

Цефалоринхи — новый тип животного царства

В. В. Малахов, А. В. Адрианов

Профессор... показывал мне фотографии одолегов. Эти последние двигаются незнакомым в других местах способом, выворачивая при каждом шаге свое тело наизнанку.

С.Лем. «Звездные дневники Ийона Тихого. Путешествие двадцать шестое»



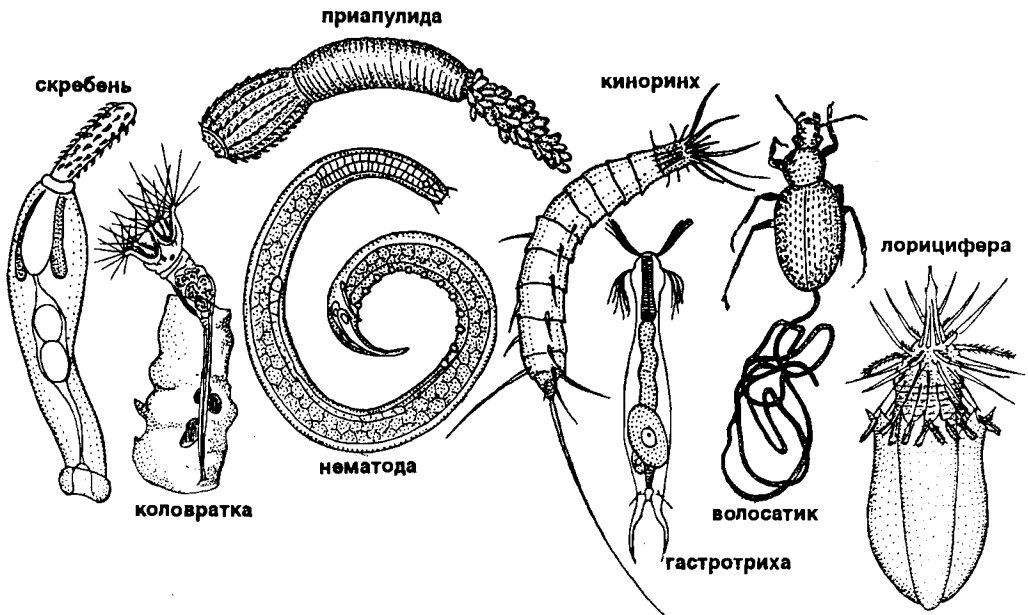
Владимир Васильевич Малахов, доктор биологических наук, профессор кафедры зоологии беспозвоночных биологического факультета Московского государственного университета им. М.В.Ломоносова. Соросовский профессор. Автор семи монографий, в том числе: «Нематоды: строение, развитие, система и филогения» (М., 1986); «Загадочные группы морских беспозвоночных» (М., 1990); «Эмбриональное развитие двусторчатых моллюсков» (в соавторстве с Л.А.Медведевой; М., 1991). Область научных интересов — сравнительная анатомия и эмбриология беспозвоночных.



Андрей Владимирович Адрианов, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник Института биологии моря Дальневосточного отделения РАН. Монографии (в соавторстве с В.В.Малаховым): «Киноринхи: строение, развитие, филогения и система» (М., 1994); «Головохоботные (Cephalorhyncha) — новый тип животного царства» (М., 1995); «Прианулиды (Priapulida): строение, развитие, филогения и система» (М., 1995). Занимается систематикой и морфологией морских беспозвоночных.

СОЗДАТЕЛЬ научной систематики организмов К.Линней в 10-м издании «Системы природы», вышедшем в 1758 г., установил шесть классов животных: млекопитающие,

птицы, амфибии, рыбы, насекомые и черви. В последний класс он включил инфузорий, полипов, моллюсков и других животных, т.е. всех, кто не вошел ни в один другой класс. По мере развития зоологии система усложнялась, но еще долгое время в



Представители различных групп первичнополостных червей. На рисунке показан волосатик, выходящий из тела жука. Масштаб не соблюден.

Здесь и далее рисунки, кроме специально оговоренных, выполнены авторами.

зоологических руководства существовал класс, а затем тип червей, включавший разнообразных свободноживущих и паразитических организмов. Немецкий зоолог Х.Пагенштехер в вышедшей в 1875 г. «Общей зоологии» писал, что черви стали группой, в которую помещают все, что не нашло себе места в зоологической системе. 120 лет развития зоологии не прошли даром, и в современных руководствах тип червей отсутствует. Но от той зоологической «свалки», которую когда-то он собой представлял, сохранился остаток — тип первичнополостных червей (*Aschelminthes*).

В него включают очень разнообразные группы свободноживущих и паразитических организмов: нематод, волосатиков, гастротрих, коловраток, скребней, киноринхов, припулид. Общий признак этих животных — промежутки между органами, запол-

ненные жидкостью, т.е. первичная полость тела. Признак этот, если можно так выразиться, — «негативный», поскольку означает не наличие какого-либо характерного органа, а отсутствие органов. Кроме того, исследования тонкого строения различных организмов этого типа, проведенные в последние годы с использованием электронного микроскопа, показали, что и так называемая первичная полость тела устроена у них неодинаково. Все это означает, что первичнополостные черви — не естественная, т.е. связанная общим происхождением группа видов, а искусственное собрание неродственных друг другу организмов. Об этом уже давно догадывались зоологи. Так, известные американские специалисты Б.Читвуд и М.Читвуд в 1950 г. в фундаментальном руководстве, посвященном нематодам — самой многочисленной группе типа, — писали, что «концепция первичнополостных червей не принимается и никогда не принималась сравнительными анатомами, хотя, судя по всему, она вошла в зоологическую литературу»¹.

1. Chitwood B. & Chitwood M. Introduction to nematology. Baltimore (Maryland), 1950.

Не случайно поэтому многие зоологи пытались вычлениить внутри первичнополостных червей действительно родственные группы организмов. Еще в 1907 г. русский зоолог А.А.Щепотьев высказал мысль о возможном родстве киноринхов и волосатиков, личинки которых имеют хоботок, сходный с таковым взрослых киноринхов. Идея о близком родстве хоботковых первичнополостных червей не раз высказывалась на протяжении XX в., но только в 1980 г. один из авторов статьи (В.В.Малахов) объединил классы приапид, киноринхов и волосатиков в новый тип животного царства — цефалоринхов² (*Cephalorhyncha*: от *cephalon* — голова, *rhynchos* — рыло, хобот). Один из возможных эквивалентов на русском языке — головохоботные. Позднее в этот тип на правах класса были включены и лорициферы³.

ПЛАН СТРОЕНИЯ ЦЕФАЛОРИНХОВ

Еще со времен Ж.Кювье каждый новый тип животного царства выделяется по наличию особого, свойственного только этому типу, плана строения (взаимного расположения органов относительно осей и плоскостей симметрии и друг относительно друга). В чем же состоит особый план строения цефалоринхов?

Тело головохоботных червей подразделяется на два отдела — хобот и туловище. Хобот в свою очередь состоит из трех подотделов: ротового конуса, несущего направленные вперед придатки (стилеты или зубы); средней части, которая вооружена обращенными назад, похожими на шипы образованиями — скалидами; и шейную область. У современ-

ных цефалоринхов хобот благодаря скалидам представляет собой и локомоторный, и чувствительный орган. При каждом двигательном акте хобот выворачивается, при этом скалиды цепляются за субстрат, после чего задняя часть тела подтягивается к передней, а сам хобот вворачивается внутрь тела. За счет чувствительных клеток, которые имеются в скалидах, организм способен улавливать механические и химические раздражения. На вершине ротового конуса открывается рот, ведущий в сквозной кишечник. Расположение придатков ротового конуса подчиняется радиальной симметрии.

Единство цефалоринхов подчеркивается общим планом строения нервной системы, который считается важнейшей характеристикой типового ранга. У всех головохоботных червей она представлена окологлоточным нервным кольцом, залегающим обязательно в хоботном отделе, в основании ротового конуса, и брюшным нервным стволом.

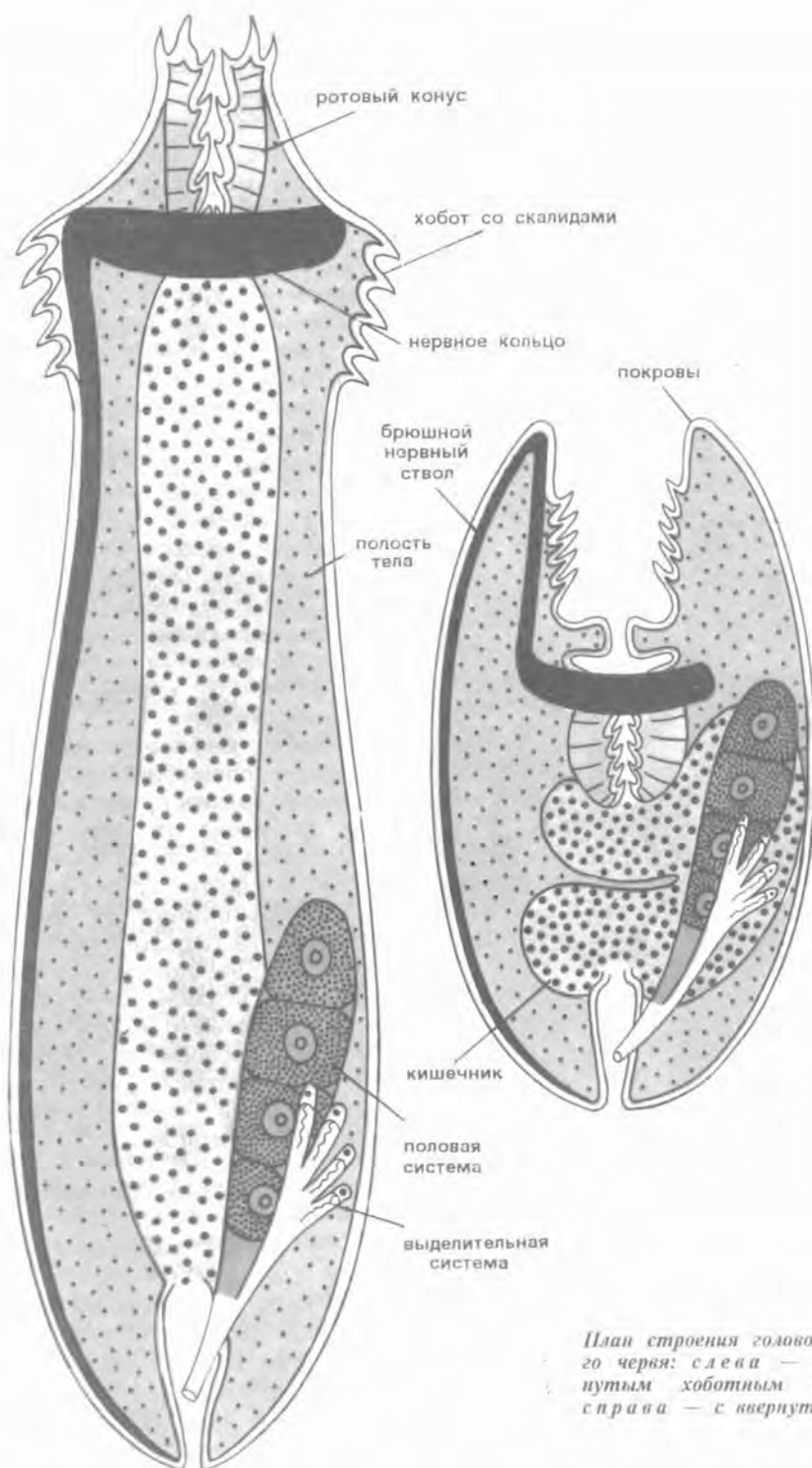
Хобот цефалоринхов, как упоминалось, — специфический орган, свойственный только представителям этого типа. Он резко отличается от выворачивающихся и выдвигающихся образований в других группах животного царства (например, от прикрепительного хоботка паразитических первичнополостных червей — скребней) тем, что несет в себе центральный орган нервной системы — кольцевой мозг и комплекс основных органов чувств вместе с ротовым отверстием. Хобот цефалоринхов — это выворачивающаяся наизнанку голова.

ИСКОПАЕМЫЕ ЦЕФАЛОРИНХИ

В 1911 г. американский палеонтолог Ч.Уолкотт обнаружил на юго-западе Канады в пластах среднекембрийского возраста (около 530 млн лет) множество хорошо сохранившихся остатков древних ископаемых организмов. Среди них оказались и червеобразные формы, которые вели роющий образ жизни. По внешнему виду они

² Малахов В.В. *Cephalorhyncha* — новый тип животного царства, объединяющий *Priapulida*, *Kinorhyncha*, *Gordiacea*, и системы первичнополостных червей // Зоол. журн. 1980. Т.59. № 4. С.485—499.

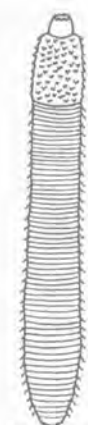
³ Адрианов А.В., Малахов В.В., Юшин В.В. Лорициферы — новый класс беспозвоночных животных // Биология моря. 1989. № 2. С.70—72.



Кембрийские головохоботные черви (по Conway Morris S., 1977). Примеры в натуральный размер.



анкалагон



фиелдия



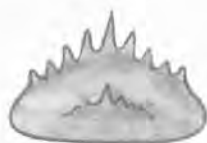
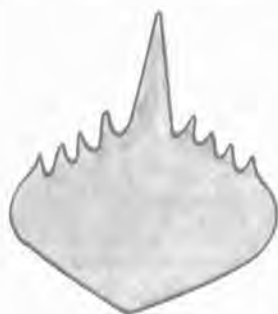
луизелла



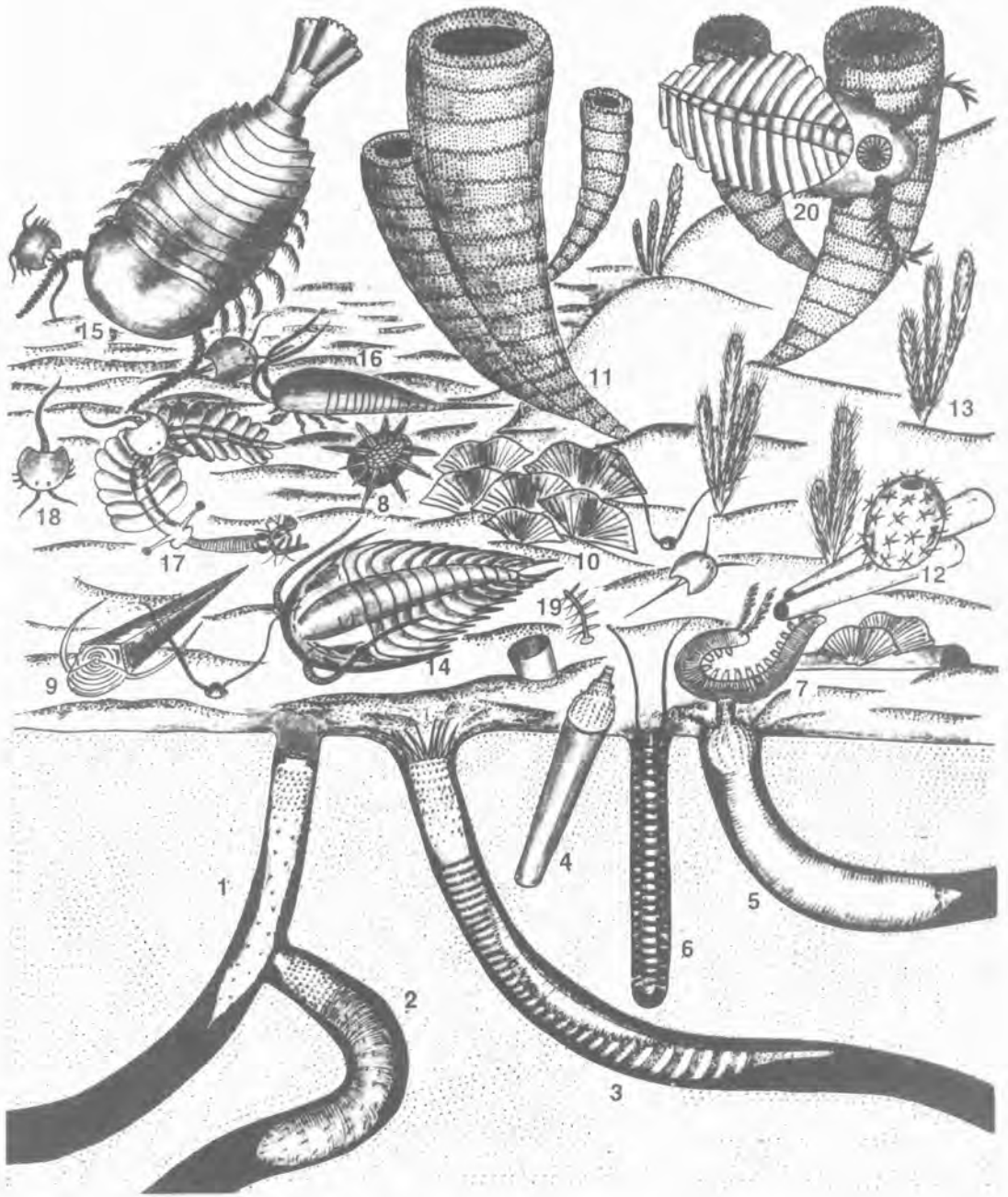
селкиркия



оттойа



Зубы кембрийских (верхний ряд) и современных припудид (по Conway Morris S., 1977).



Различные беспозвоночные в биоценозе кембрийского мелководья: 1 — фиелдия, 2 — анкалагон, нападающий на фиелдию, 3 — лузелла, 4 — селкиркия, 5 — оттойя, 6 — многощетинковый червь *Burgessochaeta*, 7 — онихофора *Aysheia*, 8 — примитивный моллюск *Wiwaxia*, 9 — представитель загадочной группы организмов — хиолитов, 10 — плеченогие, 11 — зубкоподобные организмы — археоциаты, 12, 13 — губки, 14 — трилобит *Olenoides*, 15–20 — загадочные кембрийские членистоногие (15 — *Sydneyia*, 16 — *Emeraldella*, 17 — *Opabinia*, 18 — *Burgessia*, 19 — *Hallucigenia*, 20 — *Anomalocaris*).

несколько напоминали современных приапулид, а потому переисследовавший эти находки английский палеонтолог С.Конвей-Моррис в 1977 г. отнес их к группе археприапулид⁴. В действительности среди ископаемых форм были как организмы, близкородственные современным приапулидам, так и животные, представлявшие собой самостоятельные группы внутри типа цефалоринхов.

Самые примитивные цефалоринхи — это среднекембрийские Фиелдия (*Fieldia*) и анкалагон (*Ancalagon*). На цилиндрическом теле они имели многочисленные придатки, рассеянные без особой правильности. Передний конец тела был обособлен, не мог вворачиваться весь, а только передний его участок, гомологичный ротовому конусу. Фиелдия питалась, заглатывая обогащенный органическими остатками грунт, которым и заполнен ее кишечник в отпечатках. Анкалагон был хищником: об этом свидетельствуют мощные крючковидные зубы на ротовом конусе и сильнее, чем у фиелдии, дифференцированные придатки на теле.

Одновременно с фиелдией и анкалагоном в среднем кембрии существовали и настоящие цефалоринхи, способные полностью вворачивать хоботный отдел. Его придатки располагались упорядоченно — кругами или рядами. К числу таких форм принадлежала, например, луизелла (*Louisella*) — крупный, около 20 см, роющий червь. Отпечатки разных экземпляров луизеллы демонстрируют разные степени ввернутости хобота, а на тех, где он полностью вывернут, можно видеть длинный ротовой конус с многочисленными и дифференцированными придатками.

Уже в среднем кембрии были и настоящие приапулиды. Это такие организмы, как оттойя (*Ottoia*) и селкиркия (*Selkirkia*). Они обладали хорошо дифференцированным и спо-

собным вворачиваться хоботным отделом, придатки которого расположены правильными рядами и подчиняются радиальной симметрии. В отпечатках хорошо видна система мышц, втягивающих хобот и расположенных так же, как у современных приапулид. У оттойи и селкирхии есть один признак, который не оставляет сомнений в том, что эти организмы принадлежат к приапулидам. У всех современных приапулид зубы ротового конуса представляют собой гребенчатые пластинки. Точно так же устроены прекрасно сохранившиеся зубы оттойи и селкирхии. Оба организма были грунтоедцами: оттойя активно перемещалась в толще грунта, а селкиркия строила вокруг себя кожистые трубки для его улавливания.

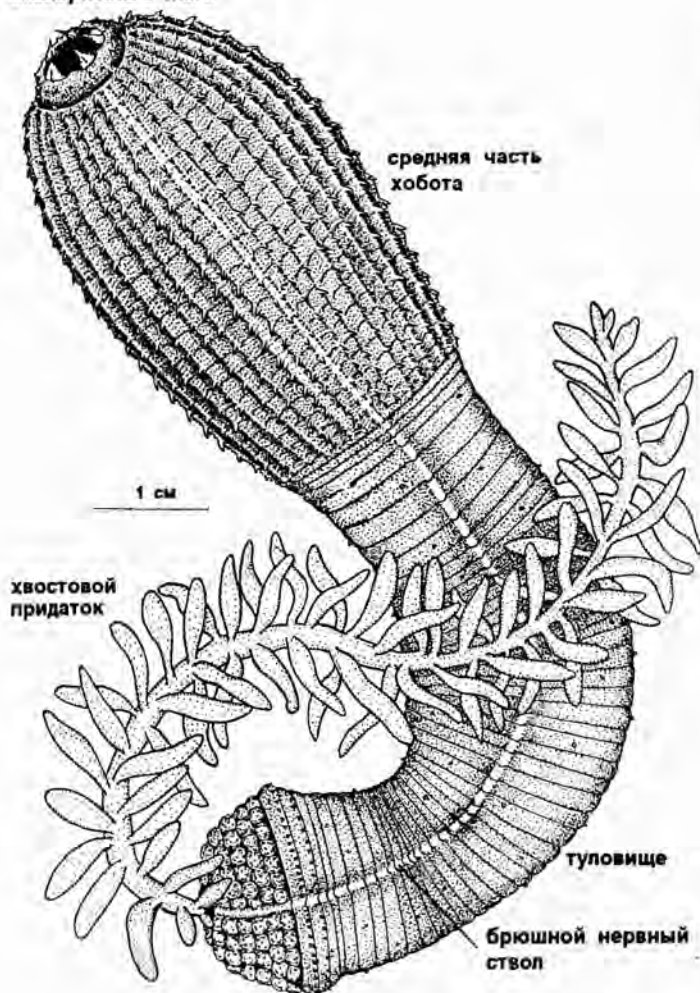
Кембрийские цефалоринхи были весьма многочисленны и играли главную роль в биологическом перемешивании грунтов на мелководьях морей. Прodelывая ходы в грунтовой толще и пропуская частицы через кишечник, они создавали структуру грунта, пригодную для жизни других животных.

СОВРЕМЕННЫЕ ПРИАПУЛИДЫ

Ныне — это относительно немногочисленная по количеству видов группа морских организмов. Впервые приапулиды (*Priapulida*) были описаны еще в XVIII в. и получили свое название от античного бога Приапа, сына Вакха и Венеры, олицетворявшего производительную силу природы. Древние греки с наивным бесстыдством изображали его в виде мужского полового члена (в древнем Риме это слово уже служило ругательством: Калигула, например, обзывал Приапом трибуна преторианцев Кассия Херею, который впоследствии и убил жестокого и развратного римского императора). По-видимому, усмотрев в одном из видов морских червей сходство с этим предметом (или с его античными изображениями), натуралисты XVIII в. назвали

⁴ Conway-Morris S. Fossil priapulid worms // Spec. Pap. Paleontol. 1977. V.20. P.1—101.

околоротовое поле

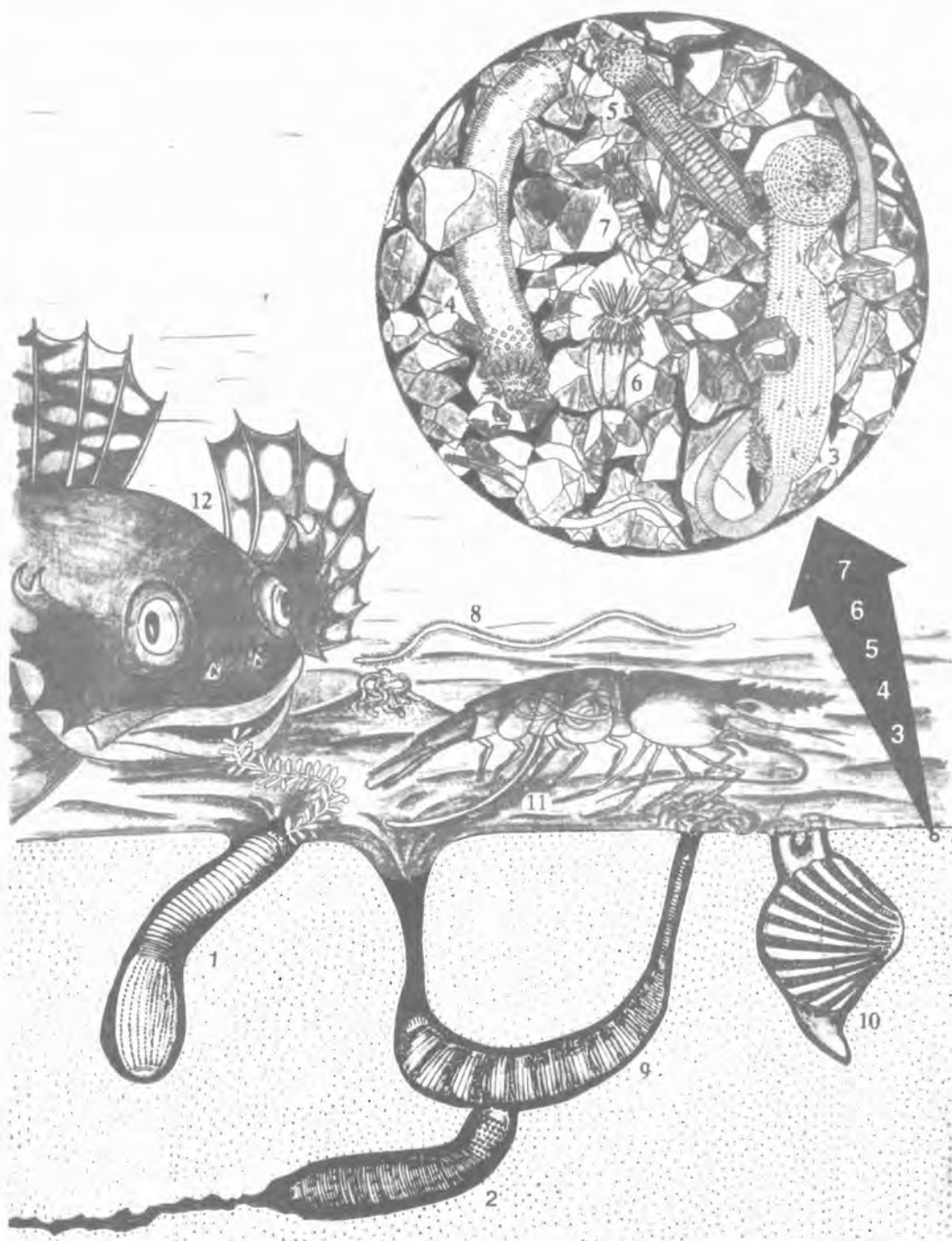


Самый известный представитель припулид *Priapulus caudatus*. Околоротовое поле — это гомолог ротового коноуса, средняя часть хобота вооружена скалидами.

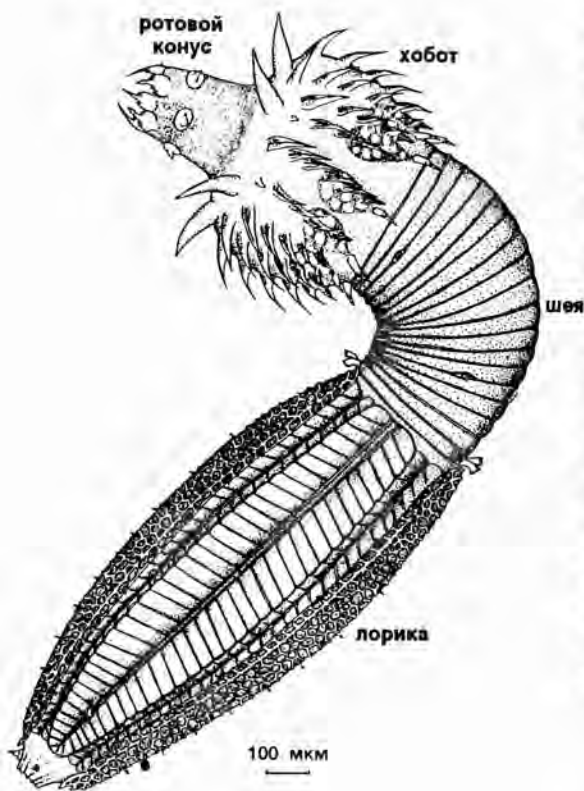
животное *Priapus humanis* (переводить на русский было бы совсем нескромно), а знаменитый биолог Ж.-Б. Ламарк добавил к родовому названию уменьшительный суффикс — так и получилось сохранившееся до настоящего времени название типового рода — *Priapulus*.

Его представителей, например *Priapulus caudatus* и другую близкую форму — *Halicryptus spunulosus*, — легко встретить на мелководьях российских северных морей. Эти относительно крупные животные (до 10—15 см) ведут роющий образ жизни, передвигаясь в толще грунта весьма

характерным способом. За счет сокращения кольцевой мускулатуры в стенке тела припулиды перекачивают жидкость в его передний конец, заставляя выворачиваться хоботный отдел, который с силой пробивает ход в грунте и закоривается в нем с помощью направленных назад скалид. Затем припулиды подтягивают задний конец тела к хоботному отделу за счет сокращения продольной мускулатуры и вворачивают хобот внутрь с помощью особых мышц-ретракторов. Новый «шаг» опять начинается с выворачивания хобота. Локомоция припулид сопровождается



Головохоборные черви в биоценозе современного морского медузоводья: 1 — припулюс, 2 — халикриптус, 3, 4 — карликовые припулюды (3 — *Tubiluchus*, 4 — *Meiopriapulus*), 5 — личинка припулюса, 6 — лорицифера (*Nanalaricus*), 7 — киоринх (*Echinoderes*), 8 — морской волосатик *Нестопета*, 9 — многощетинковый червь — пескожил (*Arenicola*), 10 — двустворчатый моллюск — сердцевидка (*Cardium*), 11 — креветка *Pandalus*, из которой выходит морской волосатик, 12 — костистая рыба — бычок (*Alcichtyx*).



Личинка припулиды *Halicryptus*.

значительными колебаниями давления в полости тела, поэтому такой способ движения называется гидравлическим.

Припулюс питается, заглатывая обогащенные органическим веществом порции грунта, но может быть трупоедом или хищником. Халикриптус — это специализированный хищник, нападающий на живущих в грунте многощетинковых червей или на других припулюид.

Долгое время науке были известны только четыре вида крупных припулюид. В последние два десятилетия список видов сильно расширился за счет ранее неизвестных мелких форм, размеры которых не превышают 1—2 мм. По числу видов сейчас они значительно превосходят крупных припулюид. Да и по строению оказались весьма разнообраз-

ными. Есть среди них и активно перемещающиеся формы, и сидячие, живущие в трубках. Эти последние очень похожи на кембрийскую сидячую припулюиду — селкиркию. Находки новых мелких животных продолжают, и есть надежда, что именно за счет них общий список видов этого класса сильно увеличится в ближайшие годы.

Очень интересны личинки припулюид. Они отличаются от взрослых форм жестким панцирем, одевающим туловище и состоящим из нескольких продольных пластинок. Зоологи называют его лорикой (от латинского *lorica*, обозначавшего нагрудные кожаные латы римских легионеров). По мере роста личинки линяют несколько раз, сбрасывая старую лорику и заменяя ее новой, более просторной. Достигнув размера в 1—2 мм, они теряют лорику навсегда, и их покровы становятся мягкими и эластичными.

ЛОРИЦИФЕРЫ

Первая публикация с описанием лорицифер (*Loricifera*) появилась в 1983 г., но история открытия этих животных начинается с 1974 г. Тогда среди мелких морских животных, собранных членами экспедиции американского исследовательского судна «Истворд», прошедшего вдоль атлантического побережья США, был найден единственный экземпляр неизвестного до этого организма. Систематическое положение его установить тогда не удалось. Годом позже датский зоолог Р.Кристенсен нашел несколько экземпляров тех же загадочных организмов в пробе грунта, взятой на глубине 20 м неподалеку от старинного замка Эльсинор. К сожалению, при попытке приготовить препараты все найденные экземпляры разрушились. И только в 1982 г. Кристенсен обнаружил в пробе грунта, собранной вблизи морской биологической станции в Роскофе (Франция), достаточное число экземпляров этих животных, чтобы сделать описание первого вида новой группы

организмов⁵. Он назвал их лорициферы (от латинских *lorica* — нагрудные латы, *ferre* — нести). К настоящему времени известно 11 видов лорицифер, а в коллекциях уже имеются и ждут своего описания в научной литературе еще примерно 70 видов. Все они — морские организмы, особенно многочисленные на больших глубинах Мирового океана. Самый глубоководный представитель лорицифер найден на глубине более 6 тыс. м.

Лорициферы — самые мелкие представители головохоботных: длина взрослых форм не превышает 1 мм. Тело лорицифер, как и других цефалоринхов, подразделяется на хобот и туловище, заключенное в пластинчатый панцирь — лорику. В хоботном отделе выделяется ротовой конус, а средняя часть несет несколько кругов разнообразных по строению скалид. Организация лорицифер вполне отвечает плану строения головохоботных. В то же время как по внешнему, так и по внутреннему строению они очень похожи на личинок приапулид, отличаясь от последних только развитой половой системой. Возможно, лорициферы — потомки древних приапулид, личинки которых стали способны достигать половозрелости, сохраняя лорику и не дорастая до размеров взрослых форм. Подобное явление известно в животном царстве и называется неотенией. Некоторые авторы даже не считают возможным рассматривать лорицифер как самостоятельный класс, помещая их в качестве неотенического отряда в класс приапулид.

Биология лорицифер пока слабо изучена. Иногда их находят на теле мелких ракообразных, из чего делается вывод, что лорициферы — хищники, прокалывающие покровы и высасывающие соки жертвы. Глотка лори-

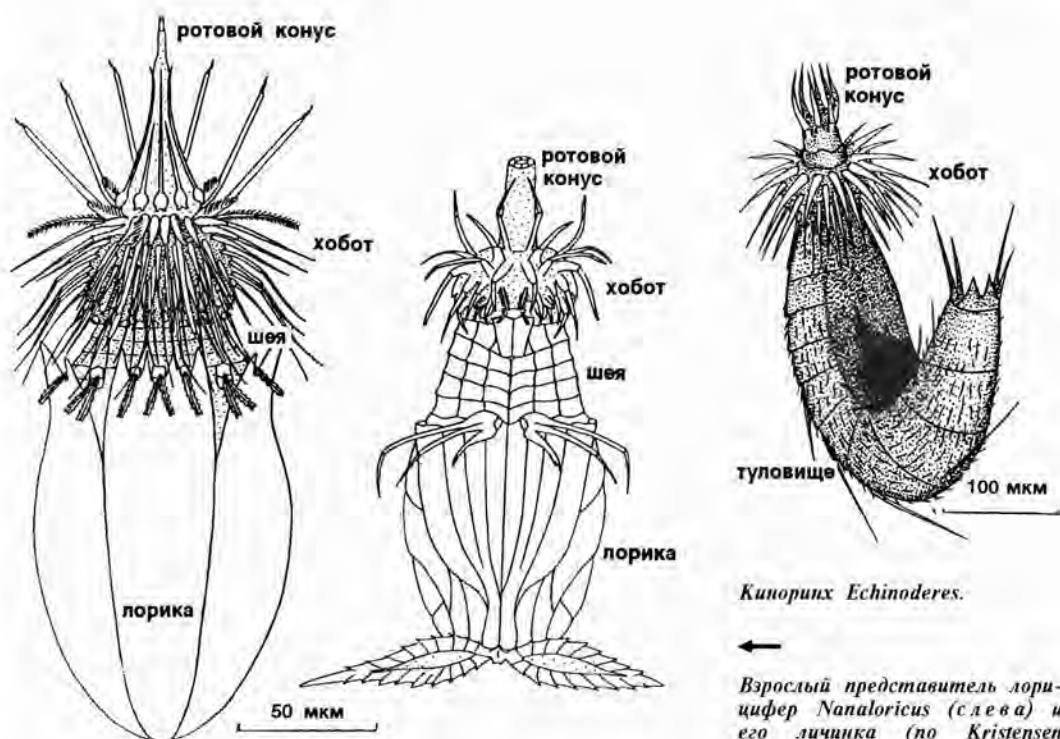
цифер представляет собой мышечный насос, а ротовой конус вооружен острыми стилетами. Такой способ питания очень близок к паразитированию на поверхности хозяина, т.е. к эктопаразитизму. Возможно, некоторые лорициферы — временные эктопаразиты других беспозвоночных.

КИНОРИНХИ

Эти животные были открыты около 150 лет назад, и зоологи, впервые описавшие их, считали, что имеют дело с ракообразными или личинками насекомых, потому что туловище киноринхов (*Kinorhyncha*) «разбито» на отдельные членики. Лишь позднее стало ясно, что киноринхи — это особая группа беспозвоночных, близкая к приапулидам и волосатикам. Название «киноринхи» было предложено одесским зоологом В.В.Рейнхардом и происходит от *kinema* — движение, *rhynchos* — рыло или хобот. Как и другие головохоботные, киноринхи передвигаются, выворачивая и вворачивая хоботный отдел, несущий несколько кругов длинных и тонких скалид. Туловище киноринхов заковано в прочный панцирь, который сохраняет гибкость только благодаря тому, что состоит из отдельных члеников.

Киноринхи — исключительно морские организмы. Длина их тела не превышает 1 мм, а диаметр так мал, что позволяет им передвигаться в узких капиллярных пространствах между частицами грунта. Длинными придатками ротового конуса киноринхи собирают одноклеточные водоросли и бактерии. Численность киноринхов достигает до 10 тыс./м², и они играют важную роль в экологии морских сообществ. Однако степень изученности этих организмов очень невелика. В настоящее время описано около 10 видов таких животных, что, по мнению специалистов, составляет не более 20—30% от общего числа видов киноринхов, населяющих моря нашей планеты.

⁵ Kristensen R.M. Loricifera — a new phylum with Aschelminthes characters from meiobenthos // Z. Zool. Syst. Evol. 1983. V.21. P.163—180.



Киноринх Echinoderes.

←
 Взрослый представитель лорцифер *Nematoloricus* (слева) и его личинка (по Kristensen R.M., 1983).

ВОЛОСАТИКИ

Это — единственная группа головохоботных, хорошо знакомая не только специалистам-биологам. В реках и ручьях нередко можно встретить тонких желто-коричневых червей длиной 10—20 см, энергично плывущих в толще воды или свивающихся в запутанные клубки на дне. Их называют «живым волосом» или «конским волосом», основываясь на суеверии, что они могут вбуравливаться в кожу человека. В действительности эти черви совершенно безвредны, поскольку вообще не питаются, а единственная их задача — встретить особь противоположного пола и отложить яйца, после чего волосатики погибают.

Внешне они совершенно не похожи на других цефалоринхов. Цилиндрическое в сечении тонкое нитевидное тело волосатиков (*Nematomorpha*; от *nematos* — нить и *morpha* —

форма) не расчленено на хобот и туловище, двигаются они, змеевидно изгибаясь. Самый распространенный род волосатиков — гордиус (*Gordius*), название которого происходит от имени мифического царя Фригии, связавшего сложным узлом ярмо и дышло повозки, помещенной в одном из храмов столицы этой страны. Согласно преданию, тот, кто развяжет этот узел, получит господство над миром. Александр Македонский, как известно, не стал возиться с развязыванием гордиевого узла, а просто разрубил его мечом. Линней, предложивший это название еще в 1776 г., по-видимому, вспомнил о сложном гордиевом узле, наблюдая клубки, которые волосатики образуют при спаривании.

Плавающие в воде самцы волосатиков активно разыскивают самок, причем интересуются только девственницами, умея отличать их от тех, кого успели оплодотворить другие



tinoderes.

представитель лорицифер (слева) и (по Kristensen)

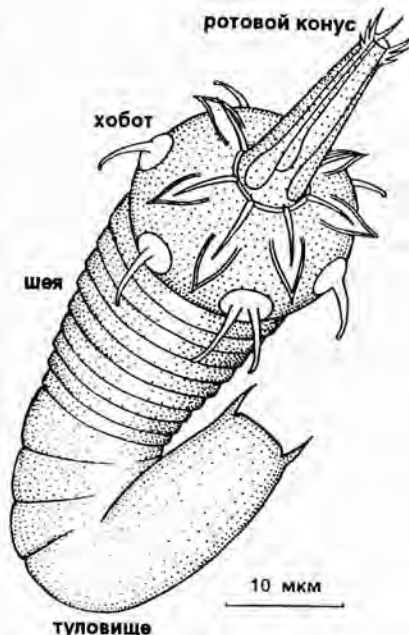
на хобот и
ни, змеевидно
пространенный
диус (*Gordius*),
происходит от
царя Фригии,
влом ядро и
нной в одном
этой страны.
кто развяжет
исподство над
едонский, как
путься с развя-
вала, а просто
нней, предло-
ще в 1776 г.,
о сложном
юдая клубки,
образуют при

самцы воло-
живают самок,
только девств-
ть их от тех,
орить другие

самцы. После копуляции самки откладывают огромное число яиц (до 6 млн), из которых выходят очень мелкие личинки (меньше 0.1 мм). Их внешнее и внутреннее строение в точности соответствует плану строения цефалоринха. Личинка движется, вворачивая и выворачивая хоботный отдел, снабженный тремя кругами скалид и длинным ротовым конусом. Именно им личинка прокалывает тонкие участки покровов водных членистоногих и проникает в полость их тела. Впрочем, личинку некоторых видов могут просто проглатывать насекомые. Тогда она попадает в полость тела, прободая стенку кишечника.

Развитие волосатиков обычно происходит со сменой хозяев. Сначала личинка проникает в тело водной личинки какого-нибудь насекомого (например, поденки или некровососущего комара — хирономиды), которая затем превращается во взрослую форму, живущую уже вне водоема. Хищные насекомые (например, жуки) пожирают зараженных собратьев, несущих в теле личинок волосатиков. Теперь в организме второго хозяина растет и развивается личинка волосатика, постепенно превращаясь в крупного червя, совершенно не похожего на цефалоринха. Самые длинные волосатики могут достигать полутора метров (правда, при толщине около 1 мм), и очевидно, что такой паразит полностью истощает хозяина.

Но как волосатику снова попасть в воду? Ослабевших насекомых смывают дождевые потоки, и волосатики появляются в водоемах после дождя. Есть данные, что у зараженного насекомого меняется поведение: жуки неудержимо стремятся в воду, падают в ближайший ручей или реку, покровы их лопаются, и из них выходит длинный червь, а от хозяина остается почти пустая оболочка. Как ни удивительно на первый взгляд такое влияние паразита на поведение хозяина, в нем нет ничего необычного. Ведь и вирус гриппа заставляет человека менять свое поведение: чихать и



Личинка волосатика *Gordius*.

кашлять в самых неподходящих местах, и тем самым распространять инфекцию.

Волосатики, таким образом, единственная группа цефалоринхов, которая проникла в пресные воды и вместе с хозяевами вышла на сушу. Но самые примитивные представители этого класса живут в море и паразитируют в организме морских ракообразных. По-видимому, волосатики — потомки древних хищных цефалоринхов, которые прокалывали покровы жертвы и высасывали их соки, как это делают современные лорициферы. Затем они перешли к наружному паразитизму, а потом — и к внутреннему. Паразитизм всегда накладывает очень сильный отпечаток на всю организацию паразита. Не удивительно поэтому, что взрослые волосатики совершенно не похожи на своих свободноживущих головохоботных предков.

ЭВОЛЮЦИЯ ЦЕФАЛОРИНХОВ

Предковые формы головохоботных, вероятно, были относительно крупными животными (до нескольких

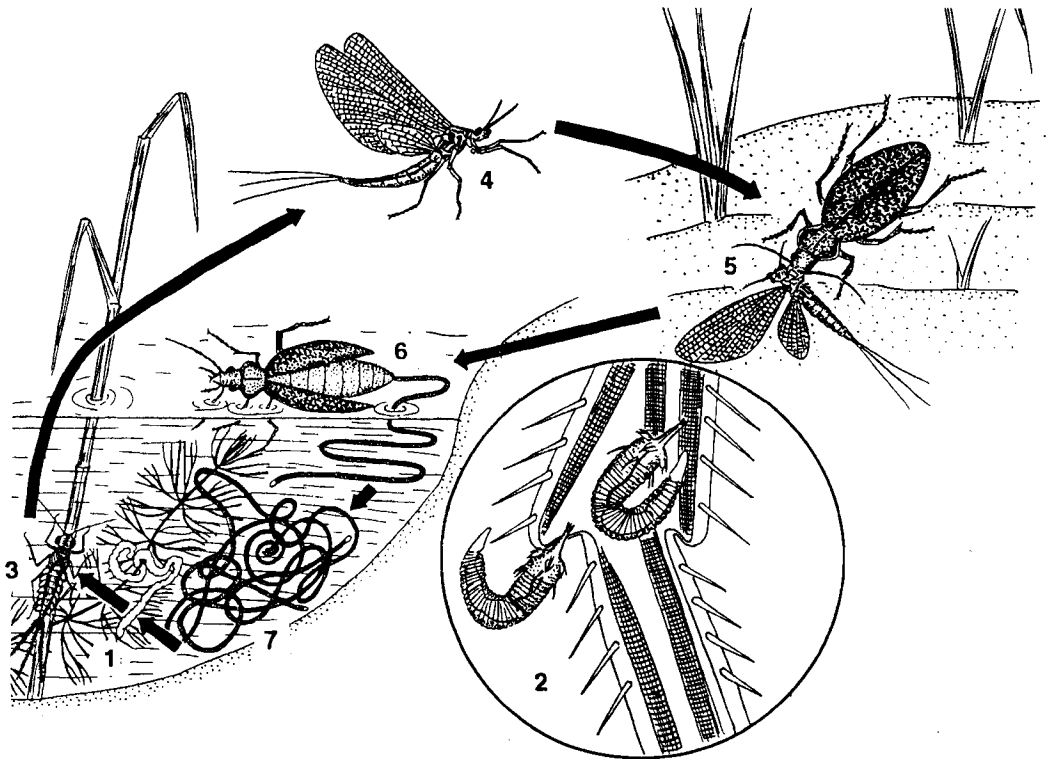


Схема жизненного цикла пресноводных волосатиков. 1 — кладка волосатиков на водных растениях, 2 — проникновение личинок в организм промежуточного хозяина, 3 — промежуточный хозяин (водная личинка насекомых), 4 — имаго промежуточного хозяина, 5 — заражение окончательного хозяина, 6 — выход волосатика из погибающего промежуточного хозяина, 7 — копуляция волосатиков.

сантиметров) с мешковидно-червеобразным, цилиндрическим в сечении телом. Мягкие эластичные покровы по всей его поверхности несли нерегулярно расположенные однотипные придатки в виде конических папилл (от *papilla* — сосок). Передний конец тела еще не обладал способностью полностью вворачиваться внутрь тела, за исключением, может быть, переднего участка, соответствующего короткому ротовому конусу. Эти предковые формы обладали полным кожно-мускульным мешком и обширной полостью тела. Способ движения таких животных был гидравлическим

— за счет перекачивания жидкости из задних участков тела вперед, передняя часть закоривалась в грунте благодаря использованию конических папилл (одновременно являвшихся сенсорными органами), а затем подтягивалась к передней. Предки цефалоринхов были морскими организмами, по типу питания — грунтоедомы, заглатывающими обогащенные органическим веществом порции грунта.

К этому прототипу очень близки кембрийские головохоботные фиелдия и анкалагон, хоботный отдел которых, хотя и обособлен морфологически, но, за исключением короткого ротового конуса, не способен вворачиваться внутрь полностью.

В ходе дальнейшей эволюции таких форм придатки концентрировались на переднем конце тела, который приобрел способность вворачиваться. Эта особенность обеспечила специфичный и высокоэффективный способ передвижения в грунте. Рото-

вой конус увеличился в размерах, его придатки, как и придатки хоботного отдела, упорядочились и расположились правильными кругами или рядами.

Появившиеся уже в кембрии настоящие приапулиды обрели гребенчатые зубы, эффективные как для сбора обогащенного органическими веществами грунта, так и схватывания добычи. Среди современных представителей этого класса есть и грунтоеды, и хищники. Приапулиды демонстрируют одно из направлений эволюции головохоботных червей — миниатюризацию, которая с них и началась. Мелкие формы, как упоминалось, известны уже среди приапулид. Но особых успехов достигли в этом киноринхи и лорициферы. Животным,

обитающим между подвижными песчинками морского грунта, понадобился жесткий кутикулярный панцирь, который защищал бы тело от истирания. У киноринхов он состоит из метамерных колец, а защитный панцирь лорицифер скорее всего унаследован от лорики личинок приапулид.

Личинки волосатиков воспроизводят в своем развитии организацию древних и, вероятно, тоже очень мелких предков, которые нападали на крупных членистоногих, прокалывая их покровы. Переход к паразитизму коренным образом изменил их облик и анатомию, и сейчас — это наиболее удаленная от прототипа группа головохоботных червей, выворачивающих свою голову наизнанку.

несколько напоминали современных приапулид, а потому переисследовавший эти находки английский палеонтолог С.Конвей-Моррис в 1977 г. отнес их к группе археприапулид⁴. В действительности среди ископаемых форм были как организмы, близкородственные современным приапулидам, так и животные, представлявшие собой самостоятельные группы внутри типа цефалоринхов.

Самые примитивные цефалоринхи — это среднекембрийские фиелдия (*Fieldia*) и анкалагон (*Ancalagon*). На цилиндрическом теле они имели многочисленные придатки, рассеянные без особой правильности. Передний конец тела был обособлен, не мог вворачиваться весь, а только передний его участок, гомологичный ротовому конусу. Фиелдия питалась, заглатывая обогащенный органическими остатками грунт, которым и заполнен ее кишечник в отпечатках. Анкалагон был хищником: об этом свидетельствуют мощные крючковидные зубы на ротовом конусе и сильнее, чем у фиелдии, дифференцированные придатки на теле.

Одновременно с фиелдией и анкалагоном в среднем кембрии существовали и настоящие цефалоринхи, способные полностью вворачивать хоботный отдел. Его придатки располагались упорядоченно — кругами или рядами. К числу таких форм принадлежала, например, луизелла (*Louisella*) — крупный, около 20 см, роющий червь. Отпечатки разных экземпляров луизеллы демонстрируют разные степени ввернутости хобота, а на тех, где он полностью вывернут, можно видеть длинный ротовой конус с многочисленными и дифференцированными придатками.

Уже в среднем кембрии были и настоящие приапулиды. Это такие организмы, как оттойя (*Ottoia*) и селкиркия (*Selkirkia*). Они обладали хорошо дифференцированным и спо-

собным вворачиваться хоботным отделом, придатки которого расположены правильными рядами и подчиняются радиальной симметрии. В отпечатках хорошо видна система мышц, втягивающих хобот и расположенных так же, как у современных приапулид. У оттойи и селкирхии есть один признак, который не оставляет сомнений в том, что эти организмы принадлежат к приапулидам. У всех современных приапулид зубы ротового конуса представляют собой гребенчатые пластинки. Точно так же устроены прекрасные сохранившиеся зубы оттойи и селкирхии. Оба организма были грунтоедцами: оттойя активно перемещалась в толще грунта, а селкиркия строила вокруг себя кожистые трубки для его улавливания.

Кембрийские цефалоринхи были весьма многочисленны и играли главную роль в биологическом перемешивании грунтов на мелководьях морей. Прodelывая ходы в грунтовой толще и пропуская частицы через кишечник, они создавали структуру грунта, пригодную для жизни других животных.

СОВРЕМЕННЫЕ ПРИАПУЛИДЫ

Ныне — это относительно многочисленная по количеству видов группа морских организмов. Впервые приапулиды (*Priapulida*) были описаны еще в XVIII в. и получили свое название от античного бога Приапа, сына Ваखा и Венеры, олицетворявшего производительную силу природы. Древние греки с наивным бесстыдством изображали его в виде мужского полового члена (в древнем Риме это слово уже служило ругательством: Калигула, например, обзывал Приапом трибуна преторианцев Кассия Херею, который впоследствии и убил жестокого и развратного римского императора). По-видимому, усмотрев в одном из видов морских червей сходство с этим предметом (или с его античными изображениями), натуралисты XVIII в. назвали

⁴ Conway-Morris S. Fossil priapulid worms // Spec. Pap. Paleontol. 1977. V.20. P.1—101.