

УДК 595.14:575

ОБ АННЕЛИДНОЙ ТЕОРИИ ПРОИСХОЖДЕНИЯ МИЗОСТОМИД, ИХ ПОЛОЖЕНИИ В СИСТЕМЕ TROCHOOZA И ВЫДЕЛЕНИЕ НОВОГО ТИПА MYZOSTOMIDA

В.Л. Вагин

Аннотация

Выполнен критический анализ аннелидной теории происхождения мизостомид и приведены сравнительно-морфологические и эмбриологические характеристики, показывающие их своеобразие и близость не с аннелидами, а с олигомерными моллюсками и динофилидами. Предлагается среди трохофорных животных выделить две новые группы надтипового уровня – Trochozoa oligomera и Trochozoa polymera. К первым относятся наиболее примитивные трохофорные животные – тип Mollusca, тип Myzostomida и класс Dinophilida с ларвальным телом. Ко второй группе относятся филогенетически более молодые тип Annelida и тип Arthropoda, тело которых имеет ларвальные и постларвальные сегменты. Выделен тип Myzostomida, дан его диагноз. Для каждого отряда и семейства этого типа приведены дифференциальные диагнозы.

Данная статья посвящена критике аннелидной теории происхождения мизостомид и обоснованию макросистемы группы Trochozoa. Поскольку основные положения о сравнительных аспектах морфологии, эмбрионального и личиночного развития трохофорных животных были приведены в [1], они здесь подробно не обсуждаются.

Мизостомиды – хорошо отграниченная древняя группа, паразитирующая на иглокожих, по крайней мере, с нижнего палеозоя. Благодаря этому они сохранили ряд важнейших примитивных черт трохофорных животных наряду с чертами узкой специализации. По моему мнению, наиболее важные анцестральные признаки в строении мизостомид следующие: 1) олигомерное тело при наличии только ларвальной сегментации; 2) брюшное мускульное скопление (оно у моллюсков превращается в ногу); 3) одноветвистые параподии (такие же имеются у примитивных полихет); 4) мускульные септы (подобные обнаружены у *Neopilina*); 5) метамерное расположение боковых органов; 6) целом тесно связан с женской половой системой (по сути он является вместилищем яичника и маткой одновременно).

Вопрос о природе мизостомид и их систематическом положении до настоящего времени остается дискуссионным с наличием широкого спектра мнений. На основе самых различных морфологических и анатомических признаков и особенностей раннего онтогенеза мизостомид сближали с Plathelminthes, Tardigrada, Pentastomida, Arthropoda и, в частности, Crustacea, но в наибольшей степени с Annelida, а среди последних – с Polychaeta (обзоры [2–11]). Эти по-

строения по отношению к первым четырем группам беспозвоночных поверхностны и имеют лишь исторический интерес. В настоящее время наиболее важна и широко распространена среди зоологов идея родства мизостомид с аннелидами (в основном мизостомиды рассматриваются как вторично упрощенные аннелиды). Поэтому имеет смысл более подробно остановиться на ее критическом анализе.

Впервые об аннелидной природе мизостомид высказался И.И. Мечников [12], описав трохофорную личинку *Myzostomum*. Он выделил для мизостомид группу Chaetopoda ectoparasitica. Важным оказался его вывод: «...мизостомиды – это аннелиды, и даже точнее полихеты, лишь сильно измененные образом жизни» [12]. Далее Дж. Бирд [13] на основании результатов исследования эмбрионального и личиночного развития *Myzostomum* подтвердил и развил в деталях взгляд И.И. Мечникова о родстве мизостомид и аннелид.

С конца 1930-х годов аннелидная концепция происхождения аннелид постепенно стала общепринятой. Включение мизостомид в состав Annelida обосновывается наличием у них спирального дробления, трохофорной личинки и особенностями строения и развития щетинок параподий (обзоры [3, 4, 7, 8, 10]). На мой взгляд, наиболее важны первые две особенности онтогенеза мизостомид [1, 14]. Кроме того, для становления аннелидной концепции определяющим было заключение Д.М. Федотова [3, 4] о том, что тело мизостомид, согласно теории гетеромерной метамерии П.П. Иванова [15, 16], состоит из ларвальных сегментов. В связи с этим он считал, что мизостомиды – потомки неотенических полихет, и помещал их в Annelida по соседству с Polychaeta и Archannelida [3–5, 7, 17]. По Д.М. Федотову [4, с. 77], эволюция мизостомид «шла путем морфофизиологического прогресса, при помощи идиоадаптаций и специализаций, и, отчасти, путем морфофизиологического регресса или деградаций». Эта его работа стала доступна для международного сообщества зоологов, поскольку была опубликована на немецком языке [17], и концепция аннелидной неотенической природы мизостомид далее широко использовалась [8, 10, 18].

Среди сторонников аннелидной концепции воззрения на положение мизостомид в системе Annelida различны: от уровня семейства в отряде полихет Nereimorpha, третьего подкласса в пределах класса Polychaeta и, наконец, до класса Myzostomida, равного по статусу классу Polychaeta (обзоры [5, 8, 10]).

Аннелидная концепция была близка и крупнейшему исследователю мизостомид XX века Г. Егерстену [8], однако его взгляд на их таксономическое положение достаточно отличается от общепринятого. Рассматривая место мизостомид в системе беспозвоночных и признавая их близость с аннелидами, Г. Егерстен, однако, считал, что они филогенетически разделились на такой ранней стадии, когда еще не сформировалась выраженная сегментация тела (целомическая метамерия). На основании этого и ряда других признаков он создал группу высшего порядка Chaetophora, куда входят два класса: более примитивный без пигидиальной метамерии – Myzostomida и обладающий таковой – Annelida [8, p. 80].

Однако использование такого признака как наличие щетинок для выделения группы Chaetophora логически требует включить в нее, кроме мизостомид

и аннелид, ряд других неродственных им животных – брахиопод, хетогнат и погонофор, которые также имеют щетинки [19]. Следовательно, Chaetophora – группа искусственная и поэтому «нежизнеспособна». Кроме того, строение параподий мизостомид и полихет различно. По моему мнению, они не гомологичны и скорее всего возникли конвергентно. Параподии мизостомид образование более древнее, появившееся значительно раньше типичной параподии полихет.

Находясь под влиянием аннелидной теории, Г. Егерстен [8] упустил из виду, что к трохофорным животным относятся также моллюски и динофилиды [1, 14]. Примитивные моллюски сохранили следы эктомерии, и у многих из них наблюдается дробление яйца с образованием полярной лопасти [20]. У мизостомид эта особенность развития широко распространена (обзор [9]). Сохраняется она в подавленном состоянии и у динофилид. Все это говорит о возможных родственных связях динофилид, моллюсков и мизостомид.

Исследования раннего развития мизостомид показали, что трохофора у них возникает в результате спирального дробления. Оно гомоквандрантное, переходящее к стадии 16 бластомер в гетероквандрантное за счет D-квандранта [9, 10]. Первые стадии проходят с образованием полярной лопасти, формирующейся за счет «желточного ядра», происходящего из вегетативной половины зрелого яйца. При первом делении зиготы еще до начала деления на два бластомера образуется «трилистник», а далее – пять бластомеров за счет полярной лопасти, втягивающейся затем в D-квандрант. Благодаря этому D-квандрант состоит из самых крупных бластомеров: они образованы из клеток квандранта и полярной лопасти. Так, после прохождения пятой борозды дробление становится почти равномерным, если не считать желточного дополнения за счет полярной лопасти, которая, втянувшись в бластомер 2d, окончательно входит в состав первичных эктомезобластов и из них при дальнейшем развитии формируется эктомезодерма (мезенхима), входящая в состав паранхимы. Далее из нее образуется ложный целотелий, выстилающий полость лакун гоноцелей и нефроцелей – этих мезенхиматозных выстилок «ларвальных полостей», возникающих в мезенхиме трохофоры (нектохеты). После этого должны бы формироваться эндомезодермальные элементы, но этого у мизостомид (как и у динофилид и моллюсков) не происходит, и мезодермальная – миоцельная полоска не образуется. Это следующий этап в эволюции раннего онтогенеза, и присущ он уже артикулятам – аннелидам и артроподам. У них образуются миоцели за счет мезобластов (целомических целобластов). У мизостомид в раннем постличиночном развитии при переходе в ползающую постличинку из 7 метамер формирование имагинального тела происходит за счет материала ларвальных сегментов, то есть внутри ларвального отдела тела.

Эти эмбриональные и постэмбриональные особенности онтогенеза присущи и для ряда представителей моллюсков (Mytilidae, Unionidae, Ostreidae, Dentalium и др.). Таким образом, характерная черта раннего эмбриогенеза как мизостомид, так и динофилид и примитивных моллюсков – образование полярной (желточной) лопасти как формы перехода к гетероквандрантности. Первая полярная лопасть выделяется из желточного скопления на вегетативном полюсе яйца и поглощается CD-бластомером. Перед каждым последующим дроблением лопасть отделяется, создавая нечетное число бластомеров, и втягивается

после дробления бластомера D-квантанта. У неотенических динофилид эти черты сохранились частично, но они узнаваемы. Такой способ дробления – филогенетически один из древних и примитивных [1, 14].

Судя по эмбриологическим данным, мизостомиды среди них, по-видимому, наиболее древняя группа. Примитивное устройство целома мизостомид подтверждает наши соображения, что их непосредственными предками были древние целомические формы с гоноцельной и нефридиальной системой вторичных полостей [1].

Описанная выше важная черта эмбриогенеза с наличием трохофорной личинки и олигомерного тела, включающего только ларвальные сегменты, объединяет три группы трохофорных животных: динофилид, мизостомид и моллюсков. Все они проходят так называемую предтрохофорную стадию (стадию гастрюлы с мешковидным кишечником и еще без порошицы). Это свидетельствует о большой примитивности и филогенетическом родстве перечисленных олигомерных Trochozoa. У них ярко выражена олигомерность метамерии, поскольку до образования постларвального тела и миоцельной вторичной полости тела дело не доходит. Эти образования в эволюции появляются значительно позже, когда Articulata обособляются в виде самостоятельной молодой ветви Trochozoa. Однако этому моменту предшествовал длительный период, когда никакой первичной гетерономности метамерии еще не сформировалось. Существовали лишь олигомерные формы, такие как Mollusca, Myzostomida и Dinophilida. Важно отметить, что все они состояли всего лишь из 7–8 метамер, включая акрон и пигидий. Эти формы дожили и до наших дней и представляют собой производные более раннего этапа эволюции. Они обособились от главного ствола эволюции Trochozoa еще тогда, когда первыми свободными личинками у них были прототрохофоры, а трохофоры и метатрохофоры были конечными стадиями личиночного ряда. Дальнейшее формирование личиночных стадий типа нектохеты стало возможным только тогда, когда на заднем конце тела «организовалась» зона роста, от которой профилировали постларвальные сегменты, а предпидигиальный отдел приобрел способность к росту и образованию новых сегментов. Последние возникли под влиянием метамеризации мезодермальных полосок, растущих от телобластов, – потомков бластомеры 4d. Такое состояние возникло значительно позднее и привело к возникновению полимерности на основе первичной гетерономности метамерии [1]. Новый признак – наличие ларвальных и постларвальных сегментов – выражен по-разному у аннелид и членистоногих. Зона нарастания у первых фиксировалась преанально, а у вторых – примерно посредине тела [21].

У всех гетерономных форм существует довольно длительная стадия – перерыв между образованием ларвальных сегментов и началом телобластического образования постларвальных сегментов, т. е. так называемая «стадия ожидания». Я считаю, что значение этой паузы будет правильным объяснить в качестве рекапитуляции полимерной формой перехода от олигомерных предков к полимерным. В этом видится доказательство более позднего происхождения Annelida и их потомков Arthropoda, стойко сохранивших общую для них особенность – первичную гетерономность метамерии и паузу «ожидания» между образованием ларвальных и постларвальных сегментов [1].

Олигомерные Trochozoa, по всей вероятности, более древние формы, возникли раньше полимерных и были их потомками. Они уже существовали в докембрийские времена, наряду с древнейшими морскими лилиями, на которых обитали мизостомиды как комменсалы и эктопаразиты. Следы их деятельности были обнаружены в виде цист и искривления рук хозяев в нижнекембрийских отложениях [22]. Наряду с этим имеются остатки кембрийских моллюсков Monoplacophora, у которых ярко выражены черты примитивности [23]. В то же время уверенно идентифицируемые остатки полихет (а не предположительно относимые к ним фрагменты червеобразных организмов) известны в отложениях начиная с кембрия и, в основном, с ордовика.

К целомическим трохофорным животным относятся динофилиды, мизостомиды, моллюски, архианнелиды, аннелиды и артроподы. Среди них по характеру метамерии тела выделяются две большие группы: трохозоа с олигомерным и с полимерным телом [1], которым я придаю уровень надтипа в составе раздела Trochozoa. В соответствии с вышеизложенным считаю, что мизостомиды заслуживают придания им ранга типа.

При реконструкции их филогенетических отношений я руководствовался двумя основными принципами: 1) большого филогенетического значения ранних стадий онтогенеза; и 2) принципом «общих гетерохроний» [14], куда прежде всего можно отнести эмбрионизацию развития при повышении уровня организации с одновременным сокращением времени развития.

1. **Trochozoa oligomera** superphylum nov. Обладают лишь ларвальным телом (личиночное развитие идет до стадии метатрохофоры и на этом останавливается), пигидиальная метамерия отсутствует. Метамерия эктодермального характера без формирования миоцели. Целом несегментирован. Наиболее примитивные трохофорные животные.

Включает три группы: тип Mollusca, тип Myzostomida phylum nov и класс Dinophilida (пока я не готов выделить динофилид в ранг типа и оставляю это на усмотрение специалистов по этой группе). В типе Mollusca, в свою очередь, следовало бы выделить три подтипа – первичные моллюски Protomollusca (Amphineura, Monoplacophora), Cephalopoda (так и не избавившиеся от раковины, направленной завитком вперед к голове) и Conchifera (Gastropoda, Scaphopoda, Bivalvia). Наиболее примитивными в этом надтипе являются Dinophilida и Myzostomida.

2. **Trochozoa polymera** superphylum nov. У взрослых тело имеет ларвальные и постларвальные сегменты (первичная гетерономность метамерии). Соответственно, пигидиальный рост имеется. Метамерия мезодермального характера с формированием миоцели. Целом сегментирован. Наиболее молодая группа среди трохофорных животных.

Включает три группы: тип Annelida и тип Arthropoda, которые вместе соответствуют группе Articulata. Следует отметить, что в тип Annelida входит класс Arhiannelida. Но, по-видимому, это сборный таксон, и, по крайней мере, большая часть его представителей – типичные полихеты с упрощенной специализированной организацией, сформировавшейся в условиях узких специфических экологических ниш.

Дифференциальный диагноз типа *Myzostomida phylum nov.*

Метамерия неполная, связана с эктодермальными органами. Пигидиальный рост отсутствует. Пять пар одноветвистых параподий. Целом несегментирован и расположен дорзально от кишечника. В его полости расположена женская половая система. Кровеносная система отсутствует. Нефридиев одна пара (в одном случае – до 9), они обычно оканчиваются в кишечнике.

Общая характеристика типа *Myzostomida*

Билатерально-симметричные (с тенденцией к псевдорадимальной симметрии у свободноплавающих комменсальных форм), дорзо-вентрально сплюснутые мелкие целомические олигомерные трохофорные черви. Длина варьирует от 0.45 до 31 мм, в основном 1–5 мм. Имеют семисегментное тело, состоящее из акрона, пяти туловищных метамер и пигидия. Форма тела обычно овальная, реже вытянутая. Особняком стоят *Asteromyzostomidae* с сильно складчатым и гипертрофированно развитым задним отделом. У свободноплавающих комменсальных форм по краю тела расположены цирри – от 10 до 50 пар. Они независимы от параподий. Туловищные метамеры вооружены одноветвистыми параподиями, несущими два сорта щетинок – обычные крючки и ацикулы. На брюшной поверхности или, реже, по бокам тела у большинства видов имеется обычно 4, иногда 2–6 боковых органов (органы химического чувства). У самок *Pulvinomyzostomidae* их 10 пар, а у *Asteromyzostomidae* при редукции первых 4 пар боковых органов в последней метамере и на заднем конце тела их до 20 пар и более. Покровы тела – однослойный погруженный эпителий, обычно покрытый кутикулой, или много реже – ресничный эпителий.

На переднем конце тела терминально или субтерминально и, крайне редко, дорзально расположено ротовое отверстие, а на заднем конце субтерминально и реже терминально открывается клоака и анальное отверстие. Глотка невооруженная, выворачивающаяся с хоботком (отр. *Proboscidea*) или невыворачивающаяся (отр. *Pharyngidea*). Ложный рот имеет сфинктер и нередко бывает окружен околоротовыми щупальцами. *Asteromyzostomidae* при помощи таких щупалец закрепляются в амбулакральных бороздках морских звезд. От средней кишки отходят 2–3 и изредка (*Mesomyzostomidae* и часть *Protomyzostomidae*) до 18–25 пар слепых разветвляющихся ветвей. Эти ветви кишечника, видимо, служат экскреторными органами. Дыхательная и кровеносные системы как таковые отсутствуют. Органы выделения – обычно одна пара нефридий (они выполняют и функцию гонодуктов) и слепые выросты кишечника. Лишь у наиболее крупной мизостомиды *Protomyzostomum polynephris* нефридиев до 9 пар.

Между внутренними органами имеется хорошо развитая паренхима. Мускулатура представлена кожно-мышечным мешком (включает наружный кольцевой и внутренний продольный слои мышц) и более развитыми пучками дорзо-вентральных мышц. Между параподиями располагаются радиально направленные мышечные волокна. У эндопаразитических форм мускулатура значительно упрощена.

Нервная система лежит под кишечником и состоит из глоточного и пребукального колец, окологлоточной комиссуры и слитного брюшного скопле-

ния, ганглии в котором плохо различимы. У вытянутых в длину эндопаразитических *Protomyzostomidae* и *Mesomyzostomidae* сохраняется лестничное строение нервной системы.

Целом несегментирован. От центральной целомической полости, расположенной дорзально над средней кишкой, отходят боковые ответвления целома. Они обычно идут параллельно ветвям кишечника. Протерандрические и, реже, функциональные гермафродиты. Женская половая система расположена в целоме и повторяет его конфигурацию. 1–2, реже до 5 яичников располагаются на дорзальной стенке средней кишки. Целомическая полость выполняет функцию матки. Здесь происходит созревание и накопление зрелых яиц, а также их оплодотворение. Яйца через нефростомы продвигаются в непарный овидукт, впадающий в клоаку, и далее выводятся наружу. Мужская половая система парная. С каждой стороны тела по два фолликулярных семенника (передний и задний), которые диффузно расположены в паренхиме вентро-латерально, и лишь у некоторых *Protomyzostomidae* – дорзо-вентрально. Протоки каждого семенника сливаются в семенные каналцы, которые открываются у основания третьей параподии в особую папиллу (пенис). Оплодотворение внутреннее при имплантации сперматофоров через целомические покровы. Дробление спиральное, неравномерное с образованием в D-квadrante желточной лопасти. У комменсалов и цистиколей имеется пелагическая личинка трохофорного типа. Во внешней среде она проходит несколько стадий. Метаморфоз в дефинитивную мизостомидную стадию происходит на хозяине. У эндопаразитических мизостомид личиночное развитие не изучено и, видимо, для них характерна эмбрионизация развития.

Это чисто морские животные, которые распространены от Арктики до Антарктики и от литорали до батии. Исключительно несвободноживущие формы, включающие широкий спектр комменсалов, цистиколей и экто- и эндопаразитов иглокожих – офиур, морских звезд и, главным образом, морских лилий. Среди комменсалов выделяются три экологические группы: эррантные (свободноплавающие, меняющие хозяев), малоподвижные (живущие на одном хозяине и лишь меняющие место локализации) и седентарные (сидячие, прикрепленные формы). По отношению к источнику пищи среди мизостомид имеются две основные группы: 1) активно питающиеся оформленной пищей хозяев (в основном мелкий планктон), которую «перехватывают» на магистральных путях ее передвижения к ротовому отверстию – амбулакральных бороздках, и реже в глотке хозяев (комменсалы – эррантные, малоподвижные, седентарные, цистиколи и мезопаразиты – глоточные); 2) питающиеся за счет тканей хозяев – целомоцитами, соединительно-ткаными и эпителиальными клетками и половыми клетками (эктопаразиты и эндопаразиты).

Часть видов мизостомид-цистикололей, поселяясь в амбулакральной бороздке морских лилий, образует цисты и вызывает деформацию скелета их рук. Эти следы деятельности мизостомид на морских лилиях известны начиная с нижнего палеозоя, что свидетельствует о глубокой древности их экологических связей.

Тип *Myzostomida* включает один класс, два отряда, 8 семейств, 8 родов и около 150 видов. Сведения о положении мизостомид в системе трохофорных животных и их таксономической структуре представлены ниже. Поскольку все

семейства мизостомид включают лишь по одному роду, родовые диагнозы совпадают с диагнозом семейства и поэтому не приводятся. Для составления диагнозов отрядов и семейств использованы материалы ряда публикаций и, в первую очередь, Г. Егерстена [8], В.Л. Вагина [24] и М. Пренана [10].

Раздел Trochozoa

Надтип Trochozoa oligomera superphyl. nov.

Тип Myzostomida phyl. nov.

Класс Myzostomida Jägersten, 1940 (диагноз класса совпадает с диагнозом типа).

Отряд Proboscidea Jägersten, 1940.

Передний отдел тела образует выворачивающийся подвижный хоботок, в котором находится глотка и надглоточный ганглий. Он втягивается в специальный карман. Край тела несет в той или иной степени развитые цирри. Пароподии и боковые органы (обычно 4 пары) хорошо развиты. Пенис втягивается, обычно длинный. Функциональные и протерандрические гермафродиты. Развитие с трохофорной личинкой с метаморфозом. Около 120–130 видов комменсалов морских лилий, кроме того 4-5 видов – связаны с офиурами.

Семейство Myzostomidae Graff, 1884. Род *Myzostomum* Leucart, 1827 (диагнозы семейства и рода совпадают с диагнозом отряда).

Отряд Pharyngidea Jägersten, 1940.

Хоботок отсутствует или имеется. В последнем случае он лишь выступ передней кишки (глоточного происхождения). Как правило, цирри отсутствуют. Пароподии развиты слабо. Боковые органы отсутствуют или хорошо развиты в количестве от 2 до 20 пар и более. Пенис рудиментарный. Функциональные и протерандрические гермафродиты. 22 вида – цистиколи, экто- и эндопаразиты морских лилий, офиур и морских звезд.

Семейство Cystimyozostomidae Jägersten, 1940. У взрослых особей боковые части тела загнуты на дорзальную сторону. Цирри отсутствуют или они рудиментарны. На покровах тела имеются рассеянные ресничные клетки. Как правило без боковых органов. Рот и анус терминальные. Хоботок хорошо развит. От средней кишки отходят три пары боковых ветвей. Целомическая полость повторяет разветвления кишечника. Мужской половой аппарат компактный. 1 пара нефридиев. Нервная цепочка короткая и концентрированная, без пребульбарного кольца. Протерандрические, а некоторые виды – функциональные гермафродиты. 10 видов цистиколей, паразитирующих на морских лилиях; вызывают образование цист. Род *Cystimyozostomum* Jägersten, 1940.

Семейство Pulvinomyzostomidae Jägersten, 1940. У взрослых особей передний и боковые края тела загнуты на дорзальную сторону. Эпителий тела ресничный. Цирри отсутствуют. Обычно 10 пар боковых органов. Рот и анус расположены дорзально. Хоботок хорошо развит. Средняя кишка с тремя парами боковых ветвей. Целомическая полость повторяет разветвления кишечника. 1 пара нефридиев. Мужской половой аппарат компактного типа. Нервная цепочка у молодых особей длинная, укорачивается и расширяется с возрастом. Имеется пребульбарное нервное кольцо. Протерандрические гермафродиты.

1 вид – эндопаразит морских лилий – локализуются в глотке и, в основном, в средней кишке хозяев. Род *Pulvinomyzostomum* Jägersten, 1940.

Семейство Asteriomyzostomidae Jägersten, 1940. Тело эллиптическое, очень широкое. Его покровы покрыты кутикулой. Цирри отсутствуют. 4–5 пар боковых органов. Рот расположен вентрально, анус – дорзально. 2 пары боковых ветвей средней кишки. Мужской половой аппарат диффузного типа, расположен вентрально от кишечника. Целом лежит дорзально, повторяет конфигурацию кишечника и его ветвей. 1 пара нефридиев. Нервная система короткая, слитная. Функциональные гермафродиты. 2 вида эндопаразитов пищеварительной системы морских звезд. Род *Asteriomyzostomum* Jägersten, 1940.

Семейство Mesomyzostomidae Stummer-Traunfels, 1926. Тело вытянутое червеобразное. Покровы тела покрыты кутикулой. Цирри и боковые органы отсутствуют. Рот и анус терминальны. Две пары боковых ветвей средней кишки. Мужской половой аппарат диффузного типа, расположен вентрально от кишечника. Целом дорзально повторяет конфигурацию кишечника и его ветвей. 1 пара нефридиев. Нервная цепочка вытянутая. Функциональные гермафродиты. 2 вида эндопаразитов морских лилий. Род *Mesomyzostomum* Remscheid, 1918.

Семейство Stelechopidae Graff, 1884. Тело вытянутое. Эпителий тела погруженный, покрыт кутикулой. Цирри отсутствуют. Две или более пар боковых органов. Рот и анус терминальные. Многочисленные боковые ветви средней кишки сливаются на периферии тела. Мужской половой аппарат расположен вентрально от кишечника и состоит из пары складчатых мешков. Целом – дорзально от средней кишки. Нефридии не описаны. Брюшная нервная цепочка вытянутая. Функциональные гермафродиты. 1 вид, (?) комменсал или скорее (?) паразит морских лилий. Род *Stelechopus* Graff, 1884.

Семейство Protomyzostomidae Stummer-Traunfels, 1926. Тело вытянутое и плоское. Эпителий тела погруженный, покрыт кутикулой. Цирри отсутствуют. 5 пар боковых органов. Рот и анус терминальные. Кишечник ветвистый, количество ветвей от 3 пар у *P. cystobium* до 8–25 пар у остальных видов. Мужской половой аппарат расположен дорзально от полового целома, отверстие мужской половой системы между третьими параподиями и боковыми органами. Половой целом окружает ветви кишечника, 2–5 непарных яичников. Нефридиев от 1 пары до 3–9. Брюшная нервная система вытянутая, лестничного типа, но у *P. astrocladi* – в виде нервного плексуса. Имеется нервное окологлоточное кольцо. Функциональные гермафродиты. 4 вида эндопаразитов офиур семейства Gorgonocephalidae. Род *Protomyzostomum* Fedotov, 1912.

Семейство Asteromyzostomidae Wagin, 2007. Тело сильно растянутое в ширину со складчатыми, гипертрофировано развитым задним отделом. Эпителий тела погруженный. Цирри отсутствуют. Имеется до 18–20 пар и более боковых органов. Их первая пара расположена между IV и V параподиями и остальные локализуются на заднем крае тела. Ротовое отверстие располагается терминально и окружено околоротовыми щупальцами. Анус у заднего края тела, слегка сдвинут на брюшную сторону. Параподий 4–5 пар. Отверстие мужской половой системы между III и IV парами параподий. Ветвей кишечника одна пара. Каждая из них сразу же дихотомизирует на две ветви – переднюю и заднюю, которые, в свою очередь, сильно разветвляются и достигают края те-

ла. Ветвление с образованием длинных третичных концевых ветвей кишечника особенно явно выражено в заднем отделе тела. Нефридиев одна пара. Нервная система очень сконцентрирована и сильно укорочена. Протерандрические гермафродиты. Особи, находящиеся на мужской стадии, имеют более простое строение, чем на последующей стадии самки. 3 вида эктопаразитов амбулаторных борозд морских звезд. Род *Asteromyzostomum* Wagin, 1954.

Summary

V.L. Wagin. On an annelids' theory of myzostomids origin, their position in Trochozoa system and establishing of new phylum Myzostomida.

An annelids' theory of myzostomid origin is reviewed, and a comparative morphological and embryological diagnostic traits of myzostomids are described. The analysis of these traits gives evidence of myzostomid closeness to molluscs and dinophilids than to annelids. Among Trochozoa two new groups of superphylum level are distinguished: First one Trochozoa oligomera include the most primitive trochophore animals – phylum Mollusca, phylum Myzostomida and class Dinophilida that have larval body only. Second group Trochozoa polymera includes phylogenetically more advanced phylum Annelida and phylum Arthropoda with body that have both larval and postlarval segments. There is created new phylum Myzostomida with description of its diagnosis. The differential diagnosis for each order and families of myzostomids are described.

Литература

1. Вагин В.Л. О положении мизостомид среди трохофорных животных // Вопросы эволюционной морфологии животных / Ред. В.Л. Вагин. – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1979. – С. 124–135.
2. Федотов Д.М. *Protomyzostomum polynephris* Fedotov и его отношение к *Gorgonocephalus eucnemis* M. & Tr. – Петроград: Первая женская типография, 1915. – С. I–VIII + 1–240.
3. Fedotov D.M. The morphology and systematic position of the Myzostomida // X Congr. Internat. Zool. Budapest, 1927. – 1929. – P. 942–946.
4. Федотов Д.М. Специализация и деграция мизостомид в связи с их образом жизни // Сборник в честь 80-ти летия Н.В. Насонова. – М.: Изд-во АН СССР, 1937. – С. 49–82.
5. Федотов Д.М. Эволюция и филогения беспозвоночных животных. – М.: Наука. – 1966. – 404 с.
6. Stummer-Traunfels R. Myzostomida // Kuckethal W., Krumbach Th. (eds). Handbuch der Zoologie. – Berlin und Leipzig: Walter de Gruyter & Co, 1926. – Bd. 3. – S. 132–210.
7. Fedotov D.M. Beitrage zur kenntnis der morphologie der Myzostomiden // Zeitschrift fur Morphologie und Okologie der Tiere. – 1929. – Bd. 15, H. 1–2. – S. 156–191.
8. Jägersten G. Zur Kenntnis der Morphologie, Entwicklung und Taxonomie der Myzostomiden // Nova Acta Reg. Soc. Sci. Upsaliensis. Ser. IV. – 1940. – Bd. 11, H. 8. – S. 1–84
9. Kato K. On the development of Myzostome // Science Rep. Saitama University. Ser. B. – 1952. – V. 1, No 1. – P. 1–16.
10. Prenant M. Classe des Myzostomida // Traite de Zoologie. – Paris: Masson, 1959. – T. 5, F. 1. – P. 714–784.

11. Беклемишев В.Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Т. 1. Проморфология. – М.: Наука. 1964. – 432 с.
12. Meczников E. Zur Entwicklungsgeschichte von *Myzostomum* // Zietschr. wiss. Zool. – 1866. – Bd. 16. – S. 236–244.
13. Beard J. On the life-history and development of the genus *Myzostoma* (Leucart) // Mitt. Zool. Stat. Neapel. – 1884. – Bd. 5. – S. 544–580.
14. Вагин В.Л. Телобластическое развитие у артикулят как гетерохрония и его связь с эволюцией спирального дробления // Темп индивидуального развития животных и его изменения в ходе эволюции / Отв. ред. С.В. Емельянов. – М.: Наука, 1968. – С. 248–259.
15. Iwanoff P.P. Die entwicklung der Larvasegmente bei den Anneliden // Zeitschrift fur Morphologie und Okologie der Tiere. – 1928. – Bd. 10, H. 1. – S. 62–161.
16. Иванов П.П. Первичная и вторичная метамерия тела // Журн. общ. биол. – 1944. – Т. 5, № 2. – С. 61–95.
17. Fedotov D.M. Specialization und degradation im korperbau der Myzostomiden in abhangigkeit von der lebensweise // Acta Zoologica. – 1938. – Bd. 19. – S. 353–385.
18. Ливанов Н.А. Пути эволюции животного мира. – М.: Сов. наука. 1955. – 399 с.
19. Бужинская Г.Н., Бубко О.В., Лебский В.К. «Аннелидный тип щетинок»: ультраструктура и филогенетическое значение // Вопросы эволюционной морфологии животных / Ред. В.Л. Вагин. – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1979. – С. 64–74.
20. Morgan T. Formation of the antipolar lobe in *Ptyanassa* (Gastropoda, Prosobranchia) // J. Exp. Zool. – 1933. – V. 64. – P. 433–467.
21. Мельников О.А. К проморфологии членистых // Основные проблемы систематики животных / Отв. ред. В.Н. Шиманский. – М.: ПИН АН СССР, 1976. – С. 35–38.
22. Roger J. Myzostomes fossiles // Traite de Zoologie. – Paris: Masson, 1959. – Т. 5, F. 1. – P. 781–782.
23. Беклемишев В.Н. К вопросу о ранней эволюции моллюсков // Зоол. журн. – 1958. – Т. 37, № 4. – С. 518–522.
24. Вагин В.Л. *Asteromyzostomum* n. gen. – новый представитель класса мизостомид (Annelides) // Тр. ленинградск. о-ва естествоиспытателей. – 1954. – Т. 72, Вып. 4. – С. 16–37.