

Для будущих зоологов



INVERTEBRATE ZOOLOGY

A FUNCTIONAL EVOLUTIONARY APPROACH

seventh edition

Edward E. Ruppert

Clemson University, South Carolina

Richard S. Fox

Lander University, South Carolina

Robert D. Barnes

Late of Gettysburg College

THOMSON
BROOKS/COLE

Australia • Canada • Mexico • Singapore • Spain • United Kingdom • United States

ЗООЛОГИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ И ЭВОЛЮЦИОННЫЕ АСПЕКТЫ

Седьмое издание

Эдвард Э. Рупперт

Университет Клемсон, Южная Каролина

Ричард С. Фокс

Университет Лэндер, Южная Каролина

Роберт Д. Барнс

Геттисберг-колледж



Москва
Издательский центр «Академия»
2007

ЭДВАРД Э.РУППЕРТ, РИЧАРД С.ФОКС, РОБЕРТ Д.БАРНС

ЗООЛОГИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ И ЭВОЛЮЦИОННЫЕ АСПЕКТЫ

В четырех томах

Перевод с английского



Москва
Издательский центр «Академия»
2007

ЭДВАРД Э. РУППЕРТ, РИЧАРД С. ФОКС, РОБЕРТ Д. БАРНС

ЗООЛОГИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ И ЭВОЛЮЦИОННЫЕ АСПЕКТЫ

В четырех томах

Том 2

НИЗШИЕ ЦЕЛОМИЧЕСКИЕ ЖИВОТНЫЕ

Перевод с английского

Под редакцией А. А. Добровольского и А. И. Грановича

*Допущено
Учебно-методическим объединением
по классическому университетскому образованию
в качестве учебника для студентов
высших учебных заведений, обучающихся
по направлению «Биология»
и биологическим специальностям*



Москва
Издательский центр «Академия»
2007



Филологический факультет СПбГУ
2007

УДК 59(075.8)
ББК 28.691я73
P869

Перевод и научное редактирование организованы филологическим факультетом
Санкт-Петербургского государственного университета

Рупперт Э.Э.

P869 Зоология беспозвоночных: Функциональные и эволюционные аспекты : учебник для студ. вузов : в 4 т. Т. 2. Низшие целомические животные / Эдвард Э. Рупперт, Ричард С. Фокс, Роберт Д. Барнс; пер. с англ. Т.А. Ганф, А.И. Грановича, Н.В. Ленцман, Е.В. Сабанеевой; под ред. А.А. Добровольского и А.И. Грановича. — М. : Издательский центр «Академия», 2007. — 448 с.

ISBN 978-5-7695-3495-9 (Т. 2) (рус.)

ISBN 0-03-025982-7 (англ.)

В четырех томах учебника рассматриваются группы животных от простейших до хордовых включительно. Помимо морфологических характеристик приводятся сведения о физиологии и биологии беспозвоночных животных. Описание строения организмов сопровождается подробным анализом особенностей их функционирования.

Второй том учебника посвящен знакомству с низшими целомическими животными. К их числу авторы прежде всего относят немертин. Центральное место занимают достаточно подробные характеристики моллюсков и кольчатых червей. Рассмотрен ряд проблем более общего характера: возникновение асимметрии у брюхоногих моллюсков, происхождение метамерии у Articulata. Приведено описание неметамерных целомических животных — сипункулид и эхиурид.

Для студентов высших учебных заведений. Может заинтересовать широкий круг специалистов-биологов.

УДК 59(075.8)

ББК 28.691я73

Thomson Learning и ИЦ «Академия» не несут ответственности за ущерб, который может быть причинен в результате использования материалов, содержащихся в книге, за их достоверность, а также за возможные нарушения авторских прав третьих лиц и права на неприкосновенность частной жизни.

Оригинал-макет данного издания является собственностью Издательского центра «Академия», и его воспроизведение любым способом без согласия правообладателя запрещается

Copyright © 2004 Brooks / Cole, a division of Thomson Learning, Inc. Thomson Learning™ is a trademark used herein under license. Invertebrate Zoology: A Functional Evolutionary Approach By Edward E. Ruppert, Richard S. Fox & Robert D. Barnes, 7th edition

© Ганф Т.А., Гранович А.И., Ленцман Н.В., Сабанеева Е.В., перевод на русский язык, 2007

ISBN 978-5-7695-2740-1 (рус.)

ISBN 978-5-7695-3495-9 (Т. 2) (рус.) © Издание на русском языке, оформление. Издательский центр

ISBN 0-03-025982-7 (англ.) «Академия», 2007

ОГЛАВЛЕНИЕ

<p>Глава 11. Nemertea^P 7</p> <p> Общая характеристика 8</p> <p> Форма тела 8</p> <p> Стенка тела, локомоция и способность к сильному растяжению 9</p> <p> Хоботок и ринхоцель 12</p> <p> Питание и пищеварительная система 14</p> <p> Газообмен, внутренний транспорт и экскреция 15</p> <p> Нервная система и органы чувств 17</p> <p> Размножение и развитие 19</p> <p> Особенности функциональной организации немертин 20</p> <p> Разнообразие немертин 22</p> <p> Филогения немертин 23</p> <p>Глава 12. Mollusca^P 27</p> <p> Общий план строения моллюсков 28</p> <p> Мантия 29</p> <p> Раковина 29</p> <p> Мантийная полость 32</p> <p> Жабры 32</p> <p> Осфрадии 34</p> <p> Нога 34</p> <p> Питание 34</p> <p> Целом 38</p> <p> Внутренний транспорт 39</p> <p> Экскреция 39</p> <p> Нервная система и органы чувств 40</p> <p> Размножение 41</p> <p> Развитие 41</p> <p> Aplousobranchia^C 43</p> <p> Форма тела 44</p> <p> Разнообразие Aplousobranchia 46</p> <p> Polyplacophora^C 46</p> <p> Мантия 48</p> <p> Раковина 48</p> <p> Нога и локомоция 50</p> <p> Мантийная полость и вентиляция 51</p> <p> Питание 51</p> <p> Внутренний транспорт 52</p> <p> Выделение 53</p> <p> Нервная система и органы чувств 54</p>	<p> Размножение и развитие 54</p> <p> Разнообразие Polyplacophora 56</p> <p> Monoplacophora^C 56</p> <p> Gastropoda^C 60</p> <p> Предварительные замечания о систематике брюхоногих моллюсков 62</p> <p> Возникновение и эволюция плана строения гастропод 63</p> <p> Нога, движение и места обитания 85</p> <p> Питание и пищеварение 96</p> <p> Питание и систематика 98</p> <p> Экскреция 114</p> <p> Внутренний транспорт 116</p> <p> Нервная система 118</p> <p> Органы чувств 120</p> <p> Размножение 122</p> <p> Развитие 129</p> <p> Разнообразие и эволюция брюхоногих моллюсков 133</p> <p> Cephalopoda^C 146</p> <p> Форма 146</p> <p> Раковина 151</p> <p> Движение 161</p> <p> Адаптивное разнообразие 164</p> <p> Питание 166</p> <p> Газообмен 172</p> <p> Внутренний транспорт 172</p> <p> Выделение 173</p> <p> Нервная система 175</p> <p> Органы чувств 177</p> <p> Покровы и хроматические органы 180</p> <p> Размножение 183</p> <p> Развитие 187</p> <p> Разнообразие головоногих моллюсков 188</p> <p> Филогения головоногих моллюсков 189</p> <p> Bivalvia^C 192</p> <p> Форма тела 194</p> <p> Мантия 194</p> <p> Раковина 195</p> <p> Нога 201</p> <p> Жабры и эволюция способов питания двустворчатых моллюсков 202</p> <p> Питание 219</p>
--	---

Адаптивная радиация		Выделительная система	295
пластинчатожаберных	224	Пищеварительная система	296
Внутренний транспорт	248	Размножение и развитие	296
Газообмен	248	Разнообразие Annelida	296
Выделение	249	Филогения Annelida	297
Нервная система	249	Эволюция и роль сегментации	298
Органы чувств	252	Polychaeta ^C	302
Размножение	253	Строение и функции	302
Развитие	255	Стенка тела и трубки	304
Разнообразие двустворчатых	259	Мускулатура и локомоция	304
Филогения двустворчатых		Нервная система и органы	
моллюсков	261	чувств	309
Scaphopoda ^C (лопатоногие		Пищеварительная система	312
моллюски)	264	Питание	313
Форма тела	265	Газообмен	316
Мантия и мантийная полость ..	266	Внутренний транспорт	318
Раковина	266	Выделение	321
Питание	267	Размножение	323
Внутренний транспорт	268	Разнообразие Polychaeta	333
Выделение	269	Филогения Polychaeta	360
Нервная система		Clitellata	361
и органы чувств	269	Oligochaeta ^C	361
Размножение и развитие	269	Hirudinomorpha ^C	383
Разнообразие Scaphopoda	270	Филогения Clitellata	403
Филогения Scaphopoda	270		
Филогения моллюсков	270	Глава 14. Echiura^P и Sipuncula^P	411
План строения моллюсков	270	Echiura ^P	412
Происхождение моллюсков	272	Строение и функции	412
Эволюция моллюсков	273	Размножение и развитие	419
		Разнообразие эхиурид	421
Глава 13. Annelida^P	285	Филогения эхиур	422
Строение и функции	286	Sipuncula ^P	423
Сегментация	286	Строение и функции	424
Стенка тела	287	Размножение и развитие	430
Нервная система	290	Разнообразие сипункулид	430
Целом и кровеносная система ..	294	Филогения сипункулид	432

Библиография к главам данной книги находится по электронному адресу:

http://www.academia-moscow.ru/off-line/_books/ruppert_bibliography.pdf

Пароль для просмотра Библиографии: d71hoN7c

результате диффузии необходимые вещества переносятся из кишечника к гонадам, топографически тесно связанным с кишечными дивертикулами, в которых осуществляются всасывание и запасание питательных веществ. Организмам с таким длинным телом циркуляторная система нужна для конвективного транспорта питательных веществ к тем участкам тела, которые отдалены от кишечника, и по крайней мере некоторым видам — для транспорта гормонов и газов. Циркуляторная система через васкулярные пробки снабжает также ринхоцель и хоботок. Наличие тесной функциональной и морфологической связи между циркуляторной системой и протонефридами позволяет последним формировать локальные скопления в определенных участках тела в отличие от плоских червей, у которых протонефридии разбросаны по всему телу.

РАЗНООБРАЗИЕ НЕМЕРТИН

Anopla^C (невооруженные немуртины).

Простой невооруженный хоботок лишен стилета, рот располагается позади мозга (оба эти признака — плезиоморфии, таким образом, Anopla парафилетичны).

Paleonemertea^O. Насчитывается 100 морских видов. В стенке тела снаружи располагаются кольцевые, а глубже продольные мышцы (см. рис. 11.2, В). *Carinoma*, *Cephalothrix*, *Tubulanus* (см. рис. 11.1, А, В). *Carinoma tremaphoros*: помимо двух мышечных слоев, подстилающих покровы, в толще последних залегают дополнительные слои кольцевых и продольных мышц; четырехслойная мускулатура, по-видимому,

нужна для активного рытья грунта путем перистальтики (см. рис. 11.3).

Heteronemertea^O. Приблизительно 400 обычных и известных видов; большинство из них морские, но 3 вида обитают в пресной воде. В стенке тела четыре слоя мышц: внешний, слабо развитый слой кольцевых мышц, далее следуют мощный слой продольных мышечных волокон, еще один слой кольцевых мышц, и, наконец, самое внутреннее положение занимает слой продольно ориентированных мышечных волокон. Нервные тяжи залегают во внутреннем слое кольцевых мышц. Таксон включает лучших пловцов среди немуртин, к числу которых относятся *Cerebratulus* (см. рис. 11.1, Г), *Gorgonorhynchus*, *Polybrachiorhynchus*: кончик хоботка разветвленный, в вывернутом положении хоботок функционирует как липкий невод (см. рис. 11.4, Б). *Baseodiscus*, *Lineus* (см. рис. 11.1, Д), *Micrura*, *Zygeupolia* и многие другие.

Enopla^C (= вооруженные немуртины).

У вооруженных немуртин (кроме *Vdellonemertea*) рот расположен перед мозгом. Нервные тяжи залегают между мышцами в стенке тела.

Vdellonemertea^O. Известно 7 видов *Malacobdella*: 6 видов обитают в мантийной полости крупных морских моллюсков, среди которых *Macoma*, *Mercenaria*, *Mya* и *Siliqua*; один вид поселяется в мантийной полости пресноводных моллюсков. Эти короткие, широкие, плоские черви, похожие на пиявок (см. рис. 11.1, З), отнимают пищу у хозяина-фильтратора. Они не имеют стилета, но у них есть необычные для немуртин сосущая глотка и задняя присоска для прикрепления к хозяину. Передвигаются подобно гусеницам-пяденицам, по-

очередно прикрепляясь к субстрату ртом (см. п. 5 примеч. ред. на с. 26) и присоской. *Malacobdella grossa*: Европа и восток Северной Америки; *M. siliquae* и *M. macomae*: Тихоокеанское побережье северо-запада Северной Америки.

Hoploneurtea⁰. Очень разнообразный таксон, включает в себя 650 бентосных, пелагических, комменсальных, паразитических морских, а также пресноводных и наземных видов. Хоботок вооружен стилетом.

Monostilifera^{SO}. Насчитывает 500 бентосных видов. Хоботок со стилетной луковицей (базисом) и одним центральным стилетом (см. рис. 11.4, B; 11.5, A, B, Г). *Emplectonema*, *Nemertopsis*: прибрежные морские формы; черви держатся группами, сплетаясь в клубки. Морские *Amphiporus*, *Paranemertes* (см. рис. 11.1, E), *Prosorhochmus* (живородящий) и *Zygonemertes* также часто встречаются у берега. Морские *Carcinoneurtes* поселяются на крабах и пожирают их яйца (см. рис. 11.1, Ж). *Ototyphlonemertes*: крошечные, морские, интерстициальные животные, обитающие в узких пространствах между песчинками на берегу; единственные немертины, имеющие статоцисты (см. рис. 11.9, B). Пресноводные *Prostoma*: берега прудов и озер, держатся среди водорослей и водных растений. Наземные *Geonemertes*, *Pantionemertes* и др.: обитают в теплых, влажных, прибрежных зонах, под листьями, древесной корой, бревнами. Тело в поперечном сечении круглое, что уменьшает площадь поверхности и соответственно снижает потери воды. Некоторые немертины пользуются хоботком как для передвижения, так и для поимки добычи. При передвижении свобод-

ный конец вытянутого хоботка прикрепляется к объекту, при сокращении хоботка тело немертины подтягивается вперед. Большинство пресноводных и наземных немертин — гермафродиты.

Polystilifera^{SO}. Насчитывают около 100 пелагических и 50 морских видов. Вместо стилетной луковицы у них имеется подушкообразная структура с острыми стилетами. *Nectonemertes* (см. рис. 11.11): пелагические формы со студенистым телом; обладают плавучестью; обитают на глубинах 650 — 1700 м.

ФИЛОГЕНИЯ НЕМЕРТИН

Немертины традиционно рассматривались как сестринский таксон Platyhelminthes. Основанием для этого служили общие признаки представителей этих двух таксонов: плоская форма тела, отсутствие кутикулы, ресничный эпидермис, наличие рабдитов и паренхимы, фолликулярных гонад, протонефридии и выворачивающийся хоботок (он имеется у некоторых плоских червей). В соответствии с гипотезой, согласно которой плоские черви рассматривались как наиболее примитивные билатерии, немертины считались первыми животными, у которых появились целом (хотя и необычный, в виде ринхоцеля), кровеносная система (раньше именно так трактовали систему целомических сосудов в теле немертин) и возникла тесная связь между циркуляторной и экскреторной системами (как, например, в почке у позвоночных).

Большинство признаков, общих для Platyhelminthes и Nemertea, по-видимому, все же представляют собой симплезиоморфии или конвергенции, и не дают оснований считать эти два

таксона сестринскими. Рабдиты немертин, как теперь установлено, не похожи на рабдиты плоских червей и не связаны с ними эволюционно. У немертин нет такой паренхимы, как у плоских червей, а хоботок плоских червей не похож и, вероятно, не родственен хоботку немертин. Как ресничный эпидермис, так и протонефридии имеются и у целомических, и у ацеломических, т.е. лишенных целома,

животных, а не только у плоских червей и немертин. Последние данные говорят о том, что циркуляторная система немертин — это не кровеносная система, а скорее модифицированный целом, подобный ринхоцелю. Такой вывод основан на нескольких характерных признаках, свойственных и сосудам немертин, и целому. У немертин сосуды занимают латеральное положение⁷, они имеют мезотелиаль-

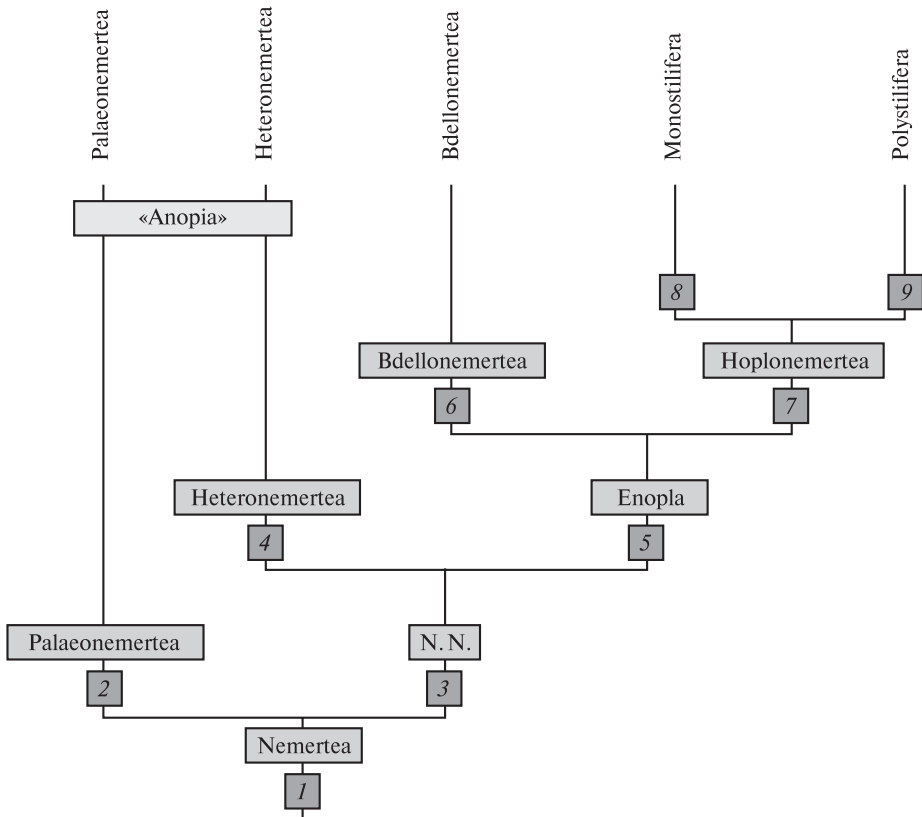


Рис. 11.13. Филогения Nemertea:

1 — Nemertea: выворачивающийся хоботок + ринхоцель, целомические латеральные сосуды, сосуды, вазкулярные пробки, локальная концентрация протонефридиев, связанных с латеральными сосудами, сквозной кишечник, головные органы, ядовитые секреторные продукты, выделяемые эпидермисом; 2 — Paleonemertea (возможно, парафилетический таксон); 3 — N.N.: косо исчерченные мышцы; 4 — Heteronemertea: наружный слой продольных мышц стенки тела хорошо развит, личинка — пилидий; 5 — Enopla: нервные тяжи залегают внутри стенки тела между мышечными слоями; 6 — Bdellonemertea: глотка соединяется с хоботком, ринходеум отсутствует*, задняя присоска; 7 — Hoplonemertea: стилет на хоботке, состоящая из трех частей глотка; 8 — Monostilifera: глотка соединяется с хоботком* (см. п. 5 примеч. ред. на с. 26), единственный стилет формируется на базисе — луковиче; 9 — Polystilifera: много стилетов на подушкообразном основании

ную выстилку, которая отсутствует в кровеносных сосудах подавляющего большинства остальных беспозвоночных. В выстилке сосудов имеются ресничные эпителиально-мышечные клетки. Просвет сосудов немертин формируется схизоцельным способом, в результате расхождения клеток, образующих эмбриональные мезодермальные полосы (производных мезобласта).

Немертины и плоские черви не имеют синапоморфий, и лишь одна синапоморфия — наличие ануса — роднит немертин и Trochozoa⁸. К этому единственному общему признаку можно добавить наличие целома у представителей обоих таксонов. В совокупности оба эти признака в качестве синапоморфий могли бы позволить рассматривать Nemertea и Trochozoa как сестринские группы (см. рис. 9.26, А). Однако целом немертин (сосуды и ринхоцель) очень специализирован, и его связь с другими органами не такая, как у представителей Trochozoa. У немертин гаметы выбрасываются наружу непосредственно из гонад, тогда как у трохозоа они вначале попадают в целом. У немертин протонефридии выдаются в сосуды целома, но не вступают в непосредственный контакт с целомической жидкостью⁹. У трохозоа протонефридии находятся в полости целома и омываются целомической жидкостью. Результаты сравнения наводят на мысль о том, что целома немертин и трохозоа в лучшем случае гомологичны по своему происхождению, так как представляют собой выстланные мезотелием полости, развивающиеся из мезодермы. Однако скорее всего целома у Nemertea и Trochozoa возникли независимо друг от друга.

Сейчас проводятся обширные исследования немертин, но пока они дали мало результатов. Кладистический

анализ немертин, представленный на рис. 11.13, подтверждает монофилию Enopla, но не Anopla. Этот таксон может быть парафилетическим.

Филогенетическая система немертин

Nemertea
Paleonemertea
N. N.
Heteronemertea
Enopla
Bdellonemertea
Hoploneurata
Monostilifera
Polystilifera

ПРИМЕЧАНИЯ РЕДАКТОРА

¹ В настоящее время описано около 20 видов пресноводных немертин.

² Организация мускулатуры у немертин значительно более разнообразна и различается у представителей разных таксонов. Чаще всего дело не ограничивается тремя основными слоями, которые авторы далее называют мезодермальными мышцами. Под базальной пластинкой эпидермиса обычно залегает хорошо выраженный слой соединительной ткани, который часто обозначается как «кутис». В нем, как правило, залегают многочисленные погруженные железистые клетки эпидермиса. Кроме них в «кутисе» у многих немертин формируются дополнительные слои кольцевых и продольных мышц, которые, таким образом, занимают наружное положение по отношению к основным мышцам. От последних мышечные слои «кутиса» отделены прослойками соединительной ткани. Общее количество мышечных слоев (до 5—6) и порядок их расположения варьируют у представителей разных таксонов немертин.

³ Немертины традиционно рассматривались как *паренхиматозные* животные, у которых отсутствует полость тела и все промежутки между внутренними органами заполнены соединительной тканью, часто называемой паренхимой. Степень развития этой ткани может быть неодинаковой не только у разных видов, но и в разных участках тела особей одного вида. Иногда она представляет собой лишь очень узкие прослойки между внутренними органами.

⁴ *Ринхоцель*, или *ринхоцелом*, по старой терминологии, действительно может рассматриваться

как вторичная полость тела (*целом*), ибо он выслан сплошным слоем плоского эпителия. Этот же эпителий одевает снаружи и свернутый хоботок, располагающийся в ринхоцеле. При выворачивании хоботка эпителий оказывается на внутренней поверхности его стенки, а узкий трубчатый просвет внутри хоботка является непосредственным продолжением ринхоцеля.

⁵ Приводимая характеристика пищеварительной системы, и в частности передней кишки, содержит противоречия и не всегда соответствует иллюстрирующим этот текст рисункам. Передняя кишка, или «пищевод», как ее часто называют в отечественных руководствах и учебниках, действительно подразделяется на несколько отделов, которые по-разному выражены у представителей разных таксонов. Буквальная полость и глотка далеко не всегда четко обособлены. Отдел, который авторы обозначают то как «желудок», *расположенный за передней кишкой*, то как «железистый желудок» *в составе последней*, часто представляет собой участок передней кишки с сильно складчатыми стенками и высланный эпителием, с которым связано большое количество субэпителиальных одноклеточных желез. В то же время на рис. 11.2, *А* показана только объемистая глотка, которая непосредственно соединяется со средней кишкой. На поперечном срезе, сделанном в области средней кишки (см. рис. 11.2, *А, В*), отмечена *глотка*. Судя по тому, что на этом же срезе изображены гонады, на самом деле это суженный участок срединной кишки между двумя парами соседних кишечных дивертикулов. Чуть далее авторы утверждают, что у вооруженных немертин рот исчезает, а глотка непосредственно открывается в ринходеум. При этом на рис. 11.5, *Б* место соединения пищеварительного канала и ринходеума отмечено как «рот». Здесь же говорится, что сходная картина имеет место у дбеллонемертин, но при этом подчеркивается, что ринходеума у них нет. Действительно, у представителей последнего таксона узкий и относительно длинный ринходеум отсутствует. Вместо него имеется довольно обширный атриум, в который и открываются и просвет свернутого хоботка, и пищеварительная система.

⁶ Название «*имагинальный диск*» обычно используется в литературе, посвященной развитию насекомых с полным превращением (*Holometabola*) (подробнее см. Т. 3, гл. 21). В отечественной литературе замкнутые пузырьки, отделяющиеся от покровов личинки, чаще называются «*имагинальными мешочками*» или «*имагинальными пузырьками*».

⁷ В действительности у немертин дело не ограничивается двумя латеральными сосудами, как это постулируется в настоящем разделе (подробнее см. с. 16). Вопрос о природе циркуляторной системы немертин более дискуссионен, чем это можно себе представить на основании настоящей главы. Авторы вскользь упоминают, что традиционно циркуляторная система немертин рассматривалась как обычная кровеносная система, просвет которой соответствует первичной полости тела (гемоцеллю, или псевдоцеллю, по терминологии, используемой в учебнике; см. гл. 9). Соответственно и выстилку кровеносных сосудов трактовали как эндотелий. Последний, как правило, присутствует не во всех сосудах, а только в наиболее крупных, в первую очередь латеральных.

Подобные взгляды до сих пор разделяются многими зоологами и бытуют в учебной литературе. Да и сами авторы, вначале категорично отстаивавшие целомическую природу циркуляторной системы, в разделе «Филогенез немертин» пишут об этом, скорее, как об одной из возможных гипотез.

Целомическая природа ринхоцеля действительно не должна вызывать особых сомнений. Сложнее дело обстоит с сосудами. Более тонкие сосуды у многих немертин лишены клеточной выстилки и ограничены лишь внеклеточным матриксом. Даже в латеральных сосудах, в зоне расположения циртоцитов протонефридиев клетки выстилки могут полностью отсутствовать (см. с. 17). Это обстоятельство затрудняет безоговорочное признание сосудистой системы немертин производным целома.

⁸ Само по себе возникновение ануса не может рассматриваться как надежная синапоморфия, ибо сквозная пищеварительная система, открывающаяся наружу самостоятельным отверстием, может совершенно независимо возникать даже в пределах одного таксона. Примером могут служить разные представители плоских червей: некоторые турбеллярии (см. Т.1, гл. 10) и трематоды.

⁹ Это наблюдается далеко не всегда. У некоторых немертин, как говорилось ранее, циртоциты протонефридиев отделены от просвета латеральных сосудов лишь тонким слоем внеклеточного матрикса. Однако подобный слой матрикса одевает циртоциты у всех организмов, обладающих протонефридиями, независимо от того, имеется ли у них паренхима или хорошо выраженная полость той или иной природы.