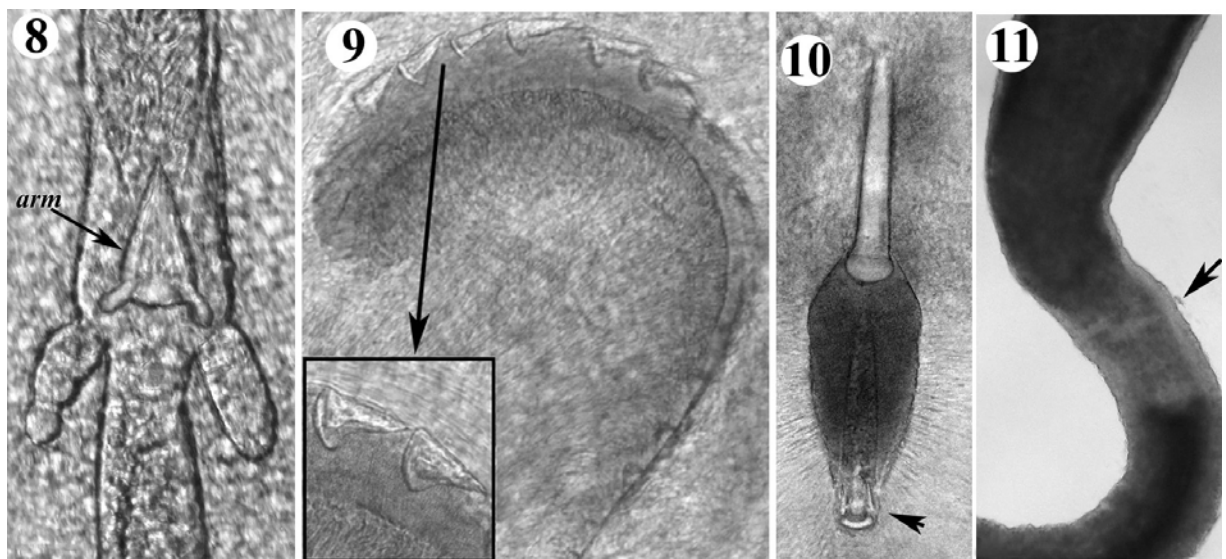


Рис. 8. Средний отдел хобота *in vivo*: 8 – вооружение *Callinera* sp.; 9 – вооружение *Urichonemertes* sp.; 10 – вооружение *Nipponnemertes* sp. (стрелка – стилет внутри базиса); 11 – средний отдел хобота *Malacobdella grossa*.

Учитывая морфо-функциональные различия между двумя типами вооружения, моностилиферное вооружение невозможно вывести напрямую из полистилиферного. Можно выдвинуть две гипотезы происхождения моностилиферного вооружения: 1) моностилиферное вооружение возникло независимо от полистилиферного; 2) удлинение стилетов в полистилиферном вооружении привело к утрате "бесполезного" первичного базиса и формированию нового базиса моностилиферного типа. Я отдаю предпочтение второй гипотезе, поскольку среди низших моностилиферных немертин известны формы без базиса, но с длинными стилетами (виды из родов *Korotkevitschia* и *Achoronemertes*), т.е. их вооружение демонстрирует промежуточное состояние.

Моностилиферное вооружение донных кратенемертид отличается большим "несовершенством": базис имеет небольшие размеры по сравнению с длиной стилетов и размерами хобота, запасные стилеты располагаются внутри карманов хаотично, часто наблюдаются аномалии в развитии стилетов. Только у кратенемертид внутри базиса может располагаться еще один стилет (рис. 10). Все это указывает на

то, что вооружение кратенемертид в морфологическом и функциональном плане не столь совершенно, как у остальных *Monostilifera*. Для последних характерна стабилизация относительной длины центрального стилета и числа карманов с запасными стилетами, а также увеличение размеров базиса.

3.6. Пищеварительная система. У невооруженных немертин **передняя кишка** состоит только из обширного желудка. Пищевод имеется только у вооруженных немертин, а его отсутствие у *Pelagica* является плезиоморфным состоянием. Однако возможна и утрата пищевода у специализированных *Monostilifera* (некоторые *Oerstedia*, *Prostoma* и др.). Наличие пилорического отдела желудка – аутапоморфия *Eupora*, а его отсутствие у некоторых *Monostilifera* – либо следствие редукции заднего отдела желудка, либо изменение его эпителия по желудочному типу.

Кишечник (или **средняя кишка**) устроен относительно просто: либо без карманов (палео- и архинемертины), либо с парными карманами (гетеронемертины, кариномиды и гоппонемертины). Первое состояние следует считать плезиоморфным, хотя у ряда интерстициальных гоппонемертин карманы кишечника редуцируются. **Слепая кишка** имеется у некоторых невооруженных немертин и большинства гоппонемертин. Если исходить из организации слепой кишки у *Anopla*, то плезиоморфным для *Eupora* следует считать состояние "короткая слепая кишка, лишенная карманов". Однако у вооруженных немертин мы наблюдаем не удлинение слепой кишки и появление карманов, а наоборот – укорочение её длины и редукцию карманов, что особенно хорошо прослеживается в семействах *Pelagonemertidae*, *Tetrastemmatidae* и *Poseidonemertidae*. Эволюционные преобразования слепой кишки у гоппонемертин происходили в двух основных направлениях: 1) уменьшения длины слепой кишки за счет уменьшения длины пилоруса, 2) упрощение строения слепой кишки за счет редукции боковых карманов. В обоих случаях слепая кишка может полностью исчезнуть.

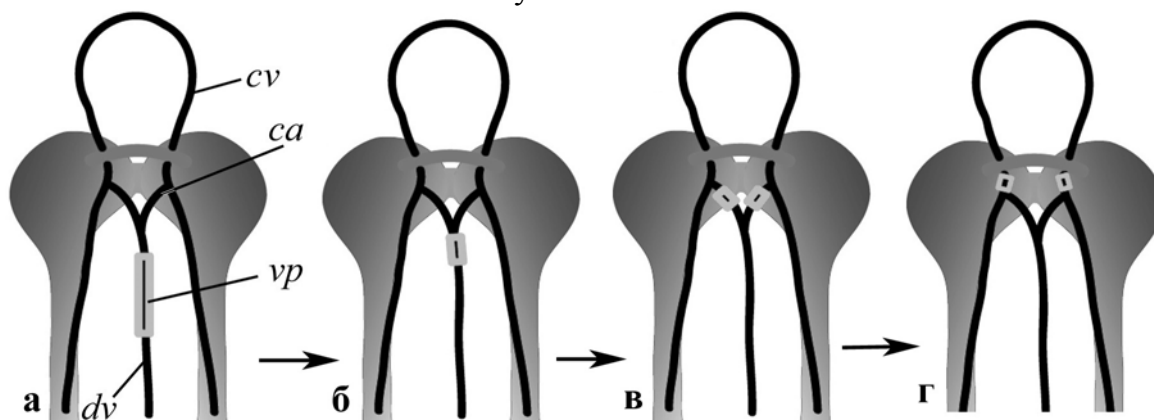


Рис. 12. Схема эволюционных преобразований вхождения (*vp*) дорсального (*dv*) и головного (*cv*) сосудов в стенку ринхоцеля; *ca* – парная часть дорсального сосуда.

3.7. Кровеносная система. В разделе рассмотрены **головной, латеральные и дорсальный** кровеносные сосуды. В ходе эволюции дорсальный сосуд возник позже других сосудов, на что указывает его отсутствие у всех палеонемертин и поздняя закладка в онтогенезе. Вхождение дорсального сосуда в стенку ринхоцеля (*vascular plug*) – важнейший признак в систематике немертин. При рассмотрении характера вхождения спинного сосуда можно выделить 5 признаков со следующими-

ми состояниями: 1) общий характер вхождения (входит в стенку ринхоцеля, не входит в нее, слепо оканчивается в ней); 2) число вхождений и их связь с сосудами (непарное вхождение дорсального сосуда, парное вхождение раздваивающегося дорсального сосуда, парное вхождение парной части дорсального сосуда, непарное вхождение передней части дорсального сосуда, парное вхождение головного сосуда); 3) положение относительно мозга (церебральное и постцеребральное); 4) протяженность (длинное или короткое); 5) степень вхождения в ринхоцель (входит лишь в мускульную стенку, вдается в полость ринхоцеля). Исходное вхождение дорсального сосуда было непарным, постцеребральным и достаточно протяженным. Уменьшение длины васкулярного вхождения, его смещение в область мозга, раздвоение в области парной части дорсального сосуда и переход в головной сосуд (рис. 12) – основные направления эволюционных преобразований кровеносной системы у *Monostilifera*.

3.8. Выделительная система. Существует два основных типа выделительной системы немертин: 1) множество не связанных друг с другом нефридиев, имеющих терминальное "грибовидное расширение" (*Cephalotrichidae*); 2) нефридии объединены в единую систему каналов с немодифицированной терминальной частью. На сегодняшний день невозможно сказать, какой из этих двух типов является исходным для немертин. Не менее чем в 5 группах немертин происходит полная редукция нефридиев, причины которой остаются неясными, т. к. не прослеживается связь ни с размерами тела, ни со специфическими условиями обитания. Мощное развитие выделительной системы, как правило, наблюдается у солоноватоводных, пресноводных и наземных немертин, однако нефридии, тянущиеся вдоль всего тела или большей её части, известны и у некоторых морских представителей (виды родов *Plectonemertes*, *Korotkevitschia* и др.). Очевидно, что в некоторых группах мощное развитие нефридиев началось до освоения суши и водоемов с пониженной соленостью.

3.9. Нервная система. Нервная система немертин представлена мозгом и боковыми нервными стволами. Выделяют также следующие нервы: дорсальный, вентральный, буккальный, головные, ринходеальные, хоботные, нервы церебральных органов и прочие периферические нервы.

В положении **мозга и боковых нервных стволов** следует выделять следующие состояния: 1) в эпидермисе (*Carinina*); 2) между дермисом и наружной кольцевой мускулатурой; 3) боковые нервные стволы как в состоянии 2, но клеточная часть мозга - в эпидермисе (*Protubulanus*); 4) в передней части тела как в состоянии 2, а в задней части боковые нервные стволы входят в продольную мускулатуру стенки тела (*Carinomella*, *Carinomidae*); 5) в продольной мускулатуре стенки тела на всем протяжении (*Cephalotrichidae*); 6) в передней части тела в эпидермисе, в задней - между дермисом и наружной кольцевой мускулатурой (*Carinina poseidoni*); 7) между наружной продольной и наружной кольцевой мускулатурой (*Heteronemertea*); 8) в передней части как в состоянии 6, а в задней части боковые нервы погружаются во внутреннюю продольную мускулатуру (*Poliopsis lacazei*); 9) изнутри от внутренней продольной мускулатуры (*Arhynchonemertes* и *Norlonemertea*). Исходным, вероятно, является состояние 1, хотя это не подтверждается

критерием внутригруппового сравнения. Ультрамикроскопическое исследование ювенильных особей *Hubrechtella juliae* показало, что боковые нервные стволы имеют интраэпителиальное положение, что может рекапитулировать анцестральное состояние. Обращает внимание неравномерность погружения нервной системы у палеонемертин: мозг и боковые нервные стволы в передней части нередко занимают более периферийное положение, чем боковые нервные стволы в задней половине тела. По этой причине в кладистическом анализе следует отдельно рассматривать положение мозга и передней части нервных стволов, с одной стороны, и задней части нервных стволов, с другой.

Мозг и боковые нервные стволы немертин обычно имеют один или два слоя внеклеточного матрикса - наружную и внутреннюю **неврилемму**. Наружная неврилемма характерна для большинства гетеронемертин, архинемертин и всех вооруженных немертин. Внутренняя неврилемма имеется у всех гетеронемертин, у большинства Reptantia, многих архи- и палеонемертин; у видов родов *Tubulanus* и *Callinera* она крайне слабо развита, дискретна, примыкает только к внешней поверхности фибриллярных ядер. У палеонемертин наблюдается связь неврилеммы с дермисом, поэтому есть основания предполагать, что погружение нервной системы в толщу кожно-мышечного мешка могло привести к захвату части дермального внеклеточного матрикса и формированию одного или двух слоев неврилеммы.

В строении **боковых нервных стволов** наиболее важными являются признаки, связанные с **нейромиофибриллами**: 1) количество миофибрилл: отсутствуют, единичные (1-5), многочисленные (более 10); 2) характер миофибрилл: продольные, кольцевые (спиральные); 3) степень агрегации: разрозненные, объединены в тяж; 4) расположение: внутри фиброзной части, на границе между фиброзной и ганглиозной частями, на периферии ганглиозной части; 5) характер обособленности от нервной ткани: не изолированы, инкапсулированные, находятся снаружи боковых нервов. Признаки 4 и 5 могут быть использованы в систематике гоппонемертин на уровне отрядов.

3.10. Органы чувств. У немертин имеются следующие основные органы чувств: церебральные, латеральные и лентовидные органы, фронтальный орган, глаза,статоцисты. Наибольшее значение в систематике немертин играют церебральные органы и глаза.

До сих пор остается открытым вопрос, является ли отсутствие **церебральных органов** только следствием редукции или же у некоторых палео- и архинемертин это исходное состояние. Определенно можно утверждать о гомологии церебральных органов у Pilidiorphora и Enoptla. У гетеронемертин основными эволюционными преобразованиями церебральных органов являются погружение в мускулатуру стенки тела и соединение с задними долями мозга, в то время как у гоппонемертин – смещение церебральных органов в прецеребральную область и уменьшение их размеров. В случае педоморфоза церебральные органы эволюционно продвинутых форм (виды из родов *Arenonemertes*, *Ammonemertes* и др.) могут сохранять "ювенильное" положение (т.е. располагаться в области мозга). В трех группах гоппонемертин, Reptantia, Cratenemertidae и Plectonemertidae, независимо происходило раздвоение каналов церебральных органов.

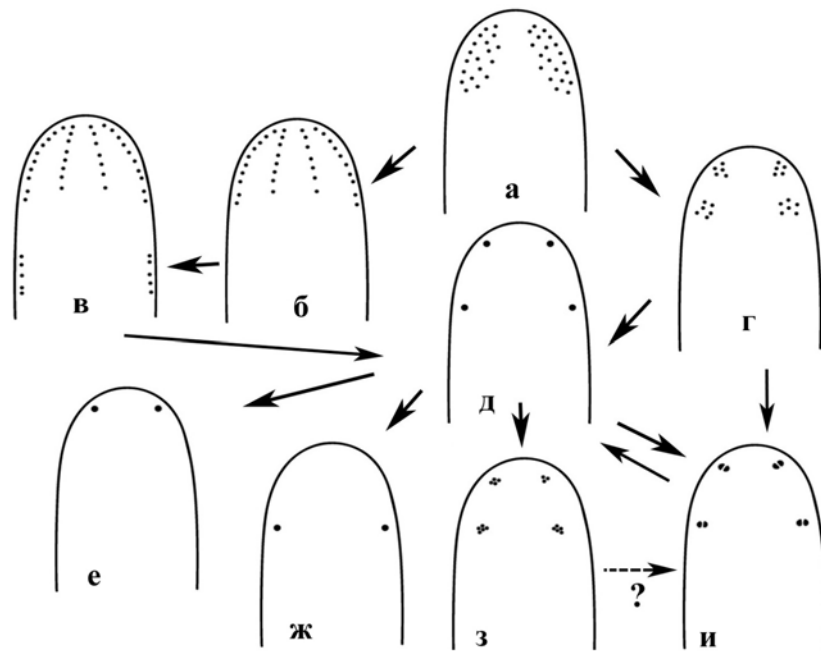


Рис. 13. Схема эволюционных преобразований числа и расположения глаз.

Исходными органами зрения немертин, по всей видимости, являются эпидермальные **глаза**, как у некоторых палео- и архинемертин; у гетеронемертин глаза погружены в кожно-мышечный мешок, а у гоппонемертин располагаются в паренхиме. Признаки, связанные с числом и расположением глаз, активно используют в систематике вооруженных немертин, однако вопрос о том, какое число глаз является исходным состоянием, до сих пор остается предметом дискуссий. Критерий внегруппового сравнения свидетельствует в пользу олигомеризации числа глаз в ходе эволюции, что противоречит данным по онтогенезу, в ходе которого число глаз увеличивается. Тем не менее, на поздних стадиях личиночного развития видов из родов *Quasitetrastemma* и *Poseidonemertes* нами выявлено уменьшения числа глаз. Критерий исходного морфологического разнообразия свидетельствуют об эволюционной примитивности состояния "многочисленные глаза", поэтому олигомеризация глаз в эволюции Ecnorpha представляется более обоснованной (рис. 13). Увеличение числа глаз может быть связано с их расщеплением, в результате чего формируются двойные (*Cyanophthalma*) и сложные (*Nareda*) глаза (рис. 13з, и), а также с появлением постцеребральных глаз (*Zygonemertidae* - рис. 13в).

3.11. Головные железы. Головные железы представлены тремя типами желез, которые, по-видимому, имеют разное происхождение: фронтальная железа, собственно головные железы и субмышечные железы. Как показал Зенц (Senz, 1994), у палеонемертин головные железы располагаются в эпидермисе и в эпителии ринходеума, но в процессе эволюции происходит погружение этих желез внутрь тела. У вооруженных немертин фронтальная и субмышечные железы часто объединяются с головными в единый комплекс. Поскольку эволюционные преобразования шли в сторону объединения разных по происхождению желез и появления новых, установление гомологий в головных железах немертин из разных отрядов и даже семейств затруднительно.

3.12. Половая система. Строение половой систем практически не используется в систематике немертин, за исключением *Pelagica* и некоторых моностилиферных немертин. Для *Pelagica* характерно смещение семенников в переднюю часть тела и уменьшения их числа. У моностилиферной пелагической немертины *Korotkevitschia pelagica* семенники располагаются в задней половине тела.

Форма половых мешков не отличается большим разнообразием. Интерес представляют только раздвоенные гонадные мешки, описанные у многих рептантных и некоторых моностилиферных немертин. У моностилиферных немертин с латеральными или сублатеральными гонопорами раздвоенные гонады встречаются в небольшой, но довольно хорошо очерченной группе родов (*Gurjanovella*, *Arc-tonemertes*, *Communoporus*, *Sacconemertopsis* и др.).

3.13. Личиночное развитие. До недавнего времени многие авторы придерживались мнения, что настоящими личинками можно называть лишь пилидии. Маслакова и Малахов (1999) описали у атрохных личинок вооруженных немертин провизорный эпидермис, замещающийся дефинитивным в процессе метаморфоза. Ультрамикроскопическое исследование личинок *QuasitetraSTEMMA stimpsoni* показало, что замещение провизорного эпителия дефинитивным происходит в первые 36 часов после выхода из яйца. Нельзя исключать, что смена эпителия в ходе метаморфоза может быть синапоморфией гоппонемертин и *Pilidiophora*.

Признаки личинок редко используются в таксономических и филогенетических построениях, хотя существуют специфические особенности личиночных стадий в разных отрядах немертин. У личинок палео- и архинемертин имеются боковые преоральные цирры и, как правило, эпителиальные глаза. У поздних личинок *Tubulanidae* s.l. развито характерное для взрослых форм железисто-пигментное кольцо. У вооруженных немертин описана своеобразная вторичность.

Вопрос о рекапитуляциях в личиночном развитии немертин является сложным и практически неосвященным в литературе. Наиболее очевидно наличие глаз у личинок безглазых *Ototyphlonemertes* и *Gononemertes*. У взрослых форм *Emplectonema gracile* ринхоцель короче 1/4 длины тела, в то время как у поздних личинок ринхоцель почти достигает заднего конца тела, что может свидетельствовать об исходности длинного ринхоцеля. Церебральные органы личинок *Monostilifera* всегда располагаются в области мозга, 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. Приведены другие данные о морфогенезе немертин, которые можно интерпретировать с позиции биогенетического закона, однако их явно недостаточно, чтобы широко привлекать для эволюционных построений, поскольку сведения о строении личинок многих групп немертин отсутствуют.

Сравнительно-морфологический анализ показал, что большая часть морфологических преобразований немертин неразрывно связана с хоботной системой. Мозг немертин оказался связанным с передней частью хоботной системы, а внутренние слои кожно-мышечного мешка функционально связаны не столько со

стенкой тела, сколько с ринхоцелем. С ринхоцелем связано возникновение дорсального кровеносного сосуда, а с ринходеумом – формирование ринхостомадума, головных желез и центральной мускулатуры. Поэтому следует согласиться с Мамкаевым (1991) в том, что план строения немертин имеет ярко выраженный модульный характер, однако их морфологическим модулем является не глоточный, а хоботной аппарат. Наибольшее морфологическое разнообразие в строении стенки тела и нервной системы наблюдается у палеонемертин, что соответствует принципу наибольшей реализации морфологических спектров в архаичных группах (Мамкаев, 2004). В то же время, значительное морфологическое разнообразие хоботной и половой систем присуще эволюционно продвинутым группам – гетеронемертинам и голлонемертинам.

ГЛАВА 4. ПРОИСХОЖДЕНИЕ НЕМЕРТИН

Долгое время наиболее популярной была гипотеза, согласно которой предками немертин были плоские черви (турбеллярии). Эта гипотеза базируется главным образом на том, что у немертин нет целома и сегментации, имеются ресничный эпидермис и протонефридии. Некоторые авторы (Sorensen et al, 2000; Nielsen, 2001) полагают, что синапоморфией группы Parenchimia (Plathelminthes+Nemertea) является наличие сходно устроенных трохофоро-подобных личинок (пилидиев и мюллеровских личинок). Однако наличие у немертин целома, глиоинтерстициальной системы, примитивных сперматозоидов, трохофорной личинки (у *Carinoma*) и отсутствие общих с какой-либо группой турбеллярий синапоморфий ставят под сомнение их "платодное" происхождение. Молекулярные данные также свидетельствуют против этой гипотезы.

Сторонники аннелидной гипотезы рассматривали немертин как "деградированных" потомков кольчатых червей, от которых в свою очередь могли произойти плоские черви (Salensky, 1907; Давыдов, 1914). 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 с относительно поздней их детерминацией. Кроме того, у палеонемертин отсутствуют какие-либо следы метамерии мезодермальных структур. Малахов (2004) выдвинул гипотезу происхождения Bilateria, в которой предполагается, что первые билатерально-симметричные животные имели сегментацию и метамерный целом, которые могли подвергаться редукции. Однако у немертин элементы метамерии распространены не в архаичных, а в эволюционно продвинутых группах Heteronemertea и Hoplonemertea, хотя даже у них метамерия разных систем не подчиняется какой-либо общей закономерности. "Сегментированные" немертины из рода *Annulonemertes* относятся к наиболее эволюционно продвинутой группе голлонемертин.

Согласно архицеломатной гипотезе немертины происходят от примитивных целомат, которые могли иметь расчлененный целом, но не имели сегментации. Во некоторых филогенетических схемах немертины и Eucelomata или Neotrochozoa рассматриваются в качестве сестринских групп, хотя гомология целомов предста-

вителей обеих групп нередко ставится под сомнение. Следует согласиться с тем, что у немертин имеются три типа обособленных целомических полостей - ринхоцель, кровеносные сосуды и половые мешки (Turbeville, Ruppert, 1985). Принадлежность немертин к Trochozoa подтверждается закладкой васкулярного целома в виде двух мезодермальных полосок, а также тем, что у *Carinoma tremaphoros* обнаружена трохофорная личинка (Maslakova, Norenburg, 2001). По всей видимости, немертины - наиболее примитивные среди современных Trochozoa: только у них сохранились такие плезиоморфные состояния, как постцеребральный рот и полностью лишенный кутикулы ресничный эпителий.

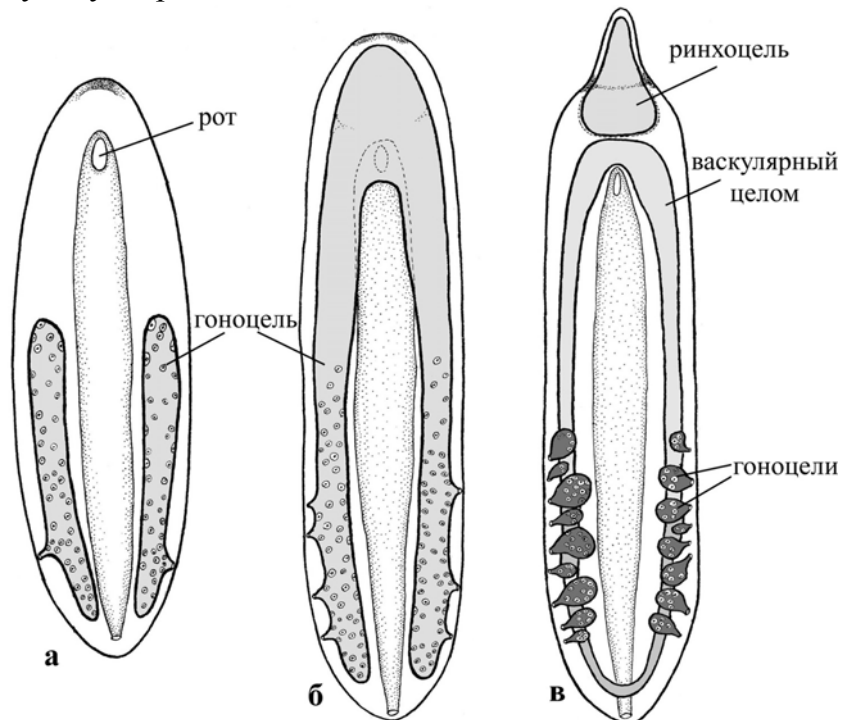


Рис. 14. Предполагаемая схема преобразования целома у предков немертин.

Один из наиболее сложных вопросов происхождения немертин связан с тем, каким образом могла сформироваться столь специализированная целомическая система. Предком немертин и эуцеломат мог быть организм с парой (или более) гоноцелей (рис. 14а). Можно предположить, что увеличение размеров тела у предков немертин привело к большому развитию целома и появлению у него опорной функции. Переход к "гидравлическому" способу закапывания в грунт мог стать причиной увеличения переднего отдела целома и его проникновения в головной конец (рис. 14б). В дальнейшем произошло обособление опорного и полового отделов целома (рис. 14в). Первоначально распределительно-опорная система, по-видимому, была отдаленно похожа на кровеносную систему некоторых палеонемертин и представляла собой пару длинных обширных полостей. Последующая эволюция немертин, очевидно, была связана с преобразованием головного отдела целома. На переднем конце головы появился особый вырост для собирания пищи, способный втягиваться во внутрь головного конца, т.е. формируется хобот (рис. 14в). Головная часть целома начинает выполнять функцию выталкивания хобота наружу. Удлинение хобота неизбежно должно было привести к обособлению головного отдела целома в полость, выполняющую функцию влагалища хобота -

ринхоцель. Целотелий выстилает не только ринхоцель, но и внутреннюю стенку хобота, что подтверждает когда-то произошедшее внедрение этого органа в целом.

Изложенная выше схема эволюционных преобразований является гипотетической, но, тем не менее, позволяет объяснить, почему у немертин имеется столь специализированный целом. В ходе эволюции у хоботных немертин не происходит исчезновения ни одной из целомических полостей, хотя может наблюдаться их частичная редукция.

ГЛАВА 5. СИСТЕМАТИКА И ФИЛОГЕНИЯ НЕМЕРТИН

5.1. Бесхоботные и хоботные немертины (*Arhynchocoela* и *Rhynchocoela*).

Среди немертин резко выделяется *Arhynchonemertes axi*, описанный из прибрежных водах Новой Зеландии (Riser, 1988) и отличающийся 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 более вероятно то, что у *A. axi* хоботная система отсутствовала изначально, с чем, в свою очередь, связано наличие только одной комиссуры в мозге. К числу архаичных признаков *A. axi* следует отнести просто устроенную кровеносную систему, недифференцированную на отделы переднюю кишку, отсутствие *tunica propria* вокруг кишечника, диффузное распределение зрелых ооцитов в паренхиме. К числу необычных для немертин признаков можно отнести расположение нефридиев только на правой стороне тела. Таким образом, *A. axi* обладает как плезиоморфными, так и апоморфными состояниями, причем характер первых указывает 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. Для *A. axi* нами установлен новый класс *Arhynchocoela*, который противопоставляется всем остальным немертинам, отнесенным в класс *Rhynchocoela*. Включение аринхонемертеса в филогенетический анализ в качестве внешней группы представляется проблематичным, поскольку у этого вида уникальные для немертин плезиоморфии сочетаются с комплексом уникальных апоморфий.

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; Thollesson, Norenburg, 2003). Подкласс *Anopla* можно считать очерченной группой, но ее морфологические отличия от *Eopla* базируются исключительно на плезиоморфных состояниях. Анализ хоботных немертин следует проводить, оперируя крупными группами, монофилия которых может быть доказанной комплексом синапоморфий. Отряд *Palaeonemertea* является сборным таксоном и может быть разделен на 4 группы: 1) *Tubulanidae* s.l., 2) *Cephalotrichidae*, 3) *Carinomidae*, 4) *Hubrechtiidae*. Еще две монофилетические группы немертин - *Heteronemertea* и *Noploneimertea*. Губрехтииды и гетеронемертены следует признать наиболее близкими группами, сходство которых может быть определено такими апоморфиями, как наличие дорсального сосуда, погруженных церебральных органов, кутиса, каудального цирруса и пилидиальной личинки. Три последние апоморфии являются уникальными для *Pilidiophora* (*Hubrechtiidae* s.l. +

Heteronemertea). Хотя каудального цирруса нет у многих гетеронемертин и большинства губрехтиид, его наличие у *Coeia* и ювенильных *Hubrechtella* заставляет предположить, что эта структура была изначально свойственна предкам Pilidiophora, но неоднократно утрачивалась в ходе эволюции.

Сходство Pilidiophora и Hoplonemertea по ряду апоморфных состояний позволяет рассматривать обе группы в качестве сестринских внутри таксона Neonemertea (Thollessen, Norenburg, 2003). Синапоморфиями Pilidiophora и Hoplonemertea являются наличие дорсального сосуда и погруженные церебральные органы. Значительно труднее установить родственные связи трех оставшихся групп палеонемертин. Neonemertea и Carinomidae имеют сходство только по одной апоморфии, отсутствующей у остальных немертин, – наличие парных боковых кишечных карманов. Пока трудно сказать, может ли эта апоморфия оказаться синапоморфией Neonemertea+Carinomidae, но обособленность кариномид позволяет рассматривать их в качестве самостоятельного отряда Carinomiformes. Tubulanidae s.l. и Cephalotrichidae не могут быть объединены ни друг с другом, ни с Neonemertea на основании каких-либо надежных апоморфий.

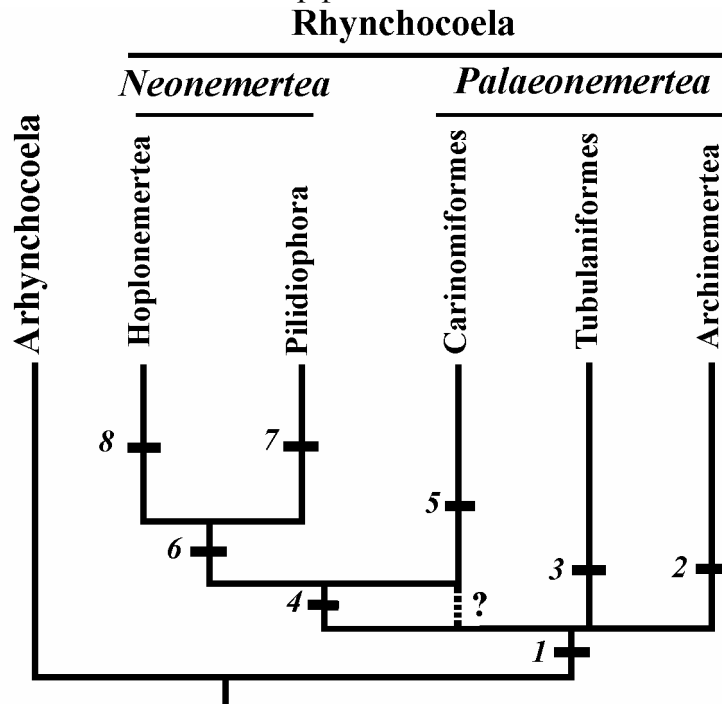


Рис. 15. Схема филогенетических отношений между высшими таксонами немертин. Синапоморфии: 1 – хобот и ринхоцель, 2 – мозг в продольной мускулатуре, нефридии с терминальными грибовидными образованиями, 3 – эпидермальное пигментное кольцо, кольцевая мускулатура в области кишечника, 4 – кишечные карманы, 5 – нефридиальные органы, дорсальные медиальные сенсорные ямки, 6 – дорсальный сосуд, погруженные церебральные органы, 7 – пилидий, каудальный циррус, 8 – вооружение хобота, нервная система в паренхиме.

Монофилия Tubulanidae s.l. поддерживается двумя синапоморфиями: наличие железисто-пигментного кольца в эпидермисе и развитие кольцевой мускулатуры в области средней кишки. У некоторых представителей тубулянид имеются чрезвычайно архаичные признаки, которых нет у других немертин: эпителиальные церебральные органы у *Carinina* и многих *Tubulanus*, отсутствие или слабое развитие в

стенке ринхоцеля собственной мускулатуры (*Callinera*, многие *Carinina*), положение головных желез в эпидермисе и ринходеальном эпителии. Cephalotrichidae эволюционно более продвинуты, т. к. их нервная система погружена в продольную мускулатуру, а головные железы обособлены от эпителия. Однако развитие цефалотрихид имеет некоторые архаичные черты, несвойственные остальным немертинам (Iwata, 1960). В настоящее время остается неясным, какая из двух групп занимает более базальное положение, но совершенно очевидно, что и тубуляниды, и цефалотрихиды достаточно обособлены, что позволяет рассматривать их как самостоятельные отряды, Tubulaniformes (Чернышев, 1999б) и Archinemertea (Iwata, 1960). Отряды Tubulaniformes, Archinemertea и Carinomiformes могут быть объединены в парафилетическую группу Palaeonemertea, которую, как и монофилетическую группу Neonemertea, можно рассматривать в ранге подкласса. Филогенетические связи высших таксонов немертин представлены на рис. 15.

Для тестирования этой филогенетической гипотезы был проведен количественный кладистический анализ, в который были включены представители всех основных групп немертин. Был проведен первичный анализ 37 таксонов без априорной векторизации состояний 59 признаков и без внешней группы. Этот анализ подтвердил гипотезу Бюргера об архаичности палеонемертин с интраэпителиальной нервной системой (рис. 16). Исходя из этой предпосылки, в анализ был введен гипотетический предок, для которого установлены состояния для 26 из 59 признаков. На кладограмме, построенной с привлечением "предка", исходным оказалось субэпителиальное положение всех частей нервной системы. Подтверждена монофилия Tubulanidae s.l., Carinomidae и Cephalotrichidae, что соответствует нашим представлениям о разделении палеонемертин на три отряда. Роды *Carinomella* и *Parahubrechtella* находятся в пределах клады Tubulaniformes, что опровергает мнение тех авторов, которые помещали указанные роды в семейства Carinomidae и Hubrechtidae, соответственно. Монофилия клады Enopla опровергает гипотезу о том, что бделлонемертины не являются вооруженными немертинами (Riepen, 1933; Senz, 1997с). Подтверждается монофилия группы Pilidiophora, но в объеме Hubrechtidae s.l. + Heteronemertea. То, что Pilidiophora и Enopla являются сестринскими группами, также отражено на обеих кладограммах и поддержано bootstrap-анализом. Клада архинемертин не поддерживается bootstrap-анализом, однако монофилия этой группы хорошо подтверждается группой апоморфий (погруженные в продольную мускулатуру мозг и нервные стволы, особый тип органов выделения).

Проблематичным в данном анализе остается апостериорное установление полярности некоторых признаков. В кладограмме, построенной без привлечения предка, исходным оказывается ринхоцель с кольцевой мускулатурой, окруженный центральной продольной мускулатурой, а с привлечением предка – двуслойный ринхоцель и отсутствие центральной мускулатуры. На всех кладограммах церебральные органы возникают независимо у Pilidiophora, Enopla и Tubulaniformes; боковые нервные стволы сначала погружаются в продольную мускулатуру, а затем (у Neonemertea) возвращаются в исходное состояние (рис. 17), чтобы вновь погрузиться уже у Enopla.

NEONEMERTEA

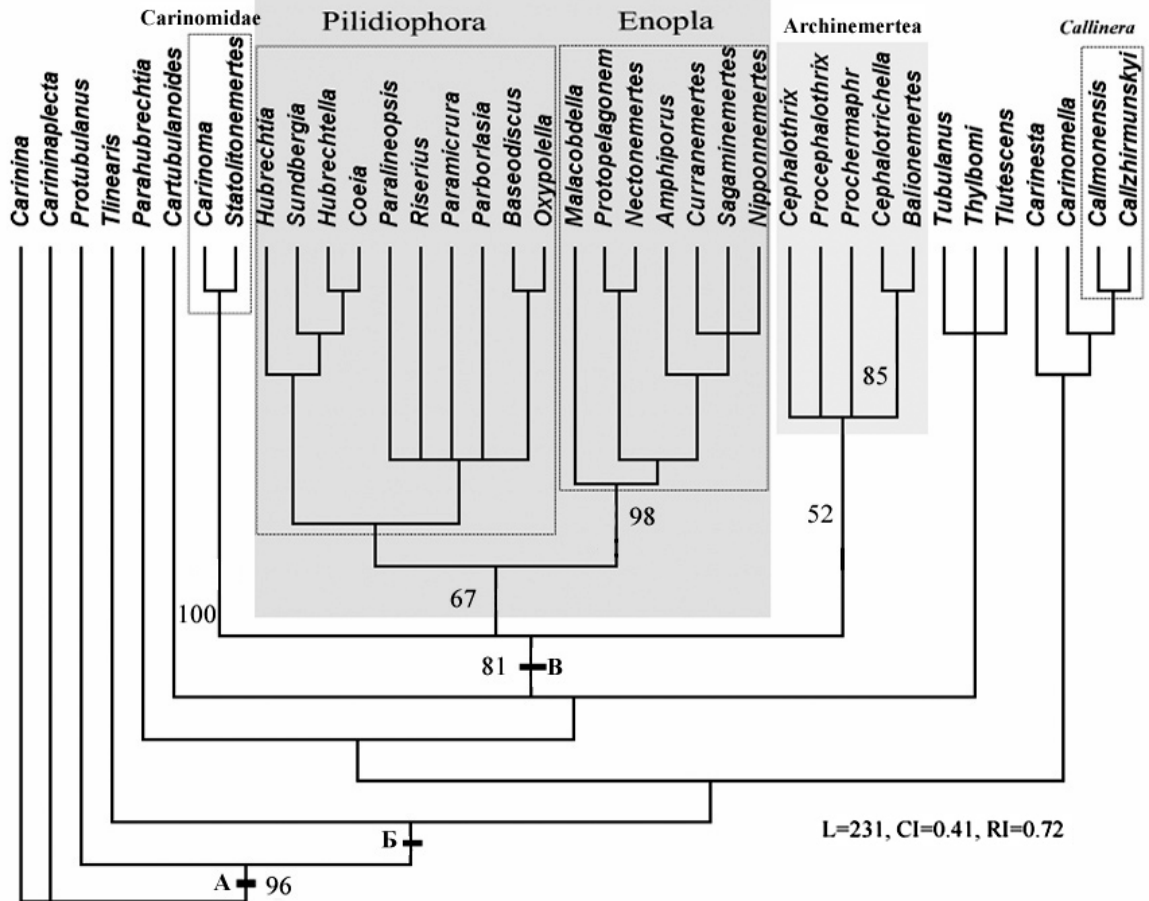


Рис. 16. Консенсусная кладограммы для 30 родов немертин (59 признаков, внешняя группа и предок не введены). Значки в интернодах: А - погружение боковых нервных стволов и фибриллярной части мозга под дермис, Б - погружение фибриллярной части мозга под дермис; В - полное выселение головных желез из стенки тела и ринходеума. Над интернодами здесь и далее приведены значения bootstrap-поддержки основных клад.

5.3. Отряд Tubulaniformes. Большинство немертинологов объединяет всех представителей данной группы в семейство Tubulanidae. Значительные различия между родами в пределах отряда вписывается в концепцию исходного морфологического разнообразия (Мамкаев, 1991), что не дает оснований для запрета на выделение нескольких надродовых групп. Исходя из различий в строении нервной и хоботной систем 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 ринхоцеллю, что может рассматриваться в качестве вероятной синнапоморфии. 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 Archinemerteia. В пределах отряда можно выделить две хорошо очерченные группы, которые рассматриваются мною как сестринские: *Cephalothrix*+*Procephalothrix* и *Cephalotrichella*+*Balionemertes*. Монофилия группы *Cephalotrichella*+*Balionemertes* (рис. 16, 17) может быть обоснована уникальной апоморфией - наличием четырех "блоков" экстраганглиозной нервной ткани в го-

ловной области. Проведенный кладистический анализ не подтверждает мнение авторов (Sundberg et al., 2003), которые объединяют *Cephalotrichella* и *Cephalothrix* s.l., противопоставляя им род *Balionemertes*.

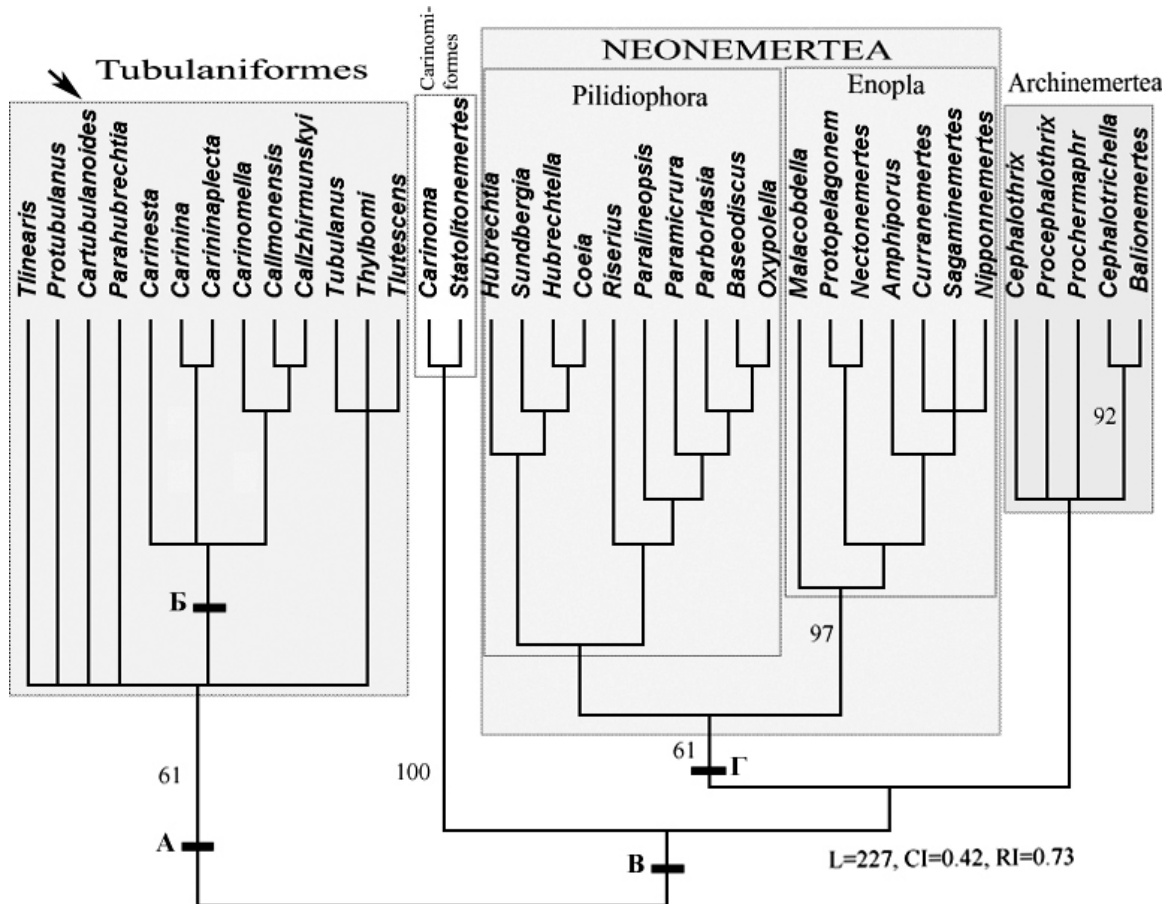


Рис. 17. Консенсусная кладограмма для 30 родов немертин (59 признаков, внешняя группа не выделена, введен гипотетический предок). А - появление внутренней кольцевой мускулатуры в области передней кишки и кишечника; Б - смещение места прикрепления хобота к ринхоцелю за мозг; В - погружение боковых нервных стволов в продольную мускулатуру стенки тела, полное выселение головных желез из стенки тела и ринходеума; Г - выход боковых нервных стволов из мускулатуры стенки тела под эпидермис.

5.5. Надотряд Pilidiophora. В пределах Pilidiophora можно выделить большую и, вероятно, монофилетическую группу Heteronemerteia, в состав которой не входит только парафилетическое семейство Hubrechtidae s.l. Обе группы могут рассматриваться как отряды. Отряд Hubrechtiformes включает два семейства – Hubrechtidae и Hubrechtellidae (последнее выделено на основании уникальной для Pilidiophora синапоморфии – отсутствию нефридиев (Чернышев, 2003)). Филогенетические связи между родами гетеронемертин остаются проблематичными, поскольку есть все основания предполагать множественные параллелизмы в пределах отряда. С высокой вероятностью можно говорить о монофилии только трех групп: 1) *Paralinea* + *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 с родом *Riserius*. Не вызывает сомнения, что *Paralineidae*, *Riserius*, а также роды *Zygeupolia*, *Valencinura*, *Paramicrura* и др. представляют наиболее архаичных гетеронемертин, но в этой группе только представителей *Paralineidae* удастся объединить по комплексу апоморфий.

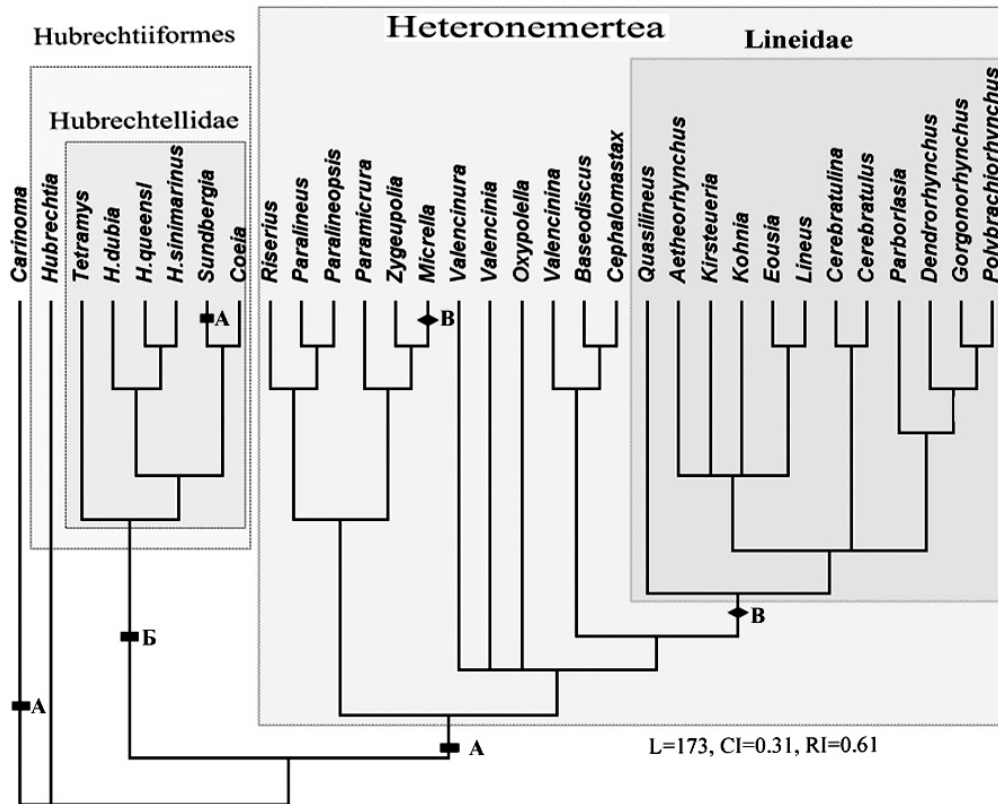


Рис. 18. Консенсусная кладограмма для 29 родов (37 признаков) немертин надотряда Pilidiophora (внешняя группа *Carinoma*). А – наружная продольная мускулатура в стенке тела, Б - редукция нефридиев, В - боковые продольные головные щели.

Монофилия *Lineidae* поддерживается наличием боковых продольных головных щелей и 3 фронтальных органов. Выделение из состава семейства родов, представители которых имеют разветвленный хобот (Gibson, 1985), едва ли обосновано. Сестринской группой по отношению к линеидам, по-видимому, является семейство *Baseodiscidae*. Немертины, не попадающие в семейства *Paralineidae* и *Baseodiscidae* и не имеющие продольных головных щелей (кроме рода *Riserius*), пока следует рассматривать в составе парафилетического семейства *Valenciniidae*. Положение рода *Poliopsis*, имеющего вентральную и дорсальную продольные щели остается проблематичным. Наличие одного фронтального органа не позволяет отнести данный род к линеидам, поэтому следует согласиться с Гибсоном (Gibson, 1982a), выделившим семейство *Poliopsidae*.

Эвристический анализ и ratchet-анализ без привлечения гипотетического предка (32 таксона, внешняя группа *Carinoma*) показали, что раньше остальных обособливаются *Hubrechtia* и *Hubrechtellidae*, не образуя единой клады (рис. 18). Род *Coeia* близок не к *Hubrechtella*, как предполагает Каджихара (Kajihara, 2006), а к *Sundbergia*. Группа *Heteronemertea* является монофилетической. Гетеронемертины, не имеющие продольных головных щелей, не образуют единой клады. Семей-

ство Lineidae выделяется на всех кладограммах, хотя и не поддерживается bootstrap-анализом. Род *Micrella* – единственный среди гетеронемертин с продольными головными щелями, который не попадает в кладу Lineidae и объединяется с родом *Zygeupolia* в общую кладу по уникальной для гетеронемертин синапоморфии "пара латеральных органов" (рис. 18). Монофилия *Baseodiscus* и *Cephalomastax* поддерживается bootstrap-анализом, однако эта клада не попадает в кладу Lineidae. Ни одна из кладограмм не поддерживает систему Гибсона (Gibson, 1985), основанную на строении хобота. Привлечение гипотетического предка, для которого определены состояния 12 признаков, мало меняет топологию кладограмм. Не происходит существенных изменений и при замене внешней группы с *Carinoma* на Enopla.

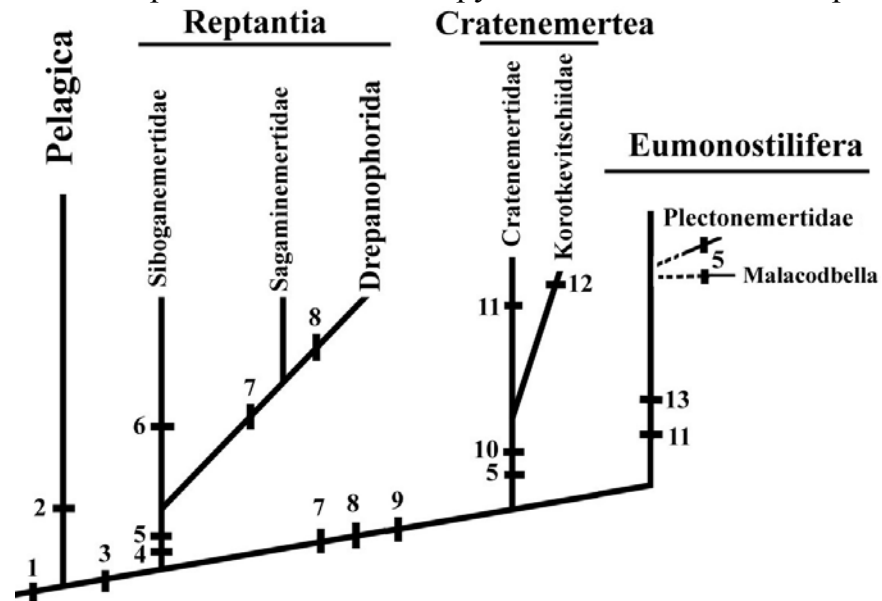


Рис. 19. Предполагаемые филогенетические взаимоотношения между основными группами вооруженных немертин. Синапоморфии: 1 – редукция прецеребральной области; 2 – переднее положение семенников, редукция нефридиев; 3 – появление пищевода; 4 – боковые карманы ринхоцеля; 5 – переплетение мускулатуры стенки ринхоцеля; 6 – дорсальный сосуд не входит в стенку ринхоцеля; 7 – дорсальные доли мозга хорошо развиты; 8 – развитие прецеребральной области; 9 – стилеты моностилиферного типа; 10 – инкапсулированные нейромиофибриллы; 11 – базис с одним стилетом, 12 – длинная прямая кишка, нефропоры в средней части тела; 13 – смещение церебральных органов и головных щелей в прецеребральную область, шейная борозда на границе головы и туловища.

5.6. Вооруженные немертины. Отношения между отрядами. Используя результаты сравнительно-морфологического анализа, в пределах Enopla можно выделить 4 предположительно монофилетические группы высокого ранга (отряды): Pelagica, Reptantia, Cratenemertea и остальные моностилиферные немертины (Eumonostilifera). Род *Malacobdella* рассматривается в составе Eumonostilifera. Родственные связи между 4 группами не могут быть раскрыты методами компьютерной кладистики, 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. По этой причине количественный кладистический метод использован только для тестирования гипотезы о монофилии каждой из 4 групп. Наиболее обособленной группой являются пелагические немертины, которые могут быть сближены

только с *Reptantia*. Представители *Pelagica* и *Reptantia* объединяются в одну группу на основании полистилиферного вооружения – иных уникальных сходств нет.

Сходное строение среднего отдела хобота у *Cratenemertea* и *Eumonostilifera* рассматривается как возможная синапоморфия этих сестринских групп, объединению которых в один отряд мешает сходство между *Reptantia* и *Cratenemertea* по ряду апоморфий: крупные глаза, раздвоенный канал церебральных органов с мешковидной полостью, вторичные борозды в боковых головных щелях, одинаковый характер переплетения в стенке ринхоцеля. Число гомоплазий в обеих группах выше, чем у *Cratenemertea* и *Eumonostilifera* или *Reptantia* и *Pelagica*. Все это наталкивает на мысль о параллелизмах в эволюции *Reptantia* и *Cratenemertea*, что предполагает их отдаленное родство. Вероятные родственные связи отрядов показаны на кладограмме (рис. 19).

При проведении количественного кладистического анализа за основу были взяты исходные параметры анализа вооруженных немертин Крэндэлла (Crandall, 2001), но были введены новые признаки и таксоны, а также 3 внешние группы из надотряда *Pilidiophora*. Всего в анализ включено 27 таксонов *Eupola*. В консенсусной кладограмме с привлечением внешних групп выделяются три основные клады: *Pelagica*, *Cratenemertidae+Reptantia* и *Eumonostilifera* (рис. 20). Bootstrap-анализ не поддерживает кладу *Cratenemertidae+Reptantia*, разделяя её на три самостоятельные клады: *Reptantia*, донные и пелагические *Cratenemertidae*. Введение гипотетического предка, для которого установлены состояния 24 признаков из 59, меняет топологию кладограммы: поддерживается разделение вооруженных немертин на *Monostilifera* и *Polystilifera*, хотя ни та, ни другая группа не имеют bootstrap-поддержки. Трансформации отдельных признаков на всех кладограммах противоречат сравнительно-морфологическим исследованиям. Полистилиферное вооружение пелагических немертин является исходным состоянием, но у *Reptantia* это же вооружение оказывается производным от моностилиферного вооружения. Таким образом, как и в предыдущих случаях экономные кладограммы демонстрируют противоречивые, а иногда и невероятные сценарии морфологических преобразований. Тем не менее, выделяемые на кладограмме группы соответствуют 4 отрядам.

Для моностилиферных немертин следует отметить следующее. Семейство *Plectonemertidae* (именно его некоторые авторы сближают с кратенемертидами) образует единую кладу вместе с *Eumonostilifera*. Ранняя дивергенция *Korotkevitschiidae* и *Cratenemertidae* позволяет предположить, что наши взгляды на исходную примитивность строения стилетного отдела короткевичид могут оказаться верными. Среди *Eumonostilifera* наиболее базальное положение имеют амфиפורусоподобные немертины с длинным ринхоцелем и многочисленными глазами.

Отряд *Pelagica*. В пределах отряда *Pelagica* несомненна монофилия двух семейств – *Armaueriidae* и *Pelagonemertidae*. Хотя морфология армауэриид и пелаго-немертид довольно сильно различается, по-видимому, они являются близкородственными, и об этом свидетельствует целый 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 семен-

никами (у армауэриид в церебральной области могут располагаться только передние семенники) и т.д. Единственная весома апоморфия, свойственная этим двум семействам – наличие многочисленных миофибрилл в боковых нервах.

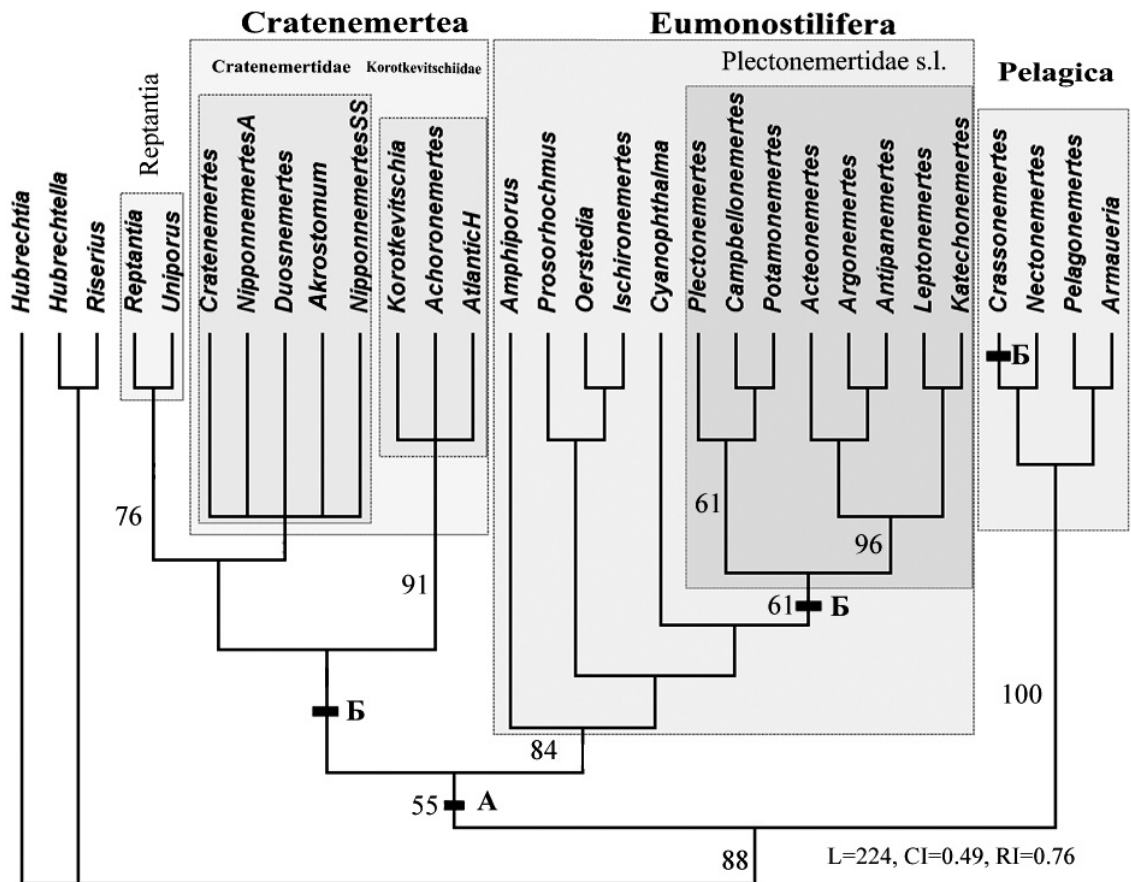


Рис. 20. Консенсусная кладограмма для 27 таксонов (59 признаков) вооруженных немертин (внешние группы *Hubrechtia*, *Hubrechtella* и *Riserius*). А – появление пищевода, Б - переплетение мускулатуры стенки ринхоцеля.

По-видимому, монофилетическим является семейство Dinonemertidae, представители которого характеризуется наличием в стенке ринхоцеля слоя внутренней кольцевой мускулатуры. Этот слой также развит у армауэриид, но эволюционно-морфологические преобразования у Dinonemertidae и Armaueriidae существенно различаются. Для динонемертид характерно увеличение размеров тела, группировка семенников в кластеры, редукция в ринхоцеле наружной кольцевой мускулатуры (*Alexandronemertes* и *Tononemertes*). Последняя особенность позволяет объединить семейства Dinonemertidae и Buergeriellidae. Из состава Dinonemertidae следует изъять все роды с переплетенной стенкой ринхоцеля, поскольку нет никаких оснований полагать, что предок этих форм имел трехслойную стенку. Исключение составляет род *Mononemertes*, у которого сохраняются слои наружной и внутренней кольцевой мускулатуры. Все остальные пелагические немертины по строению стенки ринхоцеля могут быть разделены на две группы – Nectonemertidae и Phaltonemertidae. В первую попадают роды *Nectonemertes* и *Chuniella*, имеющие двухслойный ринхоцель, а во вторую – роды *Planktonemertes*, *Protopelagonemertes*, *Plectonemertes* и другие, у которых стенка ринхоцеля состоит из переплетенных слоев.

Обе группы не являются монофилетическими, однако деление их на семейства так, как это предлагали Бринкманн и Ку, едва ли обосновано. Представители, по крайней мере, трех семейств, Phallonemertidae (*Coeliana*), Pelagonemertidae (*Natonemertes*) и Nectonemertidae (*Chuniella*), обладают совокупностью архаичных состояний, связанных с формой тела, длиной ринхоцеля, строением пищеварительной системы и кожно-мышечного мешка. Два из них (*Natonemertes* и *Chuniella*) имеют двуслойную стенку ринхоцеля, что может быть еще одним доказательством плезиоморфности этого состояния.

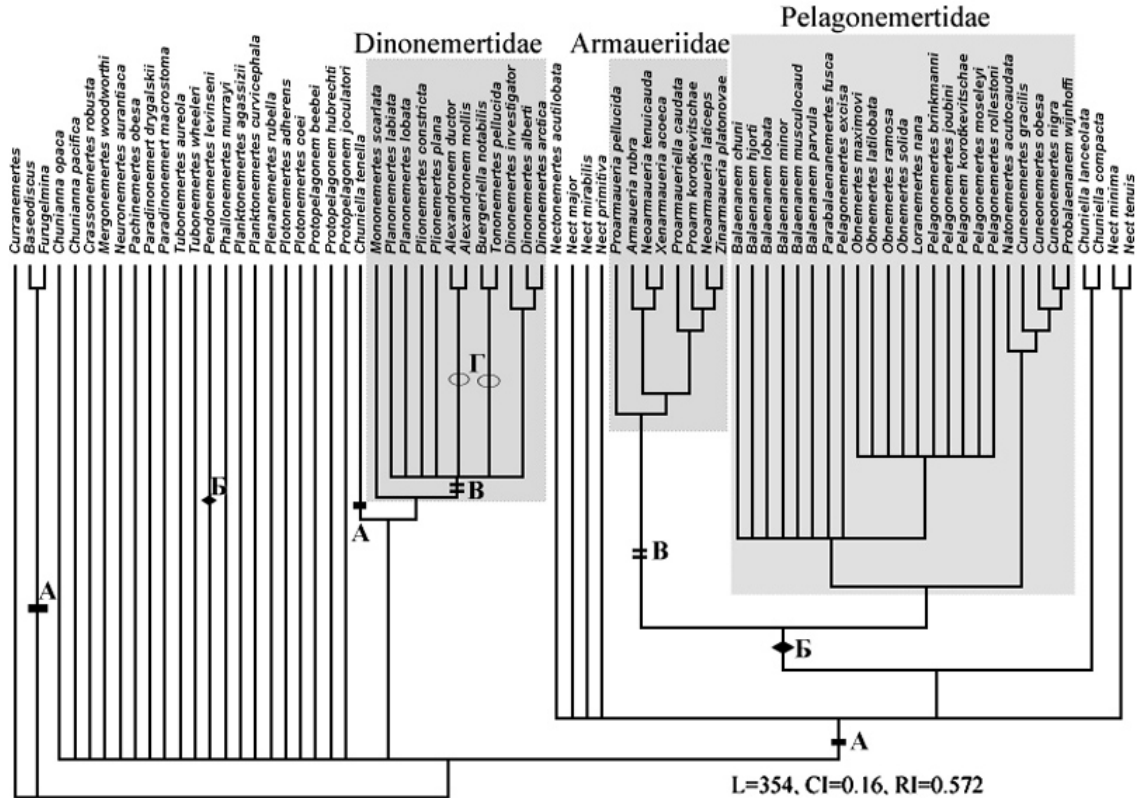


Рис. 21. Консенсусная кладограмма (strict) для 72 видов (36 признаков) пелагических немертин (внешние группы *Baseodiscus*, *Curranemertes* и *Furugelmina*). А- двуслойная стенка ринхоцеля с наружной кольцевой и внутренней продольной мускулатурой, Б - мускульные тяжи в боковых нервах, В – трехслойная стенка ринхоцеля, Г – редукция наружной кольцевой мускулатуры в ринхоцеле.

Для тестирования выдвинутых гипотез был повторен кладистический анализ, проведенный Маслаковой и Норенбургом (Maslakova, Norenburg, 2001), с учетом новых данных. В анализ включено 72 вида (из них затем отдельно проведен анализ 46 видов, у которых известны самцы), в качестве внешних групп выбраны гетеронемертин *Baseodiscus* и гоппонемертин *Furugelmina heteromusculosa* и *Curranemertes natans*. Консенсусные кладограммы (strict и Adams) оказались более разрешенными, чем кладограммы в работе Маслаковой и Норенбурга. На них выделяются сестринские клады Armaueriidae и Pelagonemertidae, а также клада, объединяющая роды Dinonemertidae с трехслойной стенкой ринхоцеля, *Buergeriella* и *Mononemertes* (рис. 21). Не подтвердилась монофилия семейств Chuniellidae sensu Coe, Planktonemertidae и Protopelagonemertidae, а также принадлежность *Paradinemertes* и *Tubonemertes* к Dinonemertidae. Это согласуется с различиями в строе-

нии стенки ринхоцеля: виды, имеющие полное переплетение мускульных слоев, не группируются в общие клады с видами, у которых такого переплетения нет или оно неполное.

Полярность некоторых признаков, апостериорно устанавливаемая в ходе кладистического анализа, представляется спорной. Даже, если предположение Бринкманна о наличии рудиментарных глаз у некоторых пелагонемертид верно, на всех кладограммах это состояние оказывается аутапоморфией *Pelagonemertidae* и производным от состояния "отсутствие глаз". Наиболее неправдоподобным является трансформация признака "латеральная продольная мускулатура": исходной для *Pelagica* оказывается ее редуцированное состояние. Практически на всех кладограммах исходной для *Pelagica* является переплетенная стенка ринхоцеля, что противоречит кладограмме для *Eupora* в целом (рис. 20).

Кладистический анализ пелагических немертин показывает, что в этой группе есть реальные возможности выделения монофилетических групп на основе морфологических признаков, хотя количество реверсий и гомоплазий очень велико, а число выделяемых признаков ограничено из-за отсутствия целого ряда органов (нефридиев, головных желез, церебральных органов и т.д.).

Reptantia. За основу взят кладистический анализ *Reptantia*, проведенный Харлином (Härilin, Härilin, 2001). В качестве внешних групп рассматриваются *Sibogonemertes weberi* и *Sagaminemertes nagaensis*, которые, не могут быть объединены ни одной синапоморфией, поэтому *Archireptantia* целесообразно считать монотипической группой, включающей только *S. weberi*. Топология полученного консенсусного дерева значительно отличается от таковой у Харлинов: виды *Drepanophoriella histriana* и *Kameginemertes parmionatus* из клады 'Xenonemertes' перемещаются ближе к основанию дерева, а сама клада "рассыпается". Как и все предыдущие кладограммы *Reptantia* (Härilin, Sundberg, 1994; Härilin, 1998) дерево Харлинов оказалось чрезвычайно "чувствительным" на введение новых таксонов. Bootstrap-анализ показал высокую поддержку только рода *Uniporus*. Относительно устойчивыми (но без поддержки bootstrap-анализом) оказались 3 клады: виды из семейств *Drepanophorellidae*+*Drepanophoringidae*, родов *Drepanophorina* и *Paradrepanophorus*. "Когорты" *Aequifurcata* и *Inaequifurcata*, выделенные Стиасни-Вайнгофф, на кладограммах не являются монофилетическими. Из группы *Inaequifurcata* "выпадают" семейство *Uniporidae* и род *Hubrehtonemertes*. Группа *Aequifurcata* и семейство *Drepanophoridae* оказываются парафилетическими.

Разделение эурептантных немертин на *Uniporida* и *Drepanophorida*, не может считаться обоснованным. Род *Sagaminemertes* обладает общими с другими эурептантиями синапоморфиями (латеральные карманы ринхоцеля, пищевод, мешковидная полость в церебральных органах, прецеребральное положение рта) и образует сестринскую кладу по отношению к *Uniporida*+*Drepanophorida*.

Отряд Cratenemertea. Монофилия этой группы, выделенной сначала как подотряд *Cratenemertiformes* (Чернышев, 1996), поддерживается уникальной апоморфией – инкапсулированные миофибриллы в нервных стволах. Всех кратенемертид принято объединять в семейство *Cratenemertidae*, хотя из его состава в отдельное семейство следует выделить два рода эпипелагических немертин – *Korotkevitschia* и

Achoronemertes, что подтверждается кладистическим анализом (рис. 20). Особенностью семейства *Korotkevitschiidae* является организация стилетного отдела хобота, выделительной и половой систем.

Отряд Eumonostilifera. Наибольшие трудности связаны с построением системы самой большой группы немертин – отряда Eumonostilifera. Эта группа, являясь сестринской по отношению к Cratenemertea, характеризуется двумя синапоморфиями: шейная борозда расположена на границе между головой и туловищем, головные щели смещены в прецеребральную область. При однотипном плане строения немертины из этого отряда отличаются наибольшим разнообразием по таким признакам, как число глаз, расположение церебральных органов, длина ринхоцеля и др. Все попытки сгруппировать это многообразие в нескольких семействах были безуспешными, т. к. находились роды, сочетающие в себе признаки двух семейств. Кладистический анализ эумоностилифер на основе морфологических признаков заведомо обречен на неудачу, так как при большом количестве родов (более 100) систематика данной группы базируется на небольшом числе признаков.

Исходным для отряда следует признать "*Amphiporus*"-подобный тип организации, в котором сочетаются следующие состояния: длинный двуслойный ринхоцель, крупные церебральные органы в области мозга, прецеребральная септа радиального типа, развитая дорсо-вентральная мускулатура, продольная мускулатура стенки тела без расщеплений, головные железы перед мозгом, длинная слепая кишка с боковыми карманами, лопастные карманы кишечника, многочисленные глаза, выделительная система в области передней кишки, длинное вхождение дорсального сосуда в ринхоцель, мешковидные гонады. Среди наиболее типичных преобразований этой исходной организации следует выделить уменьшение длины тела и ринхоцеля, уменьшение размеров церебральных органов и смещение их вперед, уменьшение числа глаз и карманов слепой кишки, развитие головных желез, расщепление продольной мускулатуры стенки тела, развитие выделительной системы, выход дорсального сосуда из ринхоцеля или смещение вхождения в область головного сосуда, редукцию дорсо-вентральной мускулатуры и лопастей кишечных карманов, увеличение размеров базиса.

Современные знания о морфологии эумоностилифер позволяют выделить из состава сборных семейств Amphiporidae, Tetrastemmatidae, Emplectonematidae и Prosorhochmidae 6 групп родов и придать им предварительный статус семейств. Эти "семейства" будут лишь отдельными кладями с неопределенными кладогенетическими связями между ними. Некоторые группы останутся пара- или полифилетическими, поскольку не могут быть охарактеризованы надежными апоморфиями. Такой подход соответствует начальным этапам филогенетического анализа, в котором тестируются гипотезы о синапоморфиях.

Подводя итог таксономическому и филогенетическому анализу, можно заключить, что ревизия системы немертин на основе морфологических признаков представляет собой очень сложную задачу. Представления о том, что количественный кладистический анализ немертин на базе морфологических признаков является менее спекулятивным, чем качественный анализ, едва ли обоснованы. Выбор внеш-

ней группы, определение "базальных" состояний для надвидовых групп, отбор признаков и кодировка состояний, выбор параметров для анализа во многом остается субъективной процедурой. Проведенный нами кладистический анализ показал значительное сходство между качественными и количественными подходами. Однако имеющихся у нас данных о морфологии немертин недостаточно для того, чтобы адекватно реконструировать филогенетические связи между отдельными группами. Более тщательные исследования внутренней морфологии немертин часто выявляют те структуры, наличие которых ранее отрицалось. Это главная причина того, почему "качественный" анализ в выявлении вероятных монофилетических групп на основе небольшого числа надежных признаков может дать более адекватные результаты, чем компьютерный анализ, оперирующий большим числом признаков. Еще одна проблема, с которой мы столкнулись в данной работе, связана с противоречиями между прямой и непрямой схемами реконструкции сегогенезов. Эти противоречия можно сгладить, вводя в кладистический анализ гипотетического предка, но полностью устранить их невозможно. Обе схемы реконструкций могут существовать параллельно и решать разные задачи, однако исследователи часто отдают предпочтение наиболее экономной модели, не подвергая ее критическому анализу.

ГЛАВА 6. СИСТЕМА НЕМЕРТИН С ДИАГНОЗАМИ ОТ КЛАССОВ ДО СЕМЕЙСТВ

На основе филогенетического и таксономического анализа предложена новая система немертин (для каждого таксона приведены диагнозы, основные синонимы и список входящих в состав семейства родов):

КЛАСС ARHYNCHOCOELA CHERNYSHEV, 1995

Отряд Arhynchonemertea Chernyshev, 1995

Семейство Arhynchonemertidae Chernyshev, 1995

КЛАСС RHYNCHOCOELA SCHULTZE, 1851

ПОДКЛАСС PALAEONEMERTEA HUBRECHT, 1879 (paraphyletic group)

Отряд Tubulaniformes Chernyshev, 1995

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

Семейство Callineridae Bergendal, 1901

Семейство Carinomellidae Chernyshev, 1995

Семейство Carininidae fam. n.

Отряд Archinemertea Iwata 1960

Семейство Cephalotrichidae McIntosh 1873-1874

Семейство Cephalotrichellidae fam. n.

Отряд Carinomiformes Chernyshev, 1995

Семейство Carinomidae Bürger, 1907 (= *Statolitonemertidae* Korotkevitch, 1982, **syn. n.**)

ПОДКЛАСС NEONEMERTEA THOLLESSON ET NORENBURG, 2003, **stat. n.**

Надотряд Pilidiophora Thollesson et Norenborg, 2003, **stat. n.**

Отряд Hubrechtiiiformes Chernyshev, 1995 (paraphyletic group)

Семейство Hubrechtiiidae Bürger, 1892

Семейство Hubrechtellidae Chernyshev, 2003

Отряд Heteronemertea Bürger, 1892

Семейство Paralineidae Chernyshev, 1995

Семейство Riseriidae Chernyshev, 1995

- Семейство Valenciniidae Hubrecht, 1879
 Семейство Baseodiscidae Bürger, 1897-1907
 Семейство Poliopsiidae Gibson, 1982
 Семейство Lineidae McIntosh, 1874 (= *Pussylineidae* Gibson, 1982, **syn. n.**, *Cerebratulidae* Gibson, 1985, **syn.n.**, *Mixolineidae* Gibson, 1985, **syn.n.**, *Gorgonorhynchidae* Gibson, 1985, **syn.n.**, *Panorhynchidae* Gibson, 1985, **syn.n.**, *Polybranchiorhynchidae* Gibson, 1985, **syn.n.**).
 Надотряд Hoplonemertea Hubrecht, 1879, **stat. n.**
 Отряд Pelagica Brinkmann, 1917
 Семейство Nectonemertidae Verrill, 1892
 Семейство Phallonemertidae Brinkmann, 1912 s. l. (polyphyletic group)
 (= *Planktonemertidae* Brinkmann, 1917 **syn. n.**, *Protopelagonemertidae* Brinkmann, 1917 **syn. n.**, *Planktonemertidae* Brinkmann, 1917, **syn. n.**, *Pachinemertidae* Coe, 1954, **syn. n.**).
 Семейство Pelagonemertidae Moseley, 1875
 Семейство Armaueriidae Brinkmann, 1917
 Семейство Dinonemertidae Brinkmann, 1917 (= *Buergeriellidae* Brinkmann, 1917, **syn.n.**)
 Отряд Reptantia Brinkmann, 1917
 Подотряд Archireptantia Stiasny-Wijnhoff, 1923
 Семейство Siboganemertidae Stiasny-Wijnhoff, 1923
 Подотряд Eureptantia Stiasny-Wijnhoff, 1923
 Инфраотряд Sagaminemertida Chernyshev, 2003
 Семейство Sagaminemertidae Chernyshev, 2003
 Инфраотряд Drepanophorida Chernyshev, 2003
 Семейство Uniporidae Stiasny-Wijnhoff, 1923
 Семейство Paradrepanophoridae Stiasny-Wijnhoff, 1936
 (= *Drepanogigantidae* Stiasny-Wijnhoff, 1936, **syn. n.**, *Drepanophoringiidae* Stiasny-Wijnhoff, 1936, **syn. n.**, *Drepanophorellidae* Stiasny-Wijnhoff, 1936, **syn. n.**).
 Семейство Brinkmanniidae Stiasny-Wijnhoff, 1926
 Семейство Drepanophoridae Verrill, 1892 (paraphyletic group)
 (= *Coellidae* Stiasny-Wijnhoff, 1936, **syn.n.**, *Drepanobandidae* Stiasny-Wijnhoff, 1936, **syn.n.**).
 Отряд Cratenemertea Chernyshev, 2003
 Семейство Cratenemertidae Friedrich, 1968
 Семейство Korotkevitschiidae Chernyshev, 2003
 Отряд Eumonostilifera Chernyshev, 2003
 Семейство Amphiporidae Oersted, 1844 (polyphyletic group)
 Семейство Tetrastemmatidae Hubrecht, 1879 s.l.
 Семейство Prostomatidae Bürger, 1904 sensu Chernyshev et al., 1998
 Семейство Emplectonematidae Bürger, 1904
 Семейство Neesiidae Chernyshev, 2005
 Семейство Prosorhochmidae Bürger, 1895
 Семейство Plectonemertidae Gibson, 1990
 Семейство Acteonemertidae Chernyshev, 2005
 Семейство Potamonemertidae Chernyshev, 2005
 Семейство Sacconemertidae Chernyshev et al., 1998
 Семейство Oerstedidae Chernyshev, 1993
 Семейство Poseidonemertidae Chernyshev, 2002
 Семейство Zygonemertidae Chernyshev, 2005
 Семейство Carcinonemertidae Sumner, Osburn et Cole, 1913
 Семейство Ototyphlonemertidae Coe, 1940
 Семейство Malacobdellidae Blanchard, 1847

Выводы

1. Значительная часть морфологических преобразований у немертин неразрывно связана с хоботной системой. Появление ринхоцеля, как отдельной целомиической полости, привело к тому, что васкулярный целом перестал играть значимую опорную функцию, а в дальнейшем полностью ее утратил. Исходно внутренние слои кожно-мускульного мешка 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 может трансформироваться в дорсо-вентральную. С ринхоцелем связано возникновение и эволюционные преобразования дорсального кровеносного сосуда, с ринходеумом – формирование комплекса головных желез и центральной мускулатуры, а с фиксатором хобота – расщепление продольной мускулатуры стенки тела.

2. Эволюционные преобразования головных щелей у гетеронемертин определяются слиянием церебральных органов с мозгом, в то время как у гоппонемертин – смещением церебральных органов вперед и уменьшением их размеров. Вторичные бороздки головных щелей возникли независимо у *Baseodiscidae*, *Reptantia* и *Cratenemertidae*. Головные щели и шейная борозда не являются гомономными образованиями, хотя их эволюционные преобразования связаны друг с другом. Расположение шейной борозды на границе между туловищем и головой у *Eumonos-tilifera* является апоморфным состоянием.

3. В строении кожно-мускульного мешка исходными для немертин состояниями являются: развитая внутренняя кольцевая мускулатура в области передней кишки и связь этого слоя с мускулатурой стенки ринхоцеля, центральная мускулатура вокруг ринхоцеля, отсутствие соматической и дорсо-вентральной мускулатуры, наличие диагональной мускулатуры. Наружная продольная мускулатура возникает у немертин трижды и формируется за счет развития субдермальной мускулатуры, а погружение эпителиальных желез и миофибрилл приводит к появлению кутиса. Невральный субдермальный слой губрехтиид является гомологом кутиса гетеронемертин.

4. Исходной для немертин является стенка ринхоцеля, лишенная развитой мускулатуры или имеющая только кольцевые мускульные волокна; у вооруженных немертин исходной является двуслойная стенка ринхоцеля. Переплетение продольной и кольцевой мускулатуры в стенке ринхоцеля происходило независимо в 3 группах *Aporla* и нескольких группах *Eporla*. Ринхостомадеум не является частью ринходеума, возник независимо во всех отрядах вооруженных немертин и мог подвергаться редукции. Для наиболее архаичных немертин характерно тетра-радиальное строение эпителия ринходеума и наличие в нем непогруженных головных желез.

5. Эволюционные преобразования мускулатуры и нервной системы хобота "отражают" изменения в строении стенки тела с некоторым "опозданием". Эндотелиальная мускулатура, по всей видимости, имеется у всех *Pilidiophora* и *Nor-lonemertea*. Вооружение хобота в пределах типа возникало трижды (у *Callinera*, некоторых гетеронемертин и у *Eporla*). Моностилиферное вооружение не может быть выведено напрямую от полистилиферного, поскольку оба вооружения различаются и морфологически, и функционально. Выдвинута гипотеза, согласно которой увеличение стилетов привело к редукции полистилиферного базиса, а моно-

стилиферное вооружение сформировалось независимо у Cratenemertea и Eumonostilifera.

6. Эволюционные преобразования пищеварительной системы шли в сторону усложнения передней кишки, смещения рта в прецеребральную область, появления кишечных карманов и слепой кишки. В кровеносной системе важнейшей эволюционной инновацией стало появление у Neonemertea дорсального сосуда. Входение дорсального кровеносного сосуда в стенку ринхоцеля у гоплонемертин в процессе эволюции смещалось к мозгу и становилось парным. Половая система некоторых групп гоплонемертин эволюционировала в сторону усложнения формы половых мешков и смещения семенников в переднюю (у Pelagica), реже (у Korotkevitschiidae) – в заднюю часть тела.

7. Неравномерность погружения в стенку тела мозга и передней части боковых нервов, с одной стороны, и задней части боковых нервов, с другой, требует их отдельного рассмотрения в филогенетических реконструкциях. Погружение нервной системы в толщу кожно-мышечного мешка, вероятно, привело к захвату части дермиса и формированию одного или двух слоев неврилеммы. Раздвоение каналов церебральных органов произошло независимо у Reptantia, Cratenemertidae и Plectonemertidae. Исходным для вооруженных немертин является наличие многочисленных несгруппированных глаз. В ходе эволюции происходило уменьшение числа глаз и их объединение в группы. Головные железы представляют собой разнородный комплекс клеток, эволюционные преобразования которого шли в сторону погружения и объединения желез.

8. Провизорный эпителий, по-видимому, свойственен личинкам всех вооруженных немертин, но у форм со свободноплавающей личинкой метаморфоз смещен на ранние стадии развития. Привлечение личиночных признаков немертин для таксономических и эволюционных построений, хотя и имеет ряд ограничений, позволяет установить полярность некоторых морфологических рядов (изменение числа глаз, формы базиса вооружения и положения церебральных органов) и обозначить вероятные случаи педоморфоза.

9. Предки немертин, вероятно, были несегментированными червями с парой гоноцелей. Все три типа целомических полостей (гоноцели, ринхоцель и кровеносные сосуды) являются производными единого обширного целома. *Arhynchonemertes axi* - представитель наиболее обособленной ветви немертин (класс Arhynchocoela), в пределах которой не произошло формирование хоботной системы.

10. Предложена новая система высших таксонов хоботных немертин (класс Rhynchocoela): парафилетический подкласс Palaeonemertea с отрядами Tubulani-formes, Archinemertea и Carinomiformes, и монофилетический подкласс Neonemertea с надотрядами Pilidiophora и Hoplonemertea. В пределах Pilidiophora выделены два отряда – Hubrechtiiiformes и Heteronemertea, а в пределах Hoplonemertea – отряды Pelagica, Reptantia, Cratenemertea и Eumonostilifera.

11. Монофилия Tubulaniiformes базируется на двух синапоморфиях: развитие внутренней кольцевой мускулатуры в области кишечника и наличие эпидермального пигментно-железистого кольца. Архинемертины разделены на семейства Cephalotrichidae и Cephalotrichellidae. Семейство Statolitonemertidae синонимизировано с Carinomidae. Монофилия Neonemertea поддерживается двумя синапоморфиями: погруженные церебральные органы, дорсальный кровеносный сосуд. Монофилия отряда Hubrechtiiiformes остается недоказанной; семейство Hubrechtiiidae признано сборным, из его состава выделено семейство Hubrechtellidae. В со-

ставе отряда Heteronemertea выделено 6 семейств, из которых Valenciniidae является парафилетическим. Семейство Lineidae s.l. признано монофилетическим; выделение из его состава семейств Cerebratulidae, Pussylinaeidae, Mixolineidae, Gorgonorhynchidae, Polybrachiorhynchidae и Panorhynchidae неоправданно.

12. В отряде Pelagica монофилетическими являются семейства Armaueriidae, Pelagonemertidae s.l. и Dinonemertidae. Число семейств пелагических немертин уменьшено с 12 до 5. Филогенетическая система отряда Reptantia, предложенная шведскими авторами, малообоснованна, поскольку базируется на кладограммах с нестабильной топологией и имеет ряд морфологических противоречий. Род *Sagaminermertes* выделен в самостоятельное семейство, занимающее базальное положение в подотряде Eureptantia. Отряд Cratenemertea является сестринским по отношению к остальным моностилиферным немертинам. Семейства Cratenemertidae, Plectonemertidae, Amphiporidae, Tetrastemmatidae, Emplectonematidae и Prosothochmidae признаны сборными и из их состава выделено 9 семейств.

13. Установлено 5 новых отрядов, 16 новых семейств и 20 новых родов. Описано 30 новых видов немертин. 17 семейств признано младшими синонимами.

По теме диссертации опубликованы следующие работы:

Статьи, опубликованные в ведущих рецензируемых научных журналах:

1. **Чернышев А.В.** *Tortus tokmakovae* sp. n. (Hoplonemertini, Emplectonematidae) из Японского моря// Зоол. ж. 1991. Т. 70, № 1. С. 129-132.
2. **Чернышев А.В.** *Tetrastemma commensalis* comb. n. и *Asteronemertes gibsoni* gen. et sp. n. (Hoplonemertini, Tetrastemmatidae) - комменсалы морских звезд// Зоол. ж. 1991. Т. 70, № 10. С. 34-39.
3. **Чернышев А.В.** О названиях некоторых немертин// Зоол. ж. 1992. Т. 71, № 2. С. 134-136.
4. Реунов А.А., **Чернышев А.В.** Строение семенника и сперматогенез немертины *Tetrastemma nigrifrons*// Цитология. 1992. Т. 34, № 6. С. 13-20.
5. **Чернышев А.В.** Обзор родов немертин, близких к *Oerstedia* (Monostilifera, Tetrastemmatidae) с описанием четырех новых видов// Зоол. ж. 1993. Т. 72, № 3. С. 11-20.
6. **Чернышев А.В.** *Ototyphlonemertes martynovi* sp. n. (Enopla, Ototyphlonemertidae) - новая интерстициальная немертина из Японского моря// Зоол. ж. 1993. Т. 72, № 7. С. 5-8.
7. **Чернышев А.В.** О высших таксонах немертин с обзором системы подкласса Anopla// Зоол. ж. 1995. Т. 74, № 1. С. 7-18.
8. **Чернышев А.В.** Новые данные об интерстициальных немертинах семейства Ototyphlonemertidae (Enopla, Monostilifera) Японского моря// Зоол. ж. 1998. Т. 77, № 3. С. 266-269.
9. **Чернышев А.В.** Новые моностилиферные немертины (Enopla, Monostilifera) из Японского моря// Зоол. ж. 1998. Т. 77, № 4. С. 397-403.
10. **Чернышев А.В.** Немертины рода *Tetrastemma* (Enopla, Monostilifera) дальневосточных морей России// Зоол. ж. 1998. Т. 77, № 9. С. 995-1002.
11. **Чернышев А.В.** Происхождение и ранняя эволюция немертин// Биол. моря. 1999. Т. 25, № 2. С. 174-175.
12. **Чернышев А.В.** Немертины рода *Antarctonemertes* (Enopla, Monostilifera)// Зоол. ж. 1999. Т. 78, № 8. С. 939-948.

13. **Чернышев А.В.** Немертины семейства Carinomidae (Nemertea, Anopla). 1. Описание *Carinoma uschakovi* sp. n. и *Statolitonemertes sachalinica* Korotkevitsch// Зоол. ж. 1999. Т. 78, № 11. С. 1275-1283.
14. **Чернышев А.В.** Немертины семейства Carinomidae (Nemertea, Anopla). 2. Происхождение и систематическое положение// Зоол. ж. 1999. Т. 78, № 12. С. 1407-1416.
15. **Чернышев А.В.** Личинки немертин семейства Ototyphlonemertidae (Enopla, Nemertea) в заливе Петра Великого (Японское море)// Биол. моря. 2000. Т. 26, № 1. С. 50-52.
16. **Чернышев А.В.** Питание и пищевое поведение немертины *Tortus tokmakovae* // Биол. моря. 2000. Т. 26, № 2. С. 118-121.
17. **Чернышев А.В.** Личинки невооруженных немертин в заливе Петра Великого // Биол. моря. 2001. Т. 27, № 1. С. 67-70.
18. **Чернышев А.В.** Новый вид *Callinera zhirmunskii* sp.n. из вод тихоокеанского побережья Канады с обсуждением таксономического статуса семейства Callineridae// Биол. моря. 2002. Т. 28, № 2. С. 143-146.
19. **Чернышев А.В.** Описание нового вида рода *Poseidonemertes* (Nemertea, Monostilifera) с обоснованием семейства Poseidonemertidae// Зоол. ж. 2002. Т. 81, № 8. С. 909-916.
20. **Чернышев А.В.** *Ototyphlonemertes valentinae* sp. n. (Enopla, Ototyphlonemertidae) - интестициальная немертина из Японского моря// Зоол. ж. 2003. Т. 82, № 7. С. 868-871.
21. **Чернышев А.В.** Новый вид рода *Hubrechtella* (Nemertea, Anopla) из Японского моря и обоснование семейства Hubrechtellidae// Биол. моря. 2003. Т. 29, вып. 5. С. 368-370.
22. **Чернышев А.В.** Система высших таксонов вооруженных немертин (Nemertea, Enopla)// Биол. моря. 2003. Т. 29, № 5. С. 299-306.
23. **Чернышев А.В.** Проблемы систематики гетеронемертин комплекса "*Lineus ruber*" (Nemertea, Anopla)// Зоол. ж. 2004. Т. 83, № 7. С. 788-794.
24. **Чернышев А.В.**, Миничев Ю.С. Первая находка сегментированных немертин рода *Annulonemertes* (Nemertea, Enopla) в Арктике // Биол. моря. 2004. Т. 30, № 2. С. 152-153.
25. **Чернышев А.В.** Система семейств вооруженных немертин отряда Eumonostilifera (Nemertea: Enopla)// Биол. моря. 2005. Т. 31, № 3. С. 159-165.
26. **Чернышев А.В.** О двух формах личинок немертин группы "*Pilidium gyrans*" из тихоокеанских вод юго-восточной Азии // Биол. моря. 2006. Т. 32, № 6. С. 443-444.
27. **Чернышев А.В.** Немертины рода *Ototyphlonemertes* (Enopla, Ototyphlonemertidae) из залива Ванфонг (Южный Вьетнам) // Биол. моря. 2007. Т. 33, № 3. С. 232-235.

Разделы в коллективных монографиях:

28. **Чернышев А.В.** Немертины (Nemertea) // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 6. Моллюски, полихеты, немертины. СПб.: Наука. 2004. С. 507-513.
29. **Чернышев А.В.** Тип Немертины – Nemertea // Растения и животные Японского моря: краткий атлас-определитель. Фонд "Феникс", Project AWARE (UK), ДВГУ. Владивосток. 2007. С. 98-105.

Статьи, опубликованные в отечественных и международных изданиях и журналах:

30. **Чернышев А.В.** Новый вид немертин рода *Zygonemertes* (Hoplonemertini, Amphiporidae) из залива Петра Великого// Биол. науки. 1991. № 1. С. 46-49.
31. **Чернышев А.В.** *Sacconemertopsis belogurovi* sp. n. (Hoplonemertini, Tetrastemmatidae) - новая солоноватоводная немертины из южного Приморья// Биол. науки. 1991. № 5. С. 45-49.

32. **Чернышев А.В.**, Мартынов А.В. Первые находки немертин рода *Malacobdella* (Nemertini, Enopla) в дальневосточных морях России// Вест. зоол. 1992. № 2. С. 86.
33. **Чернышев А.В.** Систематика и происхождение пелагических немертин семейства *Agmaueriidae* (Nemertini, Polystilifera)// Вест. зоол. 1992. № 2. С. 3-10.
34. **Чернышев А.В.** Новые сведения о систематике немертин семейства *Cratenemertidae* (Enopla, Monostilifera)// Вест. зоол. 1993. № 1. С. 72-75.
35. **Чернышев А.В.** Предварительные данные о немертинах прибрежных вод Командорских островов// Донная флора и фауна шельфа Командорских островов. Владивосток: Дальнаука. 1997. С. 109-116.
36. **Чернышев А.В.** Phylum Nemertini// Кусакин О.Г., Иванова М.Б., Цурпало А.П. и др. Список видов животных, растений и грибов литорали дальневосточных морей России. Владивосток: Дальнаука. 1997. С. 67-69.
37. **Чернышев А.В.** Phylum Nemertinea// Адрианов А.В., Кусакин О.Г. Таксономический каталог биоты залива Петра Великого Японского моря. Владивосток: Дальнаука. 1998. С. 165-169.
38. **Chernyshev A.V.** On the genus *Gurjanovella* Uschakov, 1926 (Nemertea, Enopla)// Zoosyst. Rossica, 1998. V.7, N 1. P. 9-11.
39. **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* Duges, 1828// Bull. Fuji Women's College. 1998. N 36, ser.2. P. 51-66.
40. **Chernyshev A.V.**, Maslakova S.A. Phylum Nemertea// List of species of free-living Invertebrates of Eurasian Arctic Seas and adjacent deep waters. Ed. by B.I. Sirenko. Exploration of the fauna of the seas. 2001. V. 51(59). P. 41-43.
41. 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.
42. **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.
43. **Чернышев А.В.** Типовые коллекции немертин в музеях и институтах России// Тр. учебно-научного музея ДВГУ. 2003. Вып. 1. С. 121-126.
44. **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.
45. **Чернышев А.В.** Тип Немертины – Nemertini // Дальневосточный морской биосферный заповедник. Биота, т. 2. (отв. ред А.Н. Тюрин). Владивосток: Дальнаука. 2004. С. 151-156.
46. **Chernyshev A.V.** Redescription of *Korotkevitschia pelagica* (Korotkevitsch, 1961) (Enopla: Hoplonemertea: Cratenemertea), a pelagic nemertean from Antarctica// Zootaxa. 2005. V. 862. P. 1-14.
47. **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.
48. **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.
- Работа, опубликованная в материалах международного совещания**
49. **Chernyshev A.V.**, Astakhova A.A. Reproductive biology and taxonomy of nemerteans // German-Russian Workshop "Future visions". ANDEEP-SYSTCO. Vladivostok, 24-30 September 2007: Program & Abstracts. Vladivostok, 2007. P. 25.