

УДК 595.142.233:592/599

**МОРФОЛОГИЯ, ЭКОЛОГИЯ, СИСТЕМАТИКА  
И ФИЛОГЕНИЯ СЕМЕЙСТВА PROTOMYZOSTOMIDAE  
(MYZOSTOMIDA): ОБЗОР**

*В.Л. Вагин, Ч.М. Нигматуллин*

**Аннотация**

Приведены краткие сведения об истории изучения протомизостомид. Сделан обзор литературных и собственных данных о морфологии, анатомии, паразито-хозяйинных отношениях, экологии и распространении мизостомид семейства *Protomyzostomidae*, включающее четыре вида эндопаразитов офиур. Описаны их филогенетические связи и пути распространения.

Мизостомиды – хорошо очерченная и обособленная группа трохофорных животных, экологически тесно связанная с иглокожими, по крайней мере, с нижнего палеозоя. Благодаря древнему комменсализму и паразитизму, они сохранили ряд примитивных, исходных для Trochozoa черт организации [1], наряду с ярко выраженной специализацией некоторых систем органов. Эти олигомерные черви представляют значительный интерес для филогенетических построений и понимания ранних этапов эволюции трохофорных животных [1–7]. Вместе с тем уровень изученности различных групп мизостомид весьма неравномерен и для большинства из них крайне низок. В первую очередь, последнее относится к представителям отряда Pharingidea. Часть из них ведет эндопаразитический образ жизни со времен формирования мизостомид как таковых и, видимо, благодаря этому «законсервировала» ряд важных примитивных черт организации [1, 4].

Одна из таких групп фарингидных мизостомид – представители семейства *Protomyzostomidae*. Это хорошо морфологически и экологически отграниченная группа, включающая один род *Protomyzostomum* Fedotov, 1912 с четырьмя видами – *P. polynephris* Fedotov, 1912, *P. sagamiense* Okada, 1922, *P. astrocladi* Fedotov, 1925 и *P. cystobium* Nigmatullin, 1970. Все они – эндопаразиты офиур семейства *Gorgonocephalidae* (табл. 1). Первые три вида протомизостомид имеют ряд черт организации, которые ставят их особняком. Это многоветвистый кишечник, лестничный тип нервной системы (у одного вида имеется нервный плексус), многочисленные нефридии и пять пар боковых органов. Данные признаки отсутствуют у всех или подавляющего большинства представителей класса [4, с. 64–65; 8], что остро ставит вопрос о природе этих признаков и, в первую очередь, об их первичности или вторичности в филогенезе мизостомид [4, 5]. Имеющаяся информация о морфологии и анатомии четвертого прими-

тивного вида *Protomyzostomum* [9] позволяет в той или иной степени подойти к решению этих вопросов. Цель данной статьи – обзор имеющихся в литературе сведений о морфологии и экологии протомизостомид и анализ их филогенетических связей в первом приближении.

**История исследований.** Уровень изученности различных видов *Protomyzostomum* крайне неравномерен. основополагающий вклад в познание этой группы мизостомид внес Д.М. Федотов [10–15]. В этих публикациях были описаны род *Protomyzostomum* Fedotov, 1912 и два новых вида: *P. polynephris* Fedotov, 1912 и *P. astrocladi* Fedotov, 1925. Он также детально охарактеризовал морфологию, внутреннее строение и паразито-хозяйинные отношения *P. polynephris*, основываясь на очень большом объеме исследованного материала. В результате этот вид стал одним из наиболее изученных среди мизостомид. Далее Я. Окада [16] по результатам исследования 10 экз. червей довольно поверхностно описал второй вид этого рода – *P. sagamiense*. До настоящего времени это единственная публикация о данном виде. В 1925 г. Д.М. Федотов описал третьего представителя рода – *P. astrocladi*. Это описание было вынужденно кратким и, видимо, не совсем точным, поскольку базировалось лишь на задних половинках тела двух особей плохой сохранности. В описании было отмечено, что параподии сообщаются системой мышц, связанной с брюшным мышечным скоплением. Однако эти структуры были переописаны Г. Егерстеном [4, с. 39–44] в качестве брюшной нервной системы с нервным плексусом, образованным боковыми нервами. Он также значительно расширил представления о строении различных систем органов *P. astrocladi*. Р. Штуммер-Траунсфельс [17] выделил для рода *Protomyzostomum* отдельное семейство. Значительно позже был описан четвертый вид рода – *P. cystobium* [9]. На этом публикации о протомизостомах с описанием оригинальных материалов исчерпываются.

После описания четвертого вида *Protomyzostomum* – *P. cystobium* – имеющийся диагноз семейства [4, 5, 17] неполон, и появилась необходимость в его дополнении и изменении. Семейство Protomyzostomidae Stummer-Traunfels, 1926 входит в состав типа Myzostomida Wagin, 2007, класса Myzostomida Jägersten, 1940 и отряда Pharyngidea Jägersten, 1940.

**Диагноз семейства Protomyzostomidae.** Тело плоское, более вытянутое чем широкое, с выраженной билатеральной симметрией. Передний отдел тела округленный, задний конец также округлен, но у *P. sagamiense* он слегка заострен и у *P. cystobium* – с анальной папиллой. Эпителий тела погруженный, покрыт кутикулой. Цирри отсутствуют. Пять пар боковых органов, их внешняя часть редуцирована, и только у *P. cystobium* она хорошо выражена в виде бугорка. Рот и анус терминальные. Кишечник ветвистый, количество ветвей от 3 пар (*P. cystobium*) до 8–25 пар у остальных видов. Брюшная нервная цепочка вытянута в длину. Имеется окологлоточное нервное кольцо (по крайней мере у *P. polynephris* и *P. cystobium*). Нефридиев от 1 до 3–9 пар. Мужской половой аппарат расположен дорзально от полового целома (у *P. sagamiense* – латеро-вентрально), он повторяет по форме ветвления кишечника. Диффузные фолликулы семенников соединены между собой протоками. Одна пара vasa deferentia и один vesiculum seminalis. Отверстие мужской половой системы между III параподией и сопутствующим боковым органом. Половой целом окружает ветви

кишечника, 2–5 непарных яичников. Функциональные гермафродиты. Длина тела до 31 мм. Эндопаразиты офиур семейства *Gorgonosephalidae*. Населяют бурсальные полости и гонады, а также изолированные цисты на оральной стороне рук и диска. Обнаружены в Баренцовом и Карском морях, море Братьев Лаптевых, Охотском и Беринговом морях и у тихоокеанского побережья Японии. Семейство представлено одним родом *Protomyzostomum* Fedotov, 1912 (диагноз рода совпадает с диагнозом семейства) с 4 видами: *P. polynephris* Fedotov, 1912 (тип рода), населяющий западную часть арктического побережья России: Баренцево и Карское моря [12], море Лаптевых (данные В.Л. Вагина, полученные в экспедиции на э/с «Литке» в 1948 г., см. также [18, с. 15]). Остальные виды обитают на шельфе Северо-Западной Пацифики: *P. sagamiense* Okada, 1922 и *P. astrocladi* Fedotov, 1925 – у тихоокеанского побережья Японии в заливе Сагами, а *P. cystobium* Nigmatullin, 1970 – в Охотском и Беринговом морях.

**Экология.** Представители семейства паразитируют в офиурах семейства *Gorgonosephalidae*. Среди остальных мизостомид известны 4–5 видов рода *Myzostomum* (семейство *Myzostomidae*), найденных на офиурах родов *Ophiocreas*, *Astroceras* и особенно *Ophiacantha* [19, p. 25]. Вполне возможно, что эти находки – артефакты, и мизостомиды, в норме обитающие на морских лилиях, могут попадать на офиур в орудиях лова. Но возможно, что это все же результат освоения *Myzostomum* новых хозяев с формированием комменсальных и эктопаразитических отношений. Тогда эти отношения по всей видимости относительно недавние: морфология *Myzostomum* с офиур сходна с таковой типичных представителей рода, являющихся комменсалами морских лилий.

При обитании на близких видах хозяев среди протомизостомид выделяются две хорошо отграниченные экологические группы [9, 12, 13]. Представители первой (*P. polynephris*, *P. sagamiense* и *P. astrocladi*) паразитируют в бурсальных полостях и гонадах горгоноцефалид (табл. 1). О паразито-хозяйинных отношениях последних двух видов ничего конкретного не известно, за исключением сведений об их локализации в теле хозяев. Весьма подробно эти отношения исследованы для *P. Polynephris* [12, 13]. Уровень зараженности *Gorgonosephalus eucnemis* этой мизостомидой в Кольском заливе в 1911–1915 гг. достигал до 47–50% при интенсивности заражения 1–119 экз. (средняя – 10 экз.). Основное место обитание этих червей – полости бурс, к которым приурочены и гонады.

У горгоноцефалид имеется 10 бурсальных полостей, каждая из них открывается во внешнюю среду широкими щелями. Они отделены друг от друга мезентериями выростов кишечника, но полости бурс сообщаются друг с другом в центре диска, образуя околоротовую бурсальную полость. Бурсы выстланы высоким эпителием. В их полости находятся гонады, которые у созревающих и зрелых офиур заполняют большую часть внутреннего объема диска. Молодые черви, видимо, проникают в хозяев через бурсальные щели. Здесь, достигнув гонад, они питаются высококалорийной пищей: семенниками или яичниками хозяев, образуя в них полости. Поедая гонады, черви вызывают частичную, иногда значительную, кастрацию хозяев. С другой стороны, ответная реакция хозяев выражается в разрастании и значительном уплотнении соединительной ткани гонад с формированием вокруг червей сначала полузамкнутых, а затем

Табл. 1

Сравнительная морфоэкологическая характеристика видов рода *Protomyzostomum*

Характеристики	<i>P. polynephris</i> <sup>1</sup>	<i>P. sagamiense</i> <sup>2</sup>	<i>P. astrocladi</i> <sup>3</sup>	<i>P. cystobium</i> <sup>4</sup>
Форма тела	вытянуто-овальная			
	оба конца тела округлены	на обоих концах тела небольшие возвышения	передний конец округлен, задний слегка заострен	передний конец округлен, на заднем анальная папилла
Параподии	5 пар <sup>5</sup> сильно редуцированных латеро-вентральных <sup>6</sup>			
Боковые органы	5 пар дорзо-латеральных с редуцированной внешней частью			то же, но с выраженной внешней частью
Покровы тела	погруженный эпителий, покрытый кутикулой <sup>6</sup>			
Рот и анус	терминальные			рот – терминально, анус – вентрально
Ветви кишечника	8–13 пар, обычно 10 <sup>6</sup>	до 25 пар, обычно 16–20 <sup>6</sup>	до 18 пар <sup>6</sup>	3 пары <sup>5</sup>
Нервная система	вытянутая, лестничного типа <sup>5</sup>		вытянутый непарный ствол, боковые нервы образуют плексус <sup>6</sup>	вытянутая, лестничного типа <sup>5</sup>
Полость тела	небольшая с многочисленными ветвями, расположенными между ветвями кишечника <sup>5</sup>		относительно большая, ее ветви находятся над ветвями кишечника	обширная с многочисленными ветвями находится между ветвями кишечника <sup>6</sup>
Количество яиц-яичников	2 непарных, иногда 3–5	2 непарных	?	2–5 непарных
Расположение семенников	над целомом	латеро-вентрально	над целомом	над целомом
Тип гермафродитизма	функциональные гермафродиты			
Количество нефридий	3–4, до 9 пар <sup>6</sup>	?	?	1 пара <sup>5</sup>
Хозяин	<i>Gorgonocephalus eucnemis</i> <sup>7</sup>	<i>Gorgonocephalus</i> sp.	<i>Astrocladus coniferus</i>	<i>Gorgonocephalus caryi</i>
Локализация в хозяине	бурсальные полости и гонады			изолированные цисты на диске и руках
Экстенсивность / интенсивность заражения	до 50% / до 119 экз.	?	?	около 8% / до 50 экз.
Местонахождения	Баренцево и Карское моря, море Лаптевых	Тихоокеанское побережье Японии, залив Сагами		Охотское и Берингово моря

<sup>1</sup> – по Fedotov [12, 15]; <sup>2</sup> – по Okada[16]; <sup>3</sup> – по Fedotov [14] и Jägersten[4]; <sup>4</sup> – по Нигматуллину[9]; <sup>5</sup> – примитивное состояние признака, <sup>6</sup> – вторичное состояние признака; <sup>7</sup> – в Карском море хозяином является *Gorgonocephalus agassizi*, но возможно, что это другой вид *Protomyzostomum* [12, с. 170].

замкнутых цист с плотными стенками. Если молодые черви еще могут свободно передвигаться в полостях бурс и толще гонад, то взрослые, как правило, находятся в цистах. Количество червей в одной цисте колебалось от 1 до 5. Среди них были обычны черви длиной 20–25 мм. В цистах черви, по всей видимости, питаются попавшими в них остатками гонад и, главным образом, фагоцитами. Они скапливаются в больших количествах в полости цисты, и местами выстилают ее внутреннюю поверхность. При своих перемещениях в бурсах и толще гонад черви разрушают ткани, нарушая нормальное состояние полостей и органов офиур и их кровеносной системы. Половые продукты протомизостомид, видимо, выходят наружу через бурсальные щели.

Единственный представитель второй группы протомизостомид (*P. cystobium*) обитает в изолированных кожных цистах, которые в виде галлообразных вздутий находятся на оральной стороне рук и, реже, диска *Gorgonocephalus caryi* (Нигматуллин, 1970; наши неопубликованные данные). При массовом обследовании офиур этого вида в 1995–1997 гг. в Беринговом море вдоль побережья Камчатки от 170° в.д. до 178° з.д. цисты протомизостомид у них отсутствовали. Зараженность офиур в 1947 и 1950 гг. в Охотском и Беринговом (у южной оконечности Камчатки) морях была до 8%. На одной особи хозяина находилось до 28 цист. Большая часть цист локализовалась на дихотомах рук I–II порядков. Размеры цист достигали 25 × 15 мм. Полость цисты не имеет связи с внешней средой. Она выстлана высоким, многорядным эпителием, лежащим на хорошо выраженной базальной мембране. Далее находится мощный соединительно-тканый слой, в котором присутствует большое количество правильно ориентированных известковых телец, эластичных волокон и отдельно разбросанных мышечных пучков. Затем идет более тонкий соединительно-тканый слой, богатый лакунами. Снаружи циста покрыта покровным эпителием офиуры. В полости цисты находились или один червь, или, чаще, две особи сходных размеров. Они питаются эпителием, выстилающим полость цисты, и, видимо, фагоцитами. На срезах червей в содержимом их кишечника видны отдельные клетки, напоминающие клетки внутреннего эпителия цисты. В пользу этого говорит и прижизненная красно-розовая окраска кишечника, совпадающая с цветом эпителия цист. В некоторых цистах находились многочисленные зародыши и личинки на различных стадиях развития. Каким образом происходит их выход наружу, не ясно.

Следовательно, среди протомизостомид выделяется два типа эндопаразитизма. В первом случае черви обитают в весьма благоприятных условиях высокой обеспеченности высококалорийной пищей – гонадами хозяев, которые являются одними из самых крупных представителей офиур (диаметр диска до 5–10 см). Это, видимо, во многом и обусловило увеличение размеров тела протомизостомид данной группы (табл. 1) до максимальных для мизостомид. Представитель второй группы обитает в менее благоприятных условиях изолированных цист. По-видимому, отсюда и их средние размеры. Такой своеобразный для рода и мизостомид в целом способ паразитирования, очевидно, более древний. Об этом косвенно свидетельствуют особенности строения *P. cystobium*: большинство его морфологических признаков носит примитивный характер (табл. 1), и он наиболее близок к исходной форме рода [9, 18].

**Морфология и филогенетические связи.** Прежде, чем перейти к сравнительному анализу морфологических признаков протомизостомид, следует кратко описать их состояние у ранней молодежи.

Развитие основных систем органов в раннем постличиночном онтогенезе изучено лишь для *P. polynephris* при длине тела 1–4 мм [15]. У них наблюдается раннее развитие боковых органов. У особей длиной 1–1.6 мм по сравнению с взрослыми червями они гипертрофированно развиты, и каждая пара занимает около 80% объема тела на уровне поперечных срезов через боковые органы. Мощное развитие последних у молодежи, по всей видимости, связано с тем, что их основное функционирование как органов химического чувства связано с поиском постличинками подходящих хозяев. Эпителий тела у самых молодых червей был уже типичный погруженный. Главные ветви средней кишки в онтогенезе появляются рано. У молодежи ветвей длиной 1–1.6 мм – 8–10, они еще короткие и без дополнительных ответвлений. Формирование вторичных и третичных ответвлений кишечника происходит при более крупных размерах. Паренхима заполняет большую часть тела, и у особей длиной более 2 мм она постепенно вытесняется разрастающимися целомической полостью и дивертикулами кишечника. Развитие нефридий происходит по направлению от полости тела к клоаке. Нефридии располагаются не совсем симметрично и развиваются в каждой паре несинхронно. В результате у взрослых червей зачастую ярко выражена асимметрия в расположении нефридиев: на одной стороне тела их может быть 9, а на другой – 3, 4 и 7. Стадия концентрированной брюшной нервной системы, характерной для *Myzostomum*, у ранней молодежи *P. polynephris* отсутствует. Она у них типично лестничного типа, характер которой более выражен, чем у взрослых: продольные стволы расставлены шире, а поперечные комиссуры, соответственно, длиннее [15].

По основным морфологическим и экологическим характеристикам *P. cystobium* отличается от остальных протомизостомид (табл. 1). Это хорошо выраженная анальная папилла, выдающиеся наружу внешние части боковых органов, три пары главных боковых ветвей средней кишки, одна пара нефридиев, стабильно большое количество яичников и обширная целомическая полость. Все это позволяет считать *P. cystobium* наиболее примитивным представителем рода [9].

Наиболее характерный признак этого вида – три пары главных ветвей средней кишки. У других *Protomyzostomum* их количество индивидуально непостоянно и колеблется в пределах 8–25 пар ветвей. Кроме того, у «загадочного» *Stelechopus* вместе с другими аберрантными чертами организации строение средней кишки отлично от других мизостомид: она очень обширна, занимая большую часть тела, и пронизана многочисленными трабекулами [4]. Однако в этом исследовании был использован материал плохой сохранности, и четкого представления о строении средней кишки до сих пор нет. У остальных мизостомид их 1–3 пары [4, 8].

Представления о примитивном строении кишечника мизостомид разнообразны. Д.М. Федотов [12] рассматривал многоветвистый кишечник как состояние примитивное и считал, что дальнейшая эволюция кишечника мизостомид пошла по пути редукции части ветвей. Р. Штуммер-Траунфельс [17], основны-

ваясь на данных об индивидуально неопределенном количестве ветвей кишечника у многоветвистых форм и асимметричности их отхождений, полагал, что это состояние вторичное. Г. Егерстен [4], с одной стороны, поддерживал мнение Д.М. Федотова [12], но исходил из большой вероятности слияния ветвей кишечника, чем их редукции. С другой стороны, более вероятным он считал, что оба типа кишечника развивались из прямой неразветвленной кишки независимо друг от друга. Мы не можем принять последнего: *P. cystobium* с тремя ветвями средней кишки по многим признакам (табл. 1) слишком близки к *Protomyzostomum* с многоветвистым кишечником, чтобы считать так.

С учетом всей совокупности данных более вероятным представляется поэтапное развитие кишечных ветвей из прямой неразветвленной кишки. Сначала у исходных форм мизостомид появилось 3 кишечные ветви (они встречаются почти у всех групп мизостомид). Поскольку размеры взрослых особей подавляющего большинства видов не превышают 5–6 мм (размеры 50% видов не более 3 мм), это количество ветвей кишечника вполне в состоянии обслужить физиологические потребности таких мелких организмов. С формированием у некоторых форм округлого тела или его укорочении с увеличением ширины (как у *Asteromyzostomidae* и *Asteriomyzostomidae*) количество пар ветвей кишечника вторично уменьшается до 1–2 при их многократном ветвлении к краям тела [4, 5, 17].

Трехветвистый кишечник вполне удовлетворяет физиологические потребности и относительно крупных *P. cystobium* при формировании большого количества вторичных и третичных ветвей. Размеры более 15 мм, видимо, оказались предельными для оптимального функционирования трехветвистого кишечника. Переход части предков *Protomyzostomum* в благоприятные условия бурс и гонад крупных горгоноцефалид стал причиной увеличения размеров тела при сохранении его вытянутой червеобразной формы, что повлекло за собой увеличение числа ветвей кишечника. Это вполне вероятно, если учесть, что у мизостомид кишечник, наряду с целомической полостью, выполняет и функции отсутствующих кровеносной и дыхательной систем [5]. Аналогичная корреляция числа кишечных ветвей с размерами тела наблюдается также у полихет и плоских червей [3, 6, 20]. Тем не менее, обращает на себя внимание то, что при размерах тела *P. polynephris* больших, чем у *P. sagamiense* и *P. astrocladi*, количество кишечных ветвей у него меньше (табл. 1). Однако описания двух последних видов основано на исследовании единичных особей (10 и 4 экз. соответственно) и вполне возможно, что выявленные для них размеры не максимальны. С другой стороны, относительно небольшое количество главных кишечных ветвей у *P. polynephris* компенсируется их дальнейшим многократным ветвлением [12].

С этим также хорошо согласуется и наличие большого числа нефридиев у *P. polynephris*. В связи с этим следует отметить, что вопрос о примитивном состоянии этого признака до сих пор не решен. Так, В.А. Догель [21, с. 106–112], обсуждая вопрос об исходном количестве нефридиев у мизостомид и, в частности, у представителей рода *Protomyzostomum*, не смог прийти к определенному заключению, признавая возможными оба варианта – олигомеризации исходно большого количества нефридиев, представленных у изученного тогда *P. polyne-*

*phris* (у двух других *Protomyzostomum* нефридии не описаны), или их полимеризации из исходной одной пары. У всех мизостомид (кроме *P. polynephris*) имеется одна пара нефридиев [4]. Наличие одной пары нефридиев у примитивного представителя протомизостомид *P. cystobium* позволяет с определенностью утверждать о том, что исходное состояние для мизостомид – одна пара нефридиев [9]. Увеличение их количества у *P. polynephris* – результат полимеризации, вызванной, в первую очередь, увеличением размеров тела.

На основании вышеизложенного в первом приближении можно очертить вероятные пути эволюции и филогенетические связи протомизостомид. Их предки перешли к жизни в офиурах, вероятно, еще на ранней стадии эволюции мизостомид. Об этом свидетельствует сохранение хорошо выраженной метамерии эндосоматических органов (псевдометамерии тела) и наличие погруженного кожного эпителия. Расселение предков *Protomyzostomum* в теле хозяев происходило двумя путями. Одни формы приспособились к паразитированию в гонадах, другие – к паразитированию в покровных тканях офиур. Благоприятные условия жизни при большой емкости биотопа в бурсальных полостях и связанных с ними гонад горгоноцефалид обусловили увеличение размеров тела червей. Это привело к увеличению числа ветвей средней кишки и нефридиев (*P. polynephris* и, видимо, *P. sagamiense* и *P. astrocladi*). Жизнь в цистах требовала гораздо меньших изменений в организации, и благодаря этому *P. cystobium* сохранил больше примитивных черт [9].

Вследствие одинаковых условий жизни *P. polynephris*, *P. sagamiense* и *P. astrocladi* близки как по размерам тела взрослых особей, так и по основным морфологическим признакам. *P. cystobium* отличается от них по большинству этих признаков (табл. 1). Однако эту стройную схему нарушают отличия в строении нервной системы. У всех видов она вытянута в длину с многочисленными боковыми главными нервами. У трех видов протомизостомид строение брюшной нервной системы сходно: она лестничного типа с признаками внешней сегментации, что хорошо выражено уже у ранней молодежи [15]. Но у *P. astrocladi* она с одним центральным стволом и многочисленными боковыми главными и вторичными нервными ответвлениями, которые в целом образуют своеобразный нервный плексус. Видимо, центральный ствол образовался за счет слияния двух исходных стволов [4, 5]. Аналогичное слияние продольных стволов брюшной нервной системы отмечено и у эндопаразитического *Mesomyzostomum* [17].

Какова природа этого плексуса, не ясно. Он был описан сначала как часть системы брюшного мышечного скопления [14], а затем уже как мощное брюшное разветвление боковых ветвей нервов, отходящих от центрального продольного ствола [4]. В обоих случаях был использован материал, мало пригодный для гистологических исследований. Если плексус *P. astrocladi* отвечает действительному строению нервной системы этого вида, то в данном случае развитие нервной системы лестничного типа из нервного плексуса вряд ли возможно [6, 22]. Однако окончательное решение вопроса о природе этого предполагаемого нервного плексуса мы оставляем до появления результатов более корректного и детального исследования. Здесь лишь следует уточнить, что если по характеру неупорядоченного ветвления боковых ветвей нервную систему



*P. astrocladi* и можно назвать плексусом, то этот термин в данном случае не соответствует состоянию исходного диффузного нервного плексуса примитивных многоклеточных, то есть плексусному уровню организации нервной системы [22], а состояние ее у *P. astrocladi* явно вторичное от исходной нервной системы лестничного типа.

В данной неопределенной ситуации можно сформулировать две рабочие гипотезы о филогенетических отношениях протомизостомид.

1. Близкими видами являются *P. polynephris*, *P. sagamiense* и, в меньшей степени, *P. cystobium*. Общие признаки этой группы: строение нервной системы и расположение ветвей целома между ветвями кишечника. По строению нервной системы *P. astrocladi* отстоит от них и является отдельной группой. Эти две группы протомизостомид дивергировали раньше, чем сформировался многоветвистый кишечник. В таком случае он формировался у представителей этих групп параллельно благодаря сходству условий существования. Если наличие нервного плексуса – признак вторичный, то его можно объяснить только более древним эндопаразитизмом *P. astrocladi* по сравнению с остальными протомизостомидами.

2. По совокупности основных морфоэкологических признаков (табл. 1) наиболее близки *P. polynephris*, *P. sagamiense* и *P. astrocladi*, причем среди них первый вид наиболее филогенетически продвинутый. *P. cystobium* примитивен и рано отделился от общего ствола протомизостомид. Это, видимо, произошло до увеличения размеров тела и появления многоветвистого кишечника. Далее с освоением одной из групп предков протомизостомид бурсальных полостей сформировались многочисленные ветви кишечника. Это произошло в дальневосточной части современного ареала рода. После этого *Protomyzostomum* с многоветвистым кишечником начали расселяться на север, а затем на запад по Сибирскому мелководью, вплоть до Баренцова моря. И только здесь обитает наиболее филогенетически продвинутый *P. polynephris*, отсутствующий в дальневосточных водах [18].

По нашему мнению, более жизнеспособна вторая гипотеза, она наиболее согласуется с основной массой фактических данных (табл. 1).

Исходя из того, что *P. cystobium* в наибольшей мере сохранил примитивные признаки, можно предположить, что исходная форма *Protomyzostomum* имела удлиненное, билатерально-симметричное тело небольших размеров, пять пар боковых органов и параподий, расположенных по краям тела, три главные ветви средней кишки, одну пару нефридиев и нервную систему лестничного типа с развитым надглоточным кольцом. По-видимому, эти признаки были присущи и предкам всей группы мизостомид. Следовательно, *P. cystobium* имеет важное значение как связующее звено между основной массой мизостомид с малым количеством ветвей кишечника и многоветвистыми *Protomyzostomum*.

Выражаем сердечную признательность А.В. Иванову (Зоологический институт АН СССР), В.А. Свешникову (Московский государственный университет) и Н.А. Порфирьевой (Казанский государственный университет) за обсуждение основных положений сообщения и критические замечания.

### Summary

*V.L. Wagin, Ch.M. Nigmatullin.* Morphology, ecology, systematics and phylogeny of the family Protomyzostomidae (Myzostomida): an overview.

The history of protomyzostomid' investigations is briefly described. There is made comparative analysis of literature and own data on morphology, anatomy, parasite-host relations, ecology and distribution of Protomyzostomidae, that included four species – endoparasites of Ophiurida. On basis of this analysis there are described protomyzostomid's phylogenetic relations and ways of historic migrations.

### Литература

1. Вагин В.Л. О положении мизостомид среди трохофорных животных // Вопросы эволюционной морфологии животных. – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1979. – С. 124–135.
2. Федотов Д.М. Специализация и деградации мизостомид в связи с их образом жизни // Сборник в честь 80-летия Н.В. Насонова. – М.: Изд-во АН СССР, 1937. – С. 49–82.
3. Федотов Д.М. Эволюция и филогения беспозвоночных животных. – М.: Наука, 1966. – 404 с.
4. 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.
5. Prenant M. Classe des Myzostomida // Traite de Zoologie. – Paris: Masson et Cie Éditeurs, 1959. – Т. 5. – P. 714–784.
6. Беклемишев В.Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных: в 2 т. Т. 1. Проморфолия. – М.: Наука, 1964. – 432 с.; Т. 2. Органология. – М.: Наука, 1964. – 446 с.
7. Беклемишев К.В. Зоология беспозвоночных. – М.: Моск. ун-та, 1979. – 188 с.
8. Вагин В.Л. *Asteromyzostomum* n. gen. – новый представитель класса мизостомид (Annelides) // Тр. ленинградск. о-ва естествоиспытателей. – 1954. – Т. 72, Вып. 4. – С. 16–37.
9. Нигматуллин Ч.М. *Protomyzostomum cystobium* n.sp. из цист на руках и диске *Gorgonocephalus caryi* Луман // Вопросы эволюционной морфологии и биогеографии. – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1970. – С. 50–66.
10. Fedotov D.M. *Protomyzostomum polynephris*, eine neue Myzostomidenart // Zool. Anz. – 1912. – Bd. 39, H. 21–22. – S. 649–653.
11. Fedotov D.M. Die Anatomie von *Protomyzostomum polynephris* Fedotov // Zeit. Wiss. Zool. – 1914. – Bd. 109. – S. 631–691.
12. Федотов Д.М. *Protomyzostomum polynephris* Fedotov и его отношение к *Gorgonocephalus eucnemis* M. & Tr. – Петроград: Первая женская типография, 1915. – 240 с.
13. Федотов Д.М. Паразитизм *Protomyzostomum* в *Gorgonocephalus eucnemis* M. & Tr. // Зоол. вестн. – 1916. – Т. I. – С. 161–218.
14. Fedotov D.M. Über eine neue Art von *Protomyzostomum* (*P. astrocladi* n. sp.) aus *Astrocladus* // Zool. Anz. – 1925. – Bd. 73. – S. 183–194.
15. Fedotov D.M. Beiträge zur Kenntnis der morphologie der Myzostomiden // Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere. – 1929. – Bd. 15, H. 1–2. – S. 156–191.
16. Okada Y. On a new *Protomyzostomum* (*P. sagamiense*, sp. nov.) from the ovary of *Gorgonocephalus* // Annotationes Zool. Jap. – 1922. – V. 10. P. 165–169.

17. *Stummer-Traunfels R.* Myzostomida // Kuckethal W., Krumbach Th. (eds). Handbuch der Zoologie. – 1926. – Bd. 3. – S. 132–210.
18. *Вагин В.Л.* Очерки по филогенетической биогеографии. I. О связи филогении и географического распространения животных // Вопросы эволюционной морфологии и биогеографии. – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1970. – С. 3–22.
19. *Mortensen T.* Ophiuroidea // The Danish Ingolf-Expedition. – 1933. – V. 4, Part. 8. – P. 1–121.
20. *Иванов А.В., Мамкаев Ю.В.* Ресничные черви. Их происхождение и эволюция. – Л.: Наука, 1973. – 221 с.
21. *Догель В.А.* Олимеризация гомологичных органов как один из главных путей эволюции животных. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1954. – 368 с.
22. *Богута К.К., Бубко О.В., Евдонин Л.А., Миничев Ю.С.* Нервная система низших беспозвоночных // Свободноживущие и паразитические беспозвоночные: Морфология, биология, эволюция. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1983. – С. 214–234.

Поступила в редакцию  
24.07.07

---

**Вагин Владимир Львович** (1907–1984 гг.) – доктор биологических наук, профессор, заведующий кафедрой зоологии беспозвоночных Казанского государственного университета (1957–1977 гг.).

**Нигматуллин Чингиз Мухаметович** – старший научный сотрудник, Атлантический научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (Атлант-НИРО), г. Калининград.

E-mail: [squid@atlant.baltnet.ru](mailto:squid@atlant.baltnet.ru)