

О саккоглоссусе, зоологах и перевернутых хордовых

О.В.Ежова,

кандидат биологических наук,

научный сотрудник кафедры зоологии беспозвоночных им. М.В. Ломоносова

В.В.Малахов, член-корреспондент РАН,

заведующий той же кафедрой, руководитель лаборатории биологии морских беспозвоночных Дальневосточного федерального университета

В начале 1880-х годов профессор Императорского Санкт-Петербургского университета Н.П.Вагнер, работая на основанной им Соловецкой биологической станции, исследовал фауну Белого моря и обнаружил небольших червеобразных животных ярко-оранжевого цвета, источающих слабый аптечный запах. Вагнер описал этих животных как новый вид — баляногloss Мерезжковского (*Balanoglossus mereschkowskii*), назвав его в честь К.С.Мерезжковского — выдающегося российского биолога, антрополога и философа, участвовавшего вместе с Вагнером в Беломорской экспедиции 1876 г. [1, 2]. Позднее один из его учеников — известный зоолог В.М.Шимкевич — ввел в науку новый род *Saccoglossus*, в состав которого и был перенесен описанный Вагнером вид. Таким образом, современное имя героя нашей статьи — саккоглоссус Мерезжковского (*S.mereschkowskii*) — хранит память о трех выдающихся личностях российской науки.

Чем же привлек внимание зоологов этот вроде бы непримечательный червячок?

Загадки полухордовых

Кишечнодышащие относятся к типу полухордовых (Hemichordata) — одной из самых загадочных и горячо обсуждаемых групп многоклеточных животных. Связана такая популярность с тем, что еще в конце XIX в., когда открывали первых представителей этого типа, в их строении была обнаружена опорная структура, сильно напоминавшая зоологам хорду. Этот орган — один из самых главных отличительных признаков типа хордовых (Chordata), к которым принадлежат все высшие позвоночные животные, в том числе и человек. Шутка ли — обнаружить живую промежуточную ступень между беспозвоночными и позвоночными?!

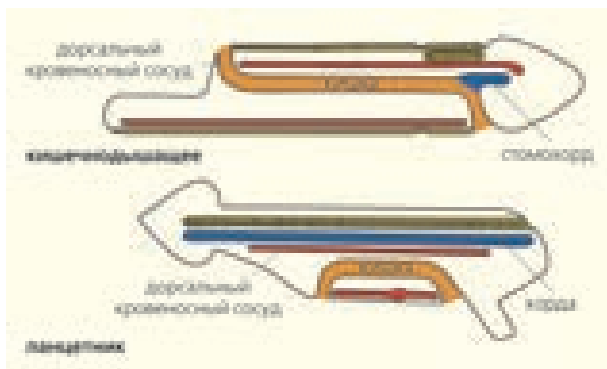
Таинственную структуру полухордовых сочли гомологом опорной струны низших хордовых — нотохорда (от греч. νωτον — спина и χορδή —



Беломорский кишечнодышащий — саккоглоссус Мерезжковского.

Фото А.А.Семенова

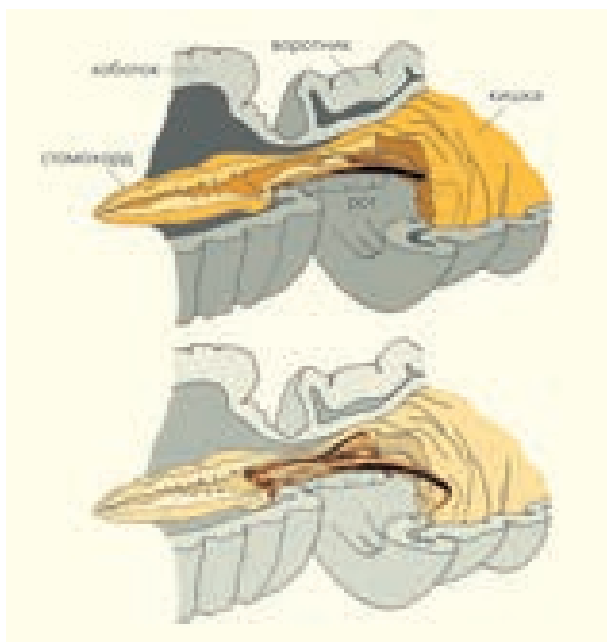
струна). И все же это была не совсем хорда: у настоящих хордовых она располагается над кишкой и кровеносным сосудом, а у полухордовых эта структура находится между ними, да и, по мнению И.В.Шпенгеля и других зоологов [3], больше похожа на преоральный вырост (дивертикул) передней части кишки. А.Виллей предложил именовать его стомохордом (от греч. ζτομα — отверстие, рот и χορδή) [4]. Это название до сих пор широко используется в научной и учебной литературе, хотя Л.Г.Хайман считала, что правильнее было бы использовать термин не «стомохорд», а «буккальный дивертикул», поскольку корень «хорд» подразумевает некую твердую структуру, каковым этот вырост не является [5].



Расположение опорных структур относительно кровеносных сосудов и кишечной трубки у полухордовых (кишечнодышащего) и хордовых (ланцетника).

В середине XX в. высказывались предположения, что стомохорд — это гомолог аденогипофиза или нервной трубки позвоночных, но Г.Э.Невелл предложил считать преоральный вырост кишечника уникальной структурой полухордовых, которая в ходе эволюции больше не возникала ни в одной группе животных [6].

Страсти вроде бы улеглись, однако вскоре зоологи обратили внимание на еще одну структуру некоторых полухордовых, связывающую их с хордовыми, — укрепленные хрящеподобными перегородками жаберные щели. Открыл их еще в 1866 г. А.О.Ковалевский у баяноглосса (*B.clavigerus*), относящегося к полухордовым. Ведут эти щели непосредственно в кишечную трубку, поэтому К.Гегенбаур в 1870 г. предложил назвать таких



Опорные структуры хоботка саккоглоссуса: стомохорд и укрепляющая хрящеподобная «вилочка» (внизу, темная).

животных Enteropneusta (от греч. *εντερο* — кишка и *πνευμονασ* — легкое), или кишечнодышащими.

Вопросы родства Enteropneusta и Chordata и того, какие органы одних гомологичны органам других, до сих пор вызывают живой интерес зоологов. Как же в целом организованы кишечнодышащие животные?

Крохотная живая система прокачки воды

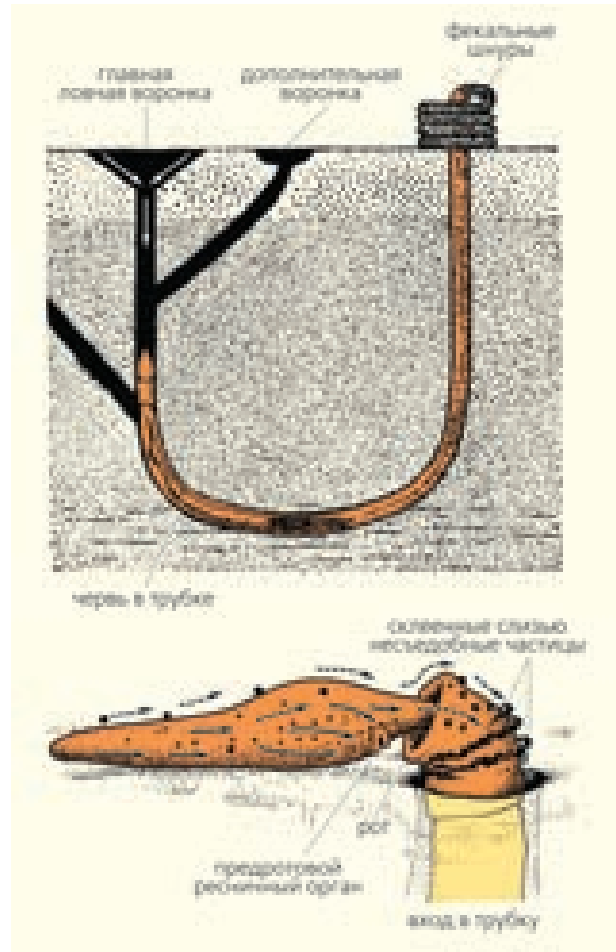
Все кишечнодышащие — это червеобразные организмы, тело которых густо покрыто ресничками и состоит из трех отделов, соответствующих отделам целома (от греч. *κοιλωμα* — углубление, полость): мускулистого, плотного хоботка (протоцеля), короткого воротника (мезоцеля) и длинного, мягкого туловища (метацеля). В передней части туловища, слева и справа, располагается по одному ряду жаберных щелей, которых может быть от нескольких штук до двухсот и более.

Обитают эти животные в морях, в донных субстратах, роют там оформленные норки или просто закапываются в грунт и питаются органическими осадками. Сидя в норке, они либо ждут, когда туда нападает осадок, содержащий питательные вещества, либо высовывают хоботок и собирают вокруг детрит, который склеивают слизью в своеобразные шнуры и направляют ко рту с помощью многочисленных ресничек, покрывающих хоботок.

Рот кишечнодышащих — простая щель на брюшной (вентральной) стороне тела между хоботком и воротником — ведет в глотку, которая продолжается в кишку, уходящую в туловище и заканчивающуюся анальным отверстием. Э.В.Найт-Джонс предполагал, что рот открывается благодаря радиальным мышцам, а закрывается с помощью сфинктера [7]. На самом деле все гораздо проще: рот открыт, когда мышцы хоботка расслаблены, и закрывается, когда они сокращаются и хоботок прижимается к воротнику.

В самой передней части туловища, сразу за воротником, находятся щели, открывающиеся в кишку. Расположены они между жаберными перегородками, которые напоминают два ряда зубьев расчески, обращенных друг к другу и вставленных один в другой. Каждая перегородка состоит из скелетного элемента (утолщения коллагенсодержащего вещества между базальными пластинками эпителия) и сидящих на нем эпителиальных клеток, снабженных многочисленными жгутиками. Иными словами, жаберные перегородки — это просто пальчатовидные выросты пищеварительного эпителия кишки (гастродермиса).

Лакуны между базальными пластинками эпителия заполнены кровью. Попавшая в рот вода прогоняется через жаберные щели, обогащая кровь кислородом, а заодно забирая и унося выделенные из крови продукты обмена. Транспорт кислорода из воды в кровь и вывод продуктов обмена из



Фотографии среды обитания *S.mereschkowskii* (слева сверху видны его норки в песчаном грунте Белого моря, внизу — вынутое из норки животное и фекальные шнуры; фото А.Э.Жадан) и схема питания кишечноресничных (справа сверху — *Balanoglossus clavigerus* [5], внизу — *Saccoglossus* sp. [8]). Сплошными стрелками показан путь съедобных частиц, прерывистыми — несъедобных.

крови в воду происходит через своеобразный фильтр — базальную пластинку эпителия. Таким образом, жабры кишечноресничных выполняют не только дыхательную, но и выделительную функцию. Однако главный выделительный орган этих животных — гломерулюс, который представлен густой сетью кровеносных сосудов, толстым валиком окружающей стомохорд. Кровь в сосуды поступает из сердца, лежащего на спинной (дорсальной) стороне стомохорда. По сути, сердце кишечноресничных — это продолжение спинного кровеносного сосуда, который проходит «дорсальнее» стомохорда, а это означает, что стомохорд полухордовых не гомологичен хорде.

Напомним, кровеносные сосуды — это лакуны между двумя базальными пластинками соседних эпителиев, а сердце — крупная лакуна между гастро-дермисом стомохорда и целотелием перикарда. Сосуды гломерулюса залегают в складках между целотелием перикарда и эпителием, выстилающим целом хоботка. Базальные пластинки, между кото-

рыми проходит кровеносная сеть гломерулюса, усажены специализированными клетками — подоцитами. Это тоже жгутиковые эпителиальные клетки, но у них есть специфическая особенность — многочисленные базальные отростки, переплетающиеся между собой и оплетающие кровеносные сосуды. Жидкость из кровеносных сосудов гломерулюса продавливается через базальные пластинки, преобразуясь в так называемую первичную мочу, которая затем проходит в узких промежутках между отростками подоцитов. В это время происходит обратное всасывание — вещества, просочившиеся через базальные пластинки, но необходимые организму, возвращаются в клетки гломерулюса. В итоге в хоботковый целом попадает обедненная жидкость. Остатки полезных веществ всасываются мышечными клетками хоботка, и получающаяся вторичная моча выводится из организма через отверстие хоботкового целомодукта.

Целомодукт (от греч. κοιλωμα и лат. ductus — отвод, канал) хоботка, выполняющий выделительную функцию, не образует никакого извитого ка-

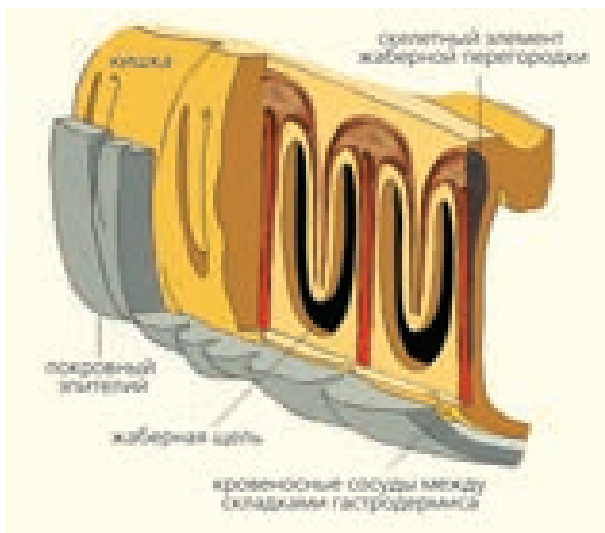


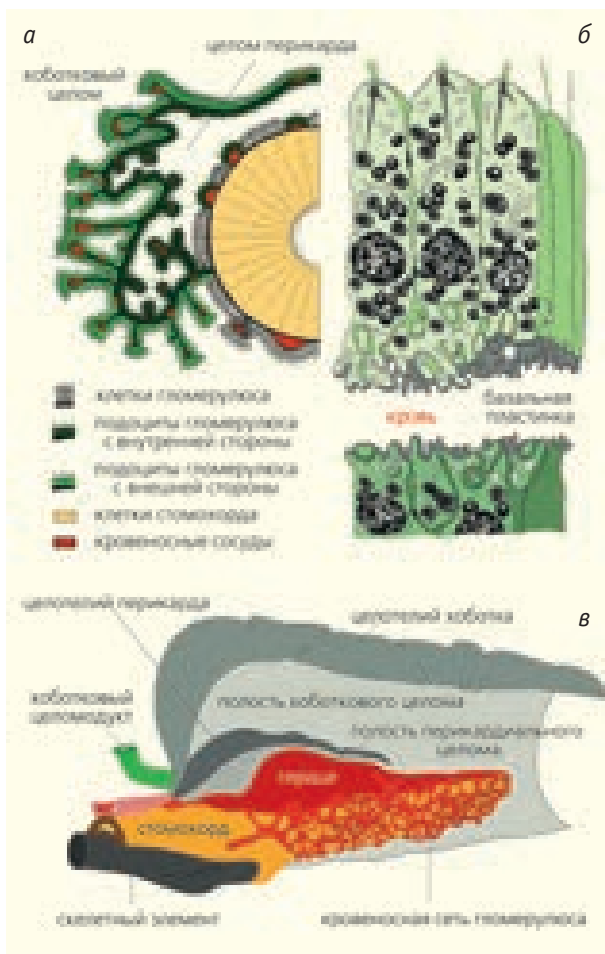
Схема строения стенки тела саккоглоссуса с жаберными щелями и жаберными перегородками.

нальца, как у других животных — кольчатых червей, моллюсков, ракообразных и т.д. У большинства кишечнодышащих это — очень короткая трубочка, открывающаяся из хоботкового целома во внешнюю среду. Такое строение подтверждает, что всасывание веществ из первичной мочи происходит не в целомодукте, а раньше — в хоботковом целоме и в подоцитах гломерулюса.

Таким образом, кишечнодышащие существуют благодаря простому прокачиванию морской воды через свой организм.

Почти без чувств

Все тело кишечнодышащих животных покрыто однослойным столбчатым ресничным эпителием, причем гуще всего реснички расположены на вентральной стороне хоботка непосредственно перед ртом — в области поперечного желобка. Возможно, сам желобок или его густые реснички слу-



Гломерулюс и выделительный аппарат саккоглоссуса: а — схема поперечного среза через гломерулюс; б — подоциты; в — схема устройства выделительного аппарата в хоботке [9].

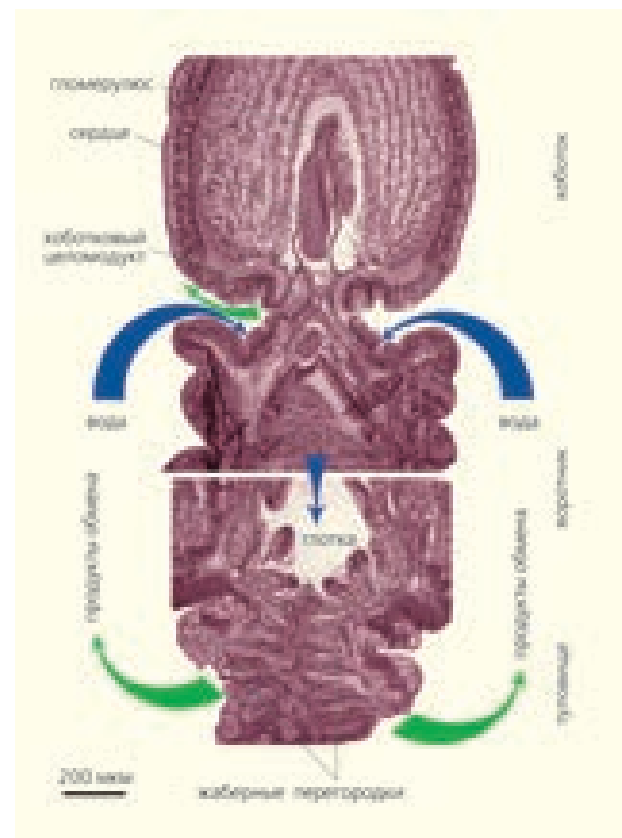


Схема прокачивания воды и вывода продуктов обмена веществ через организм саккоглоссуса. Вода, обогащенная собранным детритом, поступает в рот и глотку, при этом оставляет органические вещества в кишечной трубке, выходит наружу через жаберные щели туловища, отдавая в кровь кислород и забирая продукты обмена. Излишки жидкости из крови выводятся гломерулюсом в хоботковый целом и выбрасываются наружу через хоботковый целомодукт.

жат для хеморецепции [5]. В любом случае это единственное образование, считающееся органом чувства, и больше никаких других нет!

Зато непосредственно между базальными участками столбчатых клеток эпителия залегает мощное сплетение нервных волокон, в некоторых областях достигающее половины толщины всего эпидермиса. Животное целиком заключено в толстый чехол из нервных волокон (плексус), покрытый сверху клетками покровного эпителия, и, похоже, ни в каких органах чувств не нуждается!

Слабое нервное сплетение присутствует и в базальной части гастродермиса. В коротком воротнике кишечнодышащих расположено единственное нервное образование, не относящееся к «внутрикожному» (интраэпидермальному) нервному сплетению, — нервная трубка. Она даже считалась гомологом нервной трубки хордовых. Можно предположить, что воротниковая нервная трубка координирует деятельность мускулистого хоботка

(отвечающего за сбор пищи), сердца и гломерулюса (центральных органов кровообращения и выделения), хоботкового целомодукта (выводящего из организма избытки жидкости) и ресничного органа (единственного органа чувств), а также жаберных щелей (органов дыхания).

Эпителиальный сверток

В просвете нервной трубки есть жгутики, доказывающие, что это — эпителиальное образование. Покровные ткани и кишечная трубка также сформированы однослойным столбчатым ресничным эпителием, как и направленный в хоботок вырост кишечника — стомохорд.

Между кишечной трубкой и покровным эпителием (тоже образующим своеобразную трубку, поскольку животное — червеобразное) находятся целомические полости, также выстланные однослойным жгутиковым эпителием. В хоботке это непарный протоцель, а в воротнике и туловище, соответственно, — парные мезоцели и метацели. Имеется еще одна целомическая полость — перикардиальный целом, который тоже располагается в хоботке и покрывает сердце. Также традиционно выделяют парные перигемальные целомы в воротнике, но это — просто передние выросты метацели.

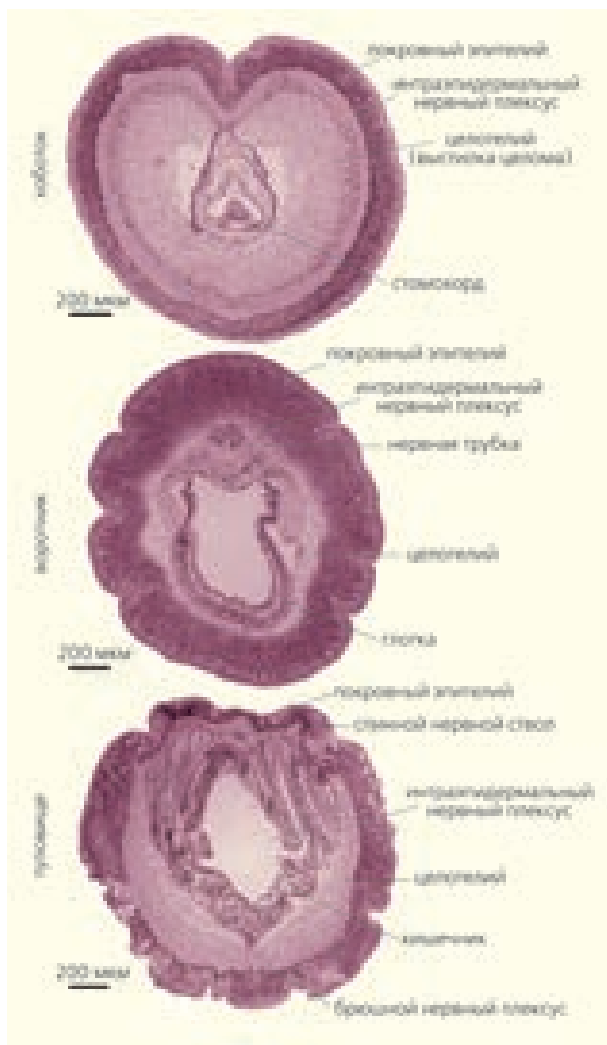
Выстилка всех целомов — туловищного, воротникового, хоботкового и перикардиального — и их целомодуктов представляет собой все тот же однослойный жгутиковый эпителий, образованный эпителиально-мышечными клетками.

Мощная мускулатура кишечнодышащих, позволяющая им рыть норки в донном грунте, состоит из очень вытянутых клеток, мышечные волокна в которых занимают большую часть объема [9]. Но на апикальных концах этих клеток есть жгутики! А сами клетки в один слой сидят на базальной пластинке, т.е. мускулатура этих удивительных в своей простоте животных также «сделана» из однослойного столбчатого жгутикового эпителия!

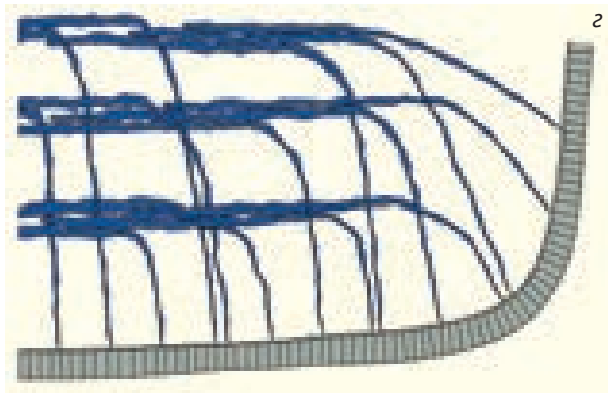
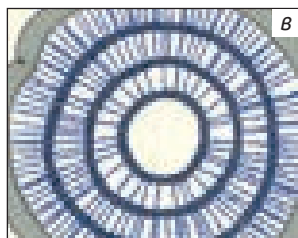
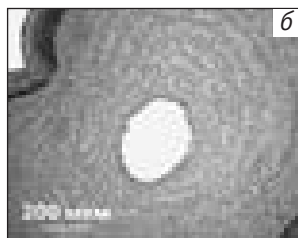
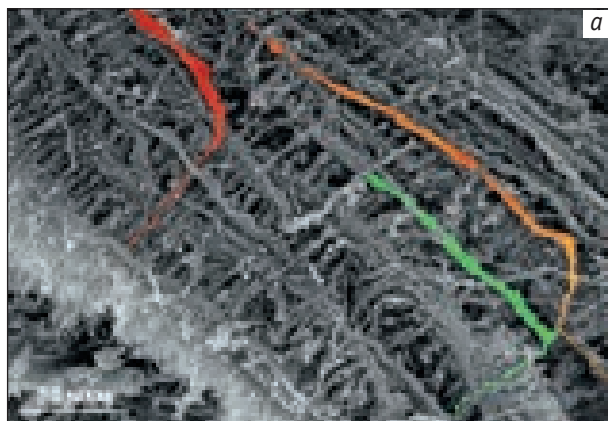
Разные ученые находили у кишечнодышащих продольные и радиальные мышцы; и они действительно есть, только образованы клетками одного и того же однослойного эпителия! Просто сначала такая клетка располагается радиально, потом изгибается и продолжается уже продольно. Мышечные клетки связаны между собой специализированными контактами и функционируют благодаря этому как единая сеть.

Гломерулюс, жаберный аппарат и прочие органы кишечнодышащих также состоят из складок однослойного ресничного эпителия.

Напомним, что хрящевые образования (вилочка, укрепляющая стомохорд) и скелетные элементы жаберных щелей представлены утолщениями базальных пластинок и коллагенсодержащего основного вещества между ними — матрикса. Крове-



Поперечные срезы разных отделов тела саккоглоссуса.



Строение мускулатуры хоботка саккоглоссуса. Показаны мышцы хоботка (а; отдельные клетки выделены цветом), поперечный срез через хоботок (б), схема этого среза (в), а также схема строения мышечного эпителия (г). Серым выделен покровный эпителий, синим — мышечные клетки.

носные структуры — это заполненные кровью пространства в толще матрикса между двумя базальными пластинками соседних эпителиев: дорсальный и вентральный сосуды залегают в матриксе спинного и брюшного мезентериев. Сердце — лакуна между эпителием стомохорда и целотелием перикардиального целома. Кровеносная сеть гломерулуса — это сеть сосудов в основном веществе между базальными пластинками перикардиального и хоботкового целотелиев. Все остальные кровеносные сосуды, включая капилляры, устроены таким же образом. Более того, у кишечнодышащих кровь обнаруживается в любых участках матрикса. т.е. весь слой основного вещества между базальными пластинками эпителиев как бы пропитан кровью.

В эпидермисе и гастродермисе, как мы уже отмечали, залегает интраэпидермальное нервное сплетение. От целотелиев, образующих внутренние органы и мускулатуру кишечнодышащих, это нервное сплетение отделяется только базальными пластинками эпителиев и слоем матрикса между ними. Медиатор, скорее всего, выделяется через базальную пластинку прямо в матрикс — и в пропитывающую его кровь. И таким образом осуществляется регуляция деятельности мускулатуры и внутренних органов.

Получается, что весь организм кишечнодышащих образован только однослойным эпителием и межэпителиальным основным веществом. А все животное — это просто сверток эпителиев, зарывшийся в норку и прогоняющий через себя морскую воду! В самом деле: эпителий кишечной трубки завернут в целотелий, а этот слой, в свою очередь, завернут в интраэпидермальное нервное сплетение и в покровный эпителий.

Что же может получиться из такого свертка, если принять во внимание гипотезу перевернутости хордовых животных?

Полухордовые и хордовые

Еще в 1830 г. французский сравнительный анатом Э.Ж.Сент-Илер отстаивал единство плана строения всех животных, предлагая рассматривать членистоногих как перевернутых на спину позвоночных. Его оппонентом был знаменитый Ж.Кювье, которому французские академики и присудили победу в этом споре. И до середины XIX в., до открытия зародышевых листков и работ Ковалевского по сравнительной эмбриологии, большинство зоологов полагало, что позвоночные и беспозвоночные — две совершенно не связанные между собой группы животных. Однако это убеждение рухнуло, и перед исследователями встала задача выяснить путь эволюции, приведший от беспозвоночных животных к позвоночным.

Ковалевский с этой целью исследовал ланцетника, асцидию и баяноглосса. Ланцетник — наиболее примитивное хордовое животное. Организм, подобный ему, скорее всего, был предком всех позвоночных, но это не был мост между беспозвоночными и хордовыми. Это был просто первый шаг, последовавший за преодолением этого моста. Взрослые представители типа оболочников (Tunicata), к которому относятся асцидии, лишены хорды, но Ковалевский обнаружил хорду в организме плавающей личинки асцидии. Кроме того, у одной группы Tunicata — аппендикулярий — хорда сохраняется на всю жизнь. Это животное тоже не может быть столь старательно отыскиваемым звеном между беспозвоночными и позвоночными. Остается баяноглосс. Однако его личинка, как показал Мечников, близка к иглокожим, которые совсем не похожи на хордовых!

Истина прощупывалась где-то среди этих интуитивно выбранных Ковалевским животных, но не обнаруживалась. В начале XX в. зоологи вернулись к гипотезе происхождения хордовых от кишечнодышащих. Их жаберные щели и стомохорд сочли гомологами жаберных щелей и хорды Chordata. Однако между кишечнодышащими и хордовыми существует ряд резких различий. У Enteropneusta кровь по спинному сосуду движется вперед, а по брюшному — назад, сердце располагается на спинной стороне, левый протоцель (хоботковый целом) больше правого протоцеля (перикардиального целома), тогда как у Chordata все наоборот!

В 1865-м — в том же году, когда Ковалевский познакомился с Мечниковым, — другой российский зоолог, Вагнер, открыл феномен педогенеза — размножения насекомых на стадии личинки. Позднее оказалось, что таким образом способны размножаться и другие животные, и это явление получило название неотении. Ученик Вагнера, Мережковский, впервые указал на эволюционное значение неотении. После этого зоологи вспомнили о личинках асцидий, и появились неотенические гипотезы, выводящие хордовых из этих личинок. Правда, если принять эту точку зрения, то остается неясным, откуда же появились сами асцидии. Да и трудно представить, чтобы хорда возникла у живущих один-два дня и не питающихся личинок. Скорее всего, такие личинки — это наследие свободноживущих предков сидячих асцидий.

Таким образом, ни одна из приведенных гипотез не могла считаться истинной. Идея перевернутости к этому времени была совсем отставлена и упоминалась только в сочинениях по истории биологии — для иллюстрации дискуссий, которые велись на раннем этапе развития сравнительной анатомии. В последующие десятилетия XX в. стала очевидной принадлежность хордовых к вторичноротым, выяснились их фундаментальные эмбриологические различия с первичноротыми членистоногими и кольчатыми червями, от которых когда-то выводили хордовых сторонники перевернутости А.Дорн (1876), В.Х.Гаскелл [10] и У.Паттен [11]. Хордовых снова стали сближать с иглокожими и полухордовыми, т.е. с другими вторичноротыми. В большинстве руководств, по которым учились студенты во всех странах в XX в., хордовых выводили от полухордовых, в частности от кишечнодышащих. Их стомохорд, жаберные щели и нервная трубка в воротниковом отделе обсуждались как гомологи хорды, жаберных щелей и спинной нервной трубки хордовых.

Но план строения низших хордовых существенно отличается от плана строения других вторичноротых. Мы уже упоминали об анатомических различиях кишечнодышащих и хордовых. К ним добавились эмбриологические различия. Если суммировать их, то получится, что у хордовых:

— правый протоцель больше левого (у остальных вторичноротых — наоборот);

— отверстия целомов открываются на брюшной стороне, а не на спинной;

— кровь по брюшной стороне течет вперед, а по спинной — назад;

— сердце располагается на брюшной стороне, а не на спинной;

— бластопор (та область эмбриона, где впячивается энтодерма и формируется первичный кишечник) соответствует спинной стороне, а не брюшной;

— нервная пластинка, закладывающаяся по месту замыкания бластопора, превращается в спинную нервную трубку, а не в брюшную нервную тяж.

Эти шесть отличий, по которым хордовые отличаются не только от вторичноротых, но и от большинства других билатерально-симметричных животных, были отмечены в 1977 г. одним из авторов настоящей статьи [12], который пришел к выводу, что хордовые — это перевернутые животные и их спинная сторона гомологична брюшной стороне других многоклеточных. Действительно, если признать, что в эволюции хордовых произошла инверсия сторон тела и они перевернуты по отношению ко всем остальным билатерально-симметричным животным, все перечисленные выше отличия исчезают.

Сама по себе эта инверсия — сравнительно-анатомический факт, вытекающий из сопоставления плана строения хордовых и других групп вторичноротых. В то же время конкретные причины такого переворота установить трудно. Он мог совершиться при переходе от улавливания с помощью щупалец взвешенных в толще воды частиц (как это делают современные крыложаберные, ближайшие родственники кишечнодышащих) к сбору частиц из поверхностного слоя грунта (как это делают современные ланцетники).

По-видимому, переворот произошел уже внутри Chordata, поскольку между личинками оболочников (Tunicata), с одной стороны, и бесчерепными (Acrania) и позвоночными (Vertebrata), с другой, существует одно важное различие. У личинок асцидий, которые относятся к оболочникам, рот располагается на той же стороне, что и нервная трубка, т.е. на исходно брюшной стороне. У Acrania по мере их индивидуального развития он перемещается с морфологически брюшной на морфологически спинную сторону. Рот Vertebrata изначально закладывается на морфологически спинной стороне. Таким образом, личинки асцидий по своему строению более примитивны, чем остальные хордовые, и отражают организацию подвижных предков хордовых до их переворота. Положение рта бесчерепных и позвоночных, который располагается на противоположной (морфологически спинной) стороне тела, не может быть первичным и возникло уже после переворота. Удивительно, но в индивидуальном развитии бесчерепных сохранились следы постепенного перемещения рта

со спинной стороны на брюшную по левой стороне. А один из представителей бесчерепных — *Assymetron* — так и остался на стадии, когда рот располагается на левой стороне тела. Все это отголоски постепенного перемещения рта со старой, морфологически брюшной, стороны на новую, физиологически брюшную [13].

Таким образом, хордовые представляют собой вторичноротых животных, которые на определенном этапе эволюции перевернулись (это, вероятно, был не одномоментный, а постепенный процесс) и перешли к ползанию на спинной стороне, которая и стала у *Acrania* и *Vertebrata* брюшной.

Современная версия концепции инверсии сторон тела хордовых, изложенная в нескольких публикациях в русскоязычной научной печати в 1970-1980-е годы (в том числе и на страницах журнала «Природа»*), осталась малоизвестной за рубежом, а на родине подвергалась резкой критике и замалчиванию. Тем не менее в середине 1990-х годов начался период возрождения кон-

* Подробнее см.: Малахов В.В. Новый взгляд на происхождение хордовых // Природа. 1982. №5. С.12—19.

цепции перевернутости хордовых. Исследования гомеобоксных генов выявили удивительную картину их активности: в развитии беспозвоночных они экспрессируются на брюшной стороне, а в развитии хордовых — на спинной стороне. Эти результаты породили большую серию публикаций, в которых хордовые стали рассматриваться как вторичноротые, испытывавшие переворот с брюшной стороны на спинную, при этом практически без изменений повторялись аргументы, которые приводились в статьях, опубликованных в российских журналах в 1970-х годах (хотя, как правило, без ссылок на русскоязычные работы). В настоящее время идея перевернутости стала общепринятой парадигмой в сравнительной анатомии животных и вошла в ряд широко известных зоологических руководств.

Ну а что же полухордовые? Вместе с иглокожими они остаются ближайшими родственниками хордовых. Дальнейшие исследования этой небольшой группы животных должны раскрыть нам тайны происхождения хордовых, помочь найти истоки тех превращений, которые позволили им стать успешным и самым высокоорганизованным типом животного царства. ■

Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований. Проекты 11-04-00664а, 12-04-32077.

Литература

1. Вагнер Н.П. Беспозвоночные Белого моря. Зоологические исследования, произведенные на берегах Соловецкого залива в летние месяцы 1876, 1877, 1879 и 1882 гг. Николаем Вагнером, почетным членом и ординарным профессором Императорского Санкт-Петербургского университета. Т.1. СПб., 1885.
2. Шимкевич В.М. Наблюдения над фауной Белого моря. I. *Balanoglossus mereschkowskii* Wagner // Труды Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей. 1889. Т.20. №2. С.1—74.
3. Spengel J.W. Die Enteropneusten des Golfes von Neapel // Fauna und Flora des Golfes von Neapel. Herausgegeben von der Zoologischen Station zu Neapel. Berlin, 1893. №18. S.1—757.
4. Willey A. Enteropneusta from the South Pacific, with notes on the West Indian species // Zoological results. Part 3 / Ed. M.A.Willey. Cambridge, 1899. P. 223—334.
5. Hyman L.H. The Invertebrates: Smaller Coelomate Groups. NY, 1959. V. 5. P. 72—154.
6. Newell G.E. The homology of the stomochord of the Enteropneusta // Proc. Zool. Soc. L., 1952. V.121. №6. P.741—746.
7. Knight-Jones E.W. Feeding in *Saccoglossus* (Enteropneusta) // Proc. Zool. Soc. L. 1953. №123. P. 637—654.
8. Ruppert E.E., Fox R.S., Barnes R.D. Invertebrate Zoology. Belmont, 2004. V.27. P.857—871.
9. Ежова О.В., Малахов В.В. Микроскопическая анатомия и ультраструктура скелетно-ренио-перикардального комплекса *Saccoglossus mereschkowskii* (Hemichordata, Enteropneusta) // Зоол. журн. 2010. Т.89. №8. С.899—923.
10. Gaskell W.H. The Origin of Vertebrates. L., 1908.
11. Patten W. The evolution of the vertebrates and their kin. L., 1912.
12. Малахов В.В. Проблема основного плана строения в различных группах вторичноротых животных // Журн. общ. биологии. 1977. Т.38. №4. С.485—499.
13. Малахов В.В. Происхождение хордовых животных // Соросовский образоват. журн. 1996. №7. С.2—9.