
Зоология беспозвоночных

**Тип (группа типов) Gnathifera
(~ Acanthognatha, но без
брюхоресничных)**

Gnathifera — тип (или сейчас группа типов), возможно, родственник плоским и кольчатым червям.

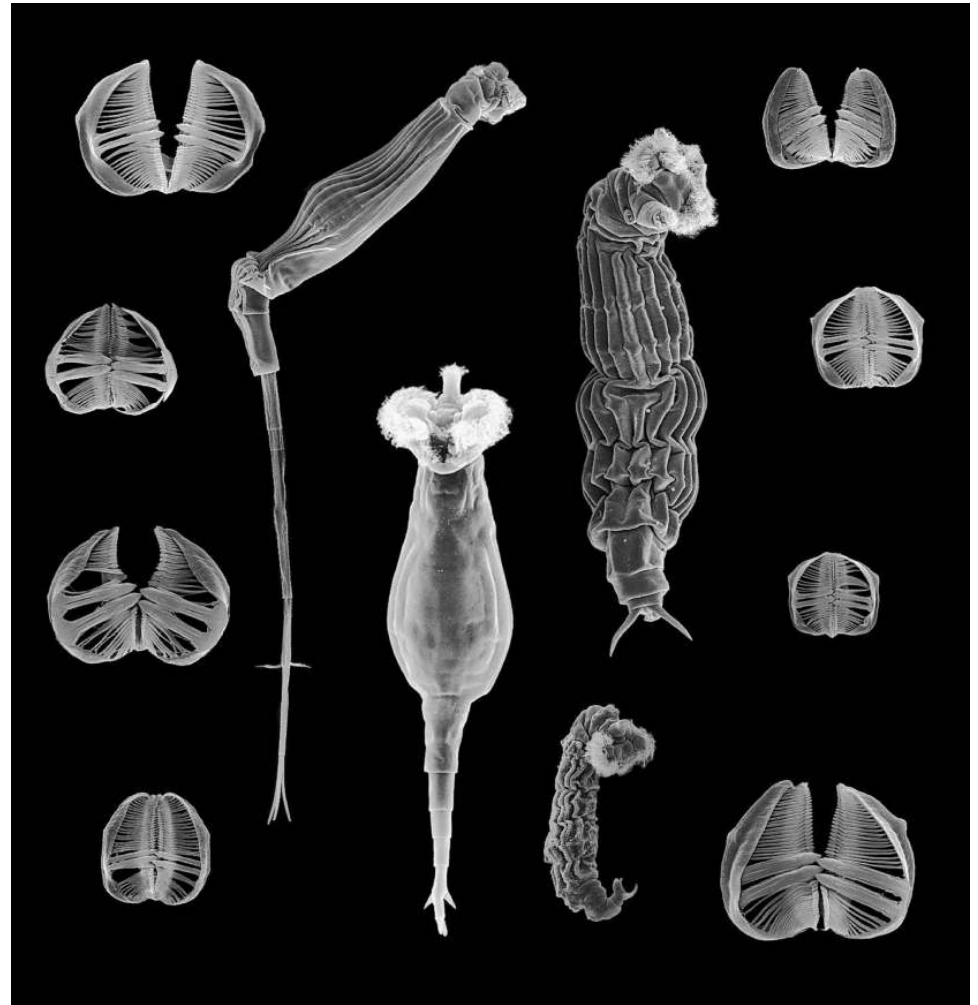
Часть классов (типов) Gnathifera раньше включалась в состав плоских червей, другие — круглых.

Развитие, как правило, прямое.

У свободноживущих форм развиты хитинизированные челюсти. Мезодермальная паренхима обычно с просветами. Пищеварительная система, если развита, сквозная, хотя анальное отверстие у некоторых форм образуется только при дефекации. Анальное отверстие, как правило, на спинной стороне.

Обычно развиты 2 брюшных нервных ствола, часто головные ганглии, и протонефридии.

Преимущественно свободноживущие водные. Билатеральные с невыраженной или плохо выраженной первичной полостью тела. Мезодерма в основном паренхиматозная. Есть пара кутикулярных челюстей (+ поперечно-полосатая мускулатура). Клетки эктодермального эпителия (хотя бы часть) со жгутиками.



Около 4 000 видов.

[Who needs sex (or males) anyway? Gross L.// PloS Biology. Vol. 5, No 4. e99 — en.wikipedia.org/wiki/]

Класс Gnathostomulida

Билатеральные бесполостные животные: жители песчаных и глинистых грунтов морских мелководий. Мелкие (< 1 мм).

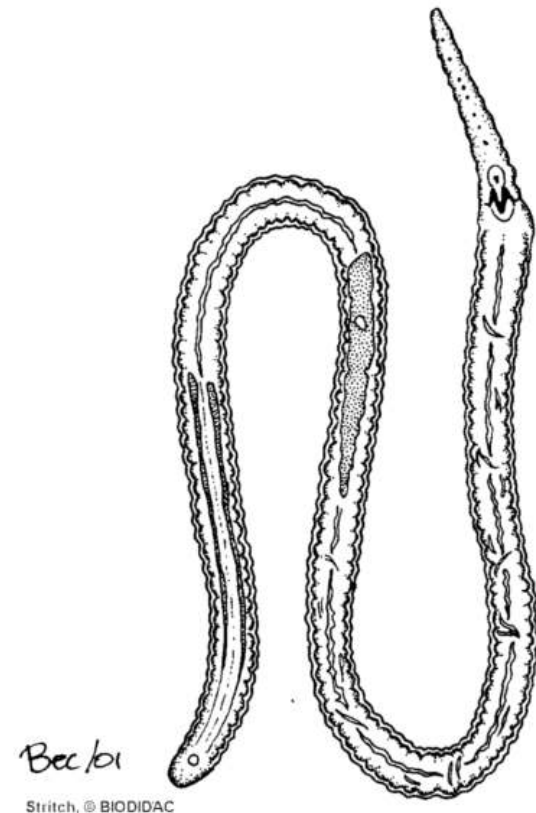
Есть пара челюстей и мешковидный кишечник, который в задней части на спинной стороне может открываться анальной порой. Клетки эктодермального эпителия со жгутиками (одна клетка — один жгутик).

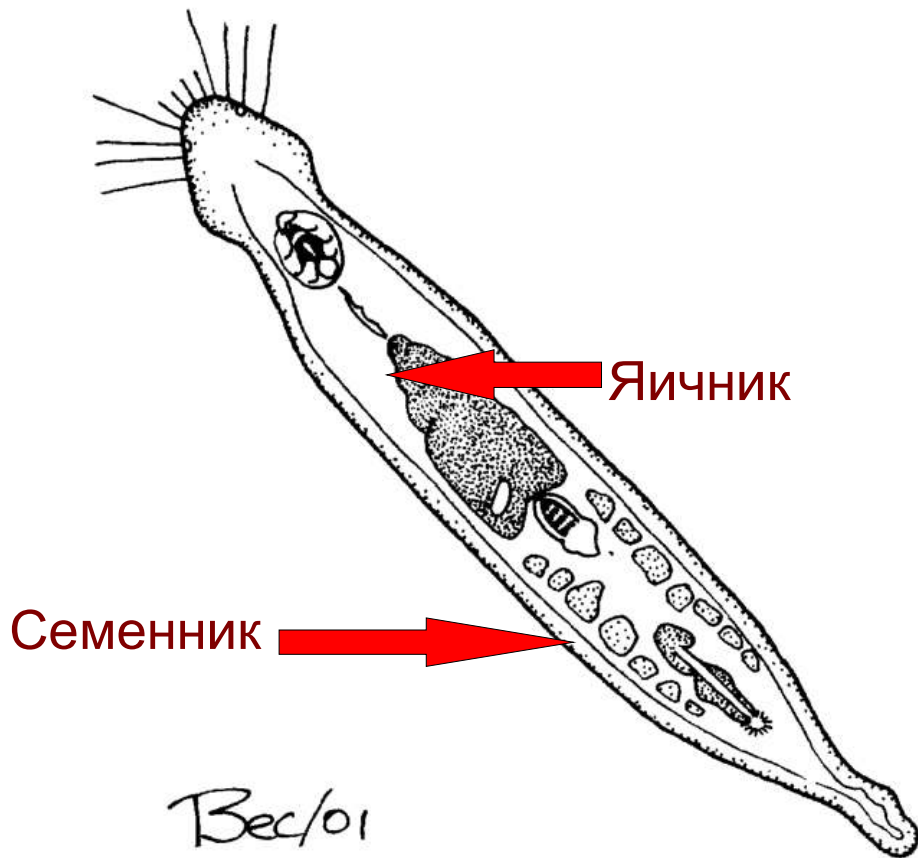
Мезодерма в основном паренхиматозная.

Протонефридии устроены просто (из 3 клеток каждый), обычно из 3 пары, нефропоры временные.

Гермафродиты.

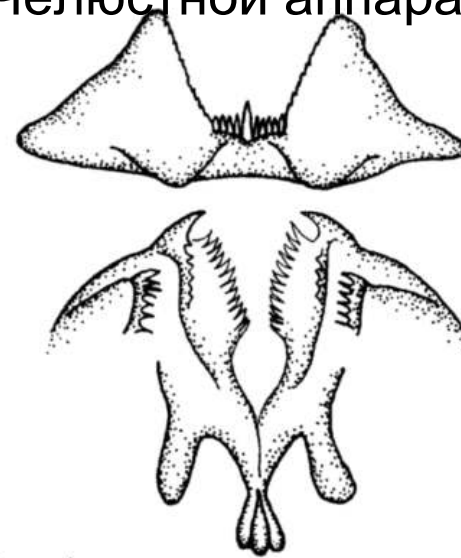
Более 100 видов.





Бес/01
Stritch, © BIODIDAC

Челюстной аппарат



Бес/01
Stritch, © BIODIDAC

Класс Micrognathozoa

Единственный вид описан в конце прошлого века из моховых обрастаний в холодном источнике (Гренландия).

Мелкий — до 0,15 мм.

Три отдела — головая, грудь, брюшко с клейкой площадкой.

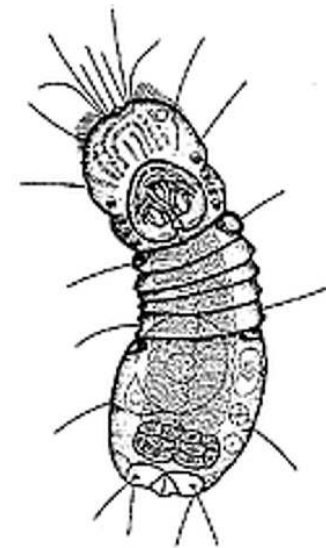
Есть сложный челюстной аппарат и пара протонефридиев.

Часть клеток эктодермального эпителия со жгутиками (до 3 жгутиков на клетку).

Головной ганглий и пара брюшных нервных стволов.

Самки продуцируют два типа яиц: тонкостенные (развиваются сразу) и толстостенные (зимуют)

Самцы не известны. Есть гипотеза, что молодые взрослые особи функционируют как самцы, а затем — как самки.



Limnognathia maerski

Класс Rotifera — Коловратки

Мелкие подвижные или прикрепленные водные черви. Традиционно включались в тип круглые черви [см. Характеристику класса в учебнике] Обычно с телом, разделенным на 3 участка:

- (1) головной с мерцательным (коловращательным) аппаратом,
- (2) туловищный,
- (3) ножной (с цементными железами).

Жизненный цикл часто сложный: со сменой полового и партеногенетического поколений, у одной из групп известны исключительно самки (Bdelloidea).

> 2 200 видов.

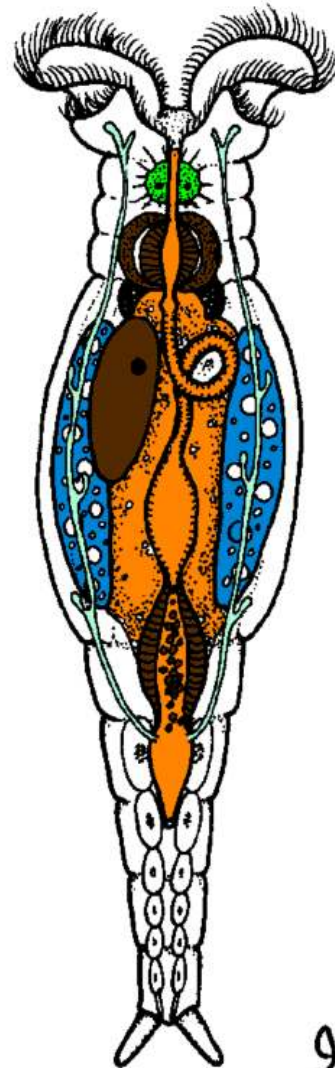
Современные данные по систематике коловраток демонстрируют их разнородность.

Монофилетичным класс (или тип) выглядит только при включении в него скребней (Acanthoserphala). Для таксона, объединяющего коловраток и скребней сейчас часто используют название Syndermata.



Bdelloidea

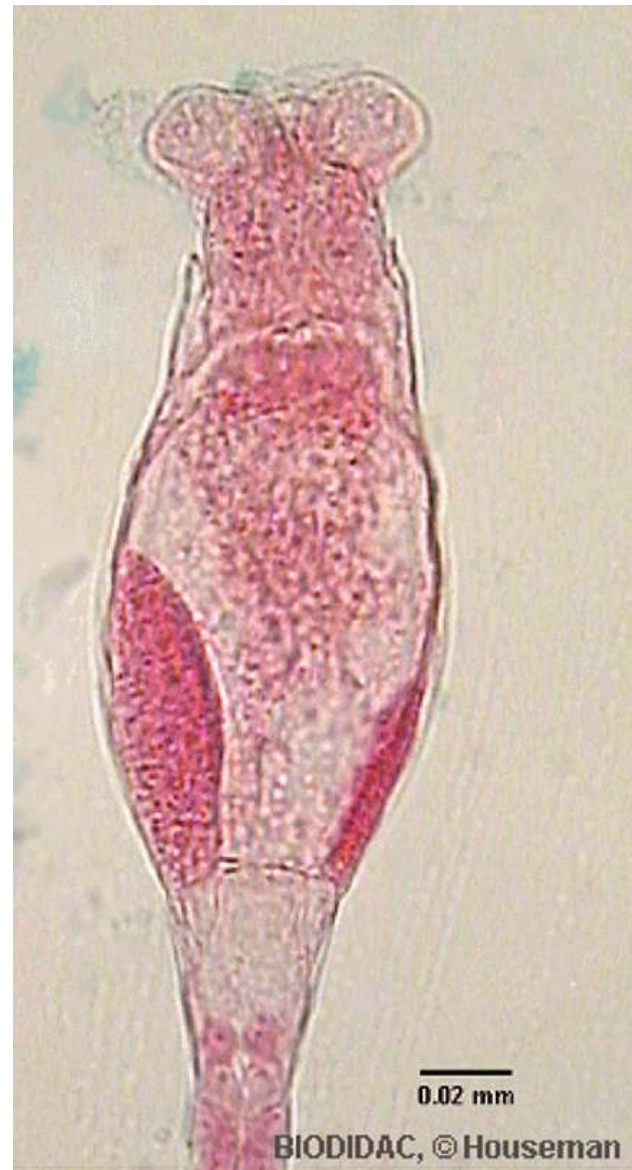
Общая организация самки коловратки



94/95



Asplancha



Philodina

Класс Acanthocephala — Скребни

Исключительно паразитические формы со сложным жизненным циклом: взрослые — паразиты позвоночных, личинки — главным образом членистоногих.

Есть вворачивающийся хоботок с кутикулярными крючьями. Развит кожно-кутикулярный мешок.

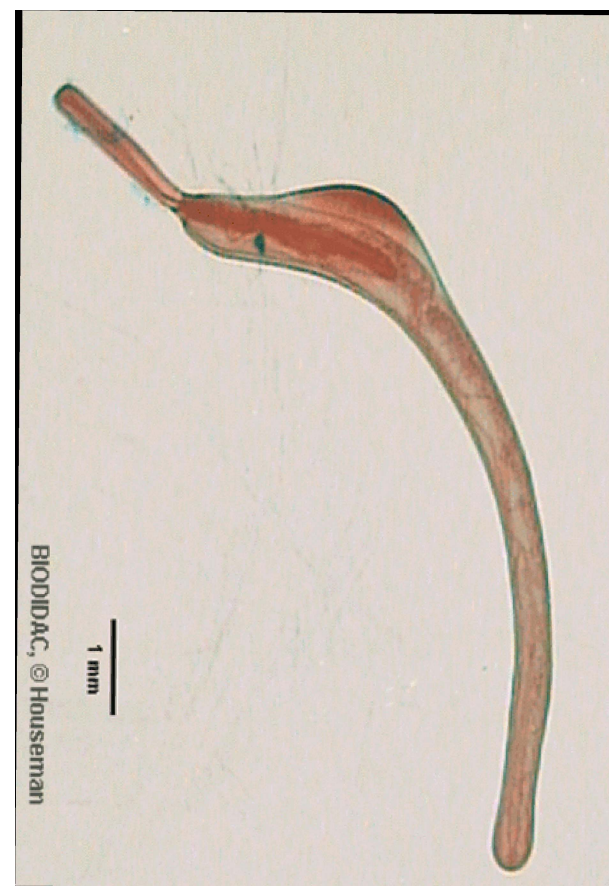
Наружные покровы — тегумент, похожий на таковой паразитических плоских червей.

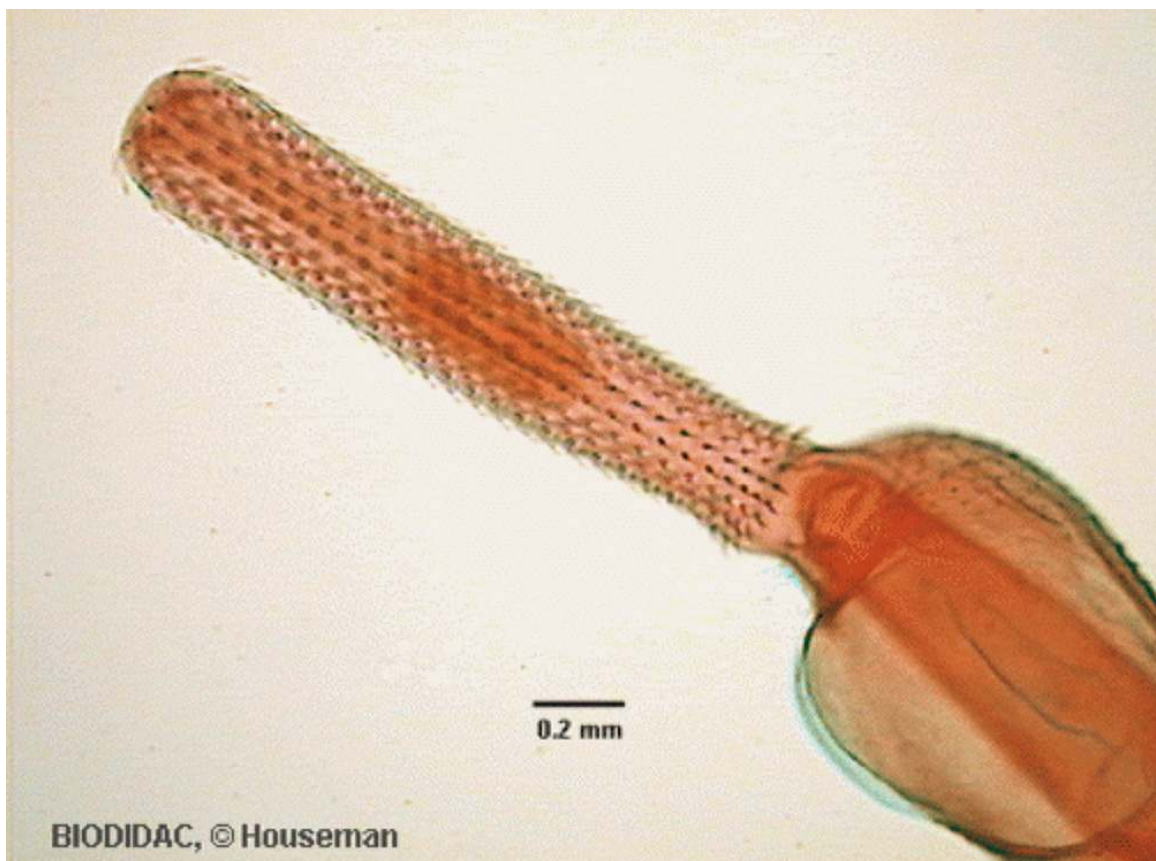
Пищеварительного тракта нет.

Характерна раздельнополость.

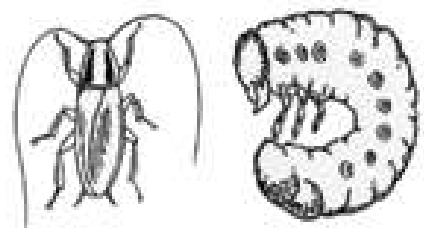
Жизненный цикл обычно с метаморфозом и сменой хозяев.

Всего около 1 400 видов.



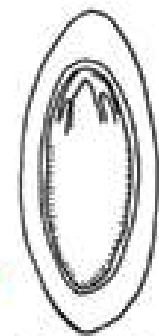
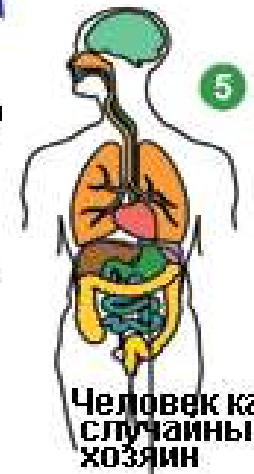
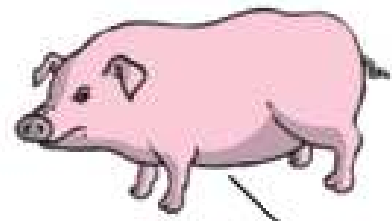


Хоботок может втягиваться в специальную полость в результате сокращения 2 специальных мышц

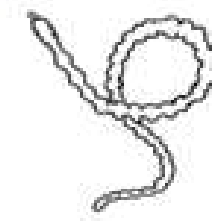


2
Яйца попадают
в промежуточного
хозяина с пищей

3
Окончательный хозяин
съедает промежуточного



Выделение яиц с экскрементами 1



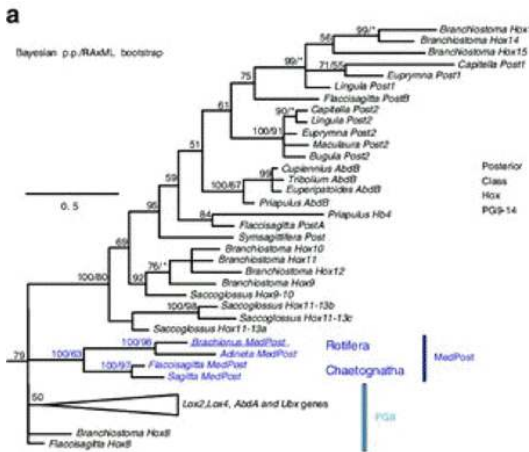
4
Взрослые в тонком
кишечнике

На протяжении десятилетий таксоны, объединяемые ныне в тип или группу типов Gnathifera, включались в состав других типов: Gnathostomulida — плоские черви, коловратки — круглые черви, а скребни обычно рассматривались как самостоятельный тип. Micrognathozoa были описаны сравнительно недавно. Современные данные — как молекулярно-генетические, так и ультраморфологические — поддерживают гипотезу об близком родстве этих беспозвоночных. Более того, скребни настолько близки к части коловраток, что многие исследователи считают необходимым объединять их в один тип или подтип.

По ряду признаков Gnathifera близки, с одной стороны, к плоским червям, а с другой — к кольчатым. У них прослеживаются следы типичного спирального дробления, развита нервная система и протонефридии. От первых они отличаются по челюстному аппарату, провизорной первичной полости тела и сквозному (хотя бы временно) пищеварительному тракту. От кольчатых червей — по отсутствию вторичной полости тела, связанной с ней сегментации, кровеносной системы.

Сейчас часть исследователей сближает с Gnathifera и очень своеобразный тип щетинкочелюстные — Chaethognatha, представители которого обладают хорошо выраженной сегментированной вторичной полостью тела. Традиционно их относили к вторичноротым.

Кроме того, с Gnathifera часто сближают Cycliophora.



b

Gene	Conserved Motif	Class
Tribolium antp	KTKEGGGSEG	Insecta
Cupiennius antp	KAKEPAAGFI	Chelicerata
Euperipatoides antp	KTKLPGSDSN	Onychophora
Priapulus Hb2	KAKLIPNGDF	Priapulida
Priapulus Hb3	QAYGATCSTE	Priapulida
Dugesia Plox5	NIAKLTGPGS	Platyhelminthes
Bugula Lox5	NIAKLTGSEG	Bryozoa
Lineus LsHox6	NLQKLTGPNT	Nemertea
Lingula Lox5	NIKLTGPNQ	Brachiopoda
Euprymna Lox5	NVSKLTGPKK	Mollusca/Cephalopoda
Capitella Lox5	NISKLTGPNG	Annelida/Polychaeta
Helobdella Lox5	NVQKLTGPGG	Annelida/Hirudinea
Flaccisagitta Hox6	NLKSINDAKP	Chaetognatha
Brachionus Hox6	NIKSINDPSV	Rotifera/Monogononta
Philodina Hox6c	NFKSINDPNV	Rotifera/Bdelloida
Adineta Hox6	NFKSINDPNV	Rotifera/Bdelloida
Petromyzontidae Hox6	NIPSLKEEC	Vertebrata
Branchiostoma Hox6	KIPSNATTI	Cephalochordata
Strongylocentrotus Hox6	NVKSISQLIS	Echinodermata
Syngastitiformes Central	NLKSMSQIDS	Acoela

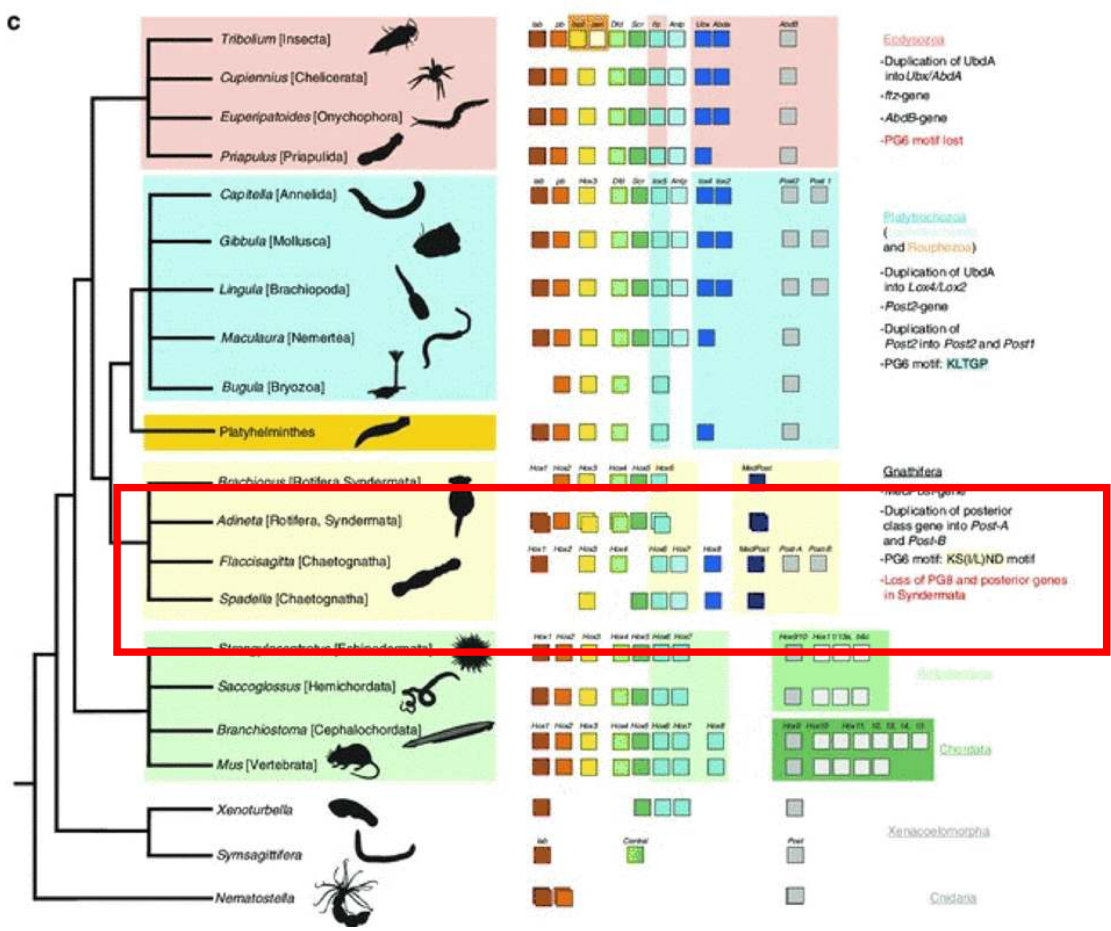


Схема
распределения
разных групп
гомеозисных генов
в настоящих
животных:
выделены
коловратки +
щетинкочелюстные

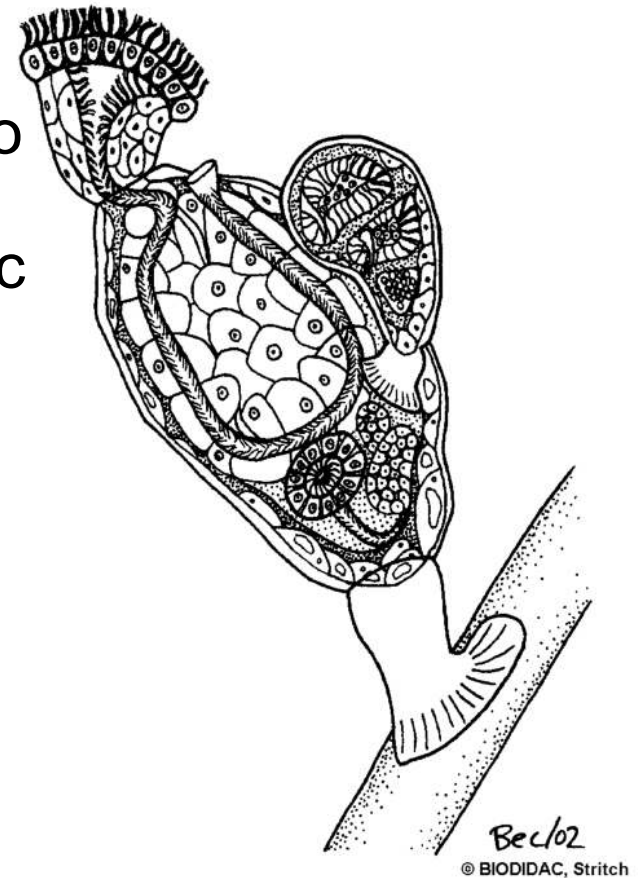
[Fröblius, Funch, 2017]

Тип Cycliophora

Описан в 1995 году по находке странного существа на челюстях норвежского омара.

Неподвижная форма с ресничками около ротового отверстия. Самцы — карликовые. Сложный жизненный цикл с половым размножением и почкованием.

Не менее 3 видов одного рода — комменсалы разных видов омаров.



<http://www.eartharchives.org/articles/the-hitchhiker-s-guide-to-the-lobster-s-face/>

Сидячие, с типичным для таких форм V-образным сквозным пищеварительным трактом (анальное отверстие располагается недалеко от ротового), с ресничным воротничком вокруг рта и прикрепительным диском внизу.

Вторичной полости тела нет

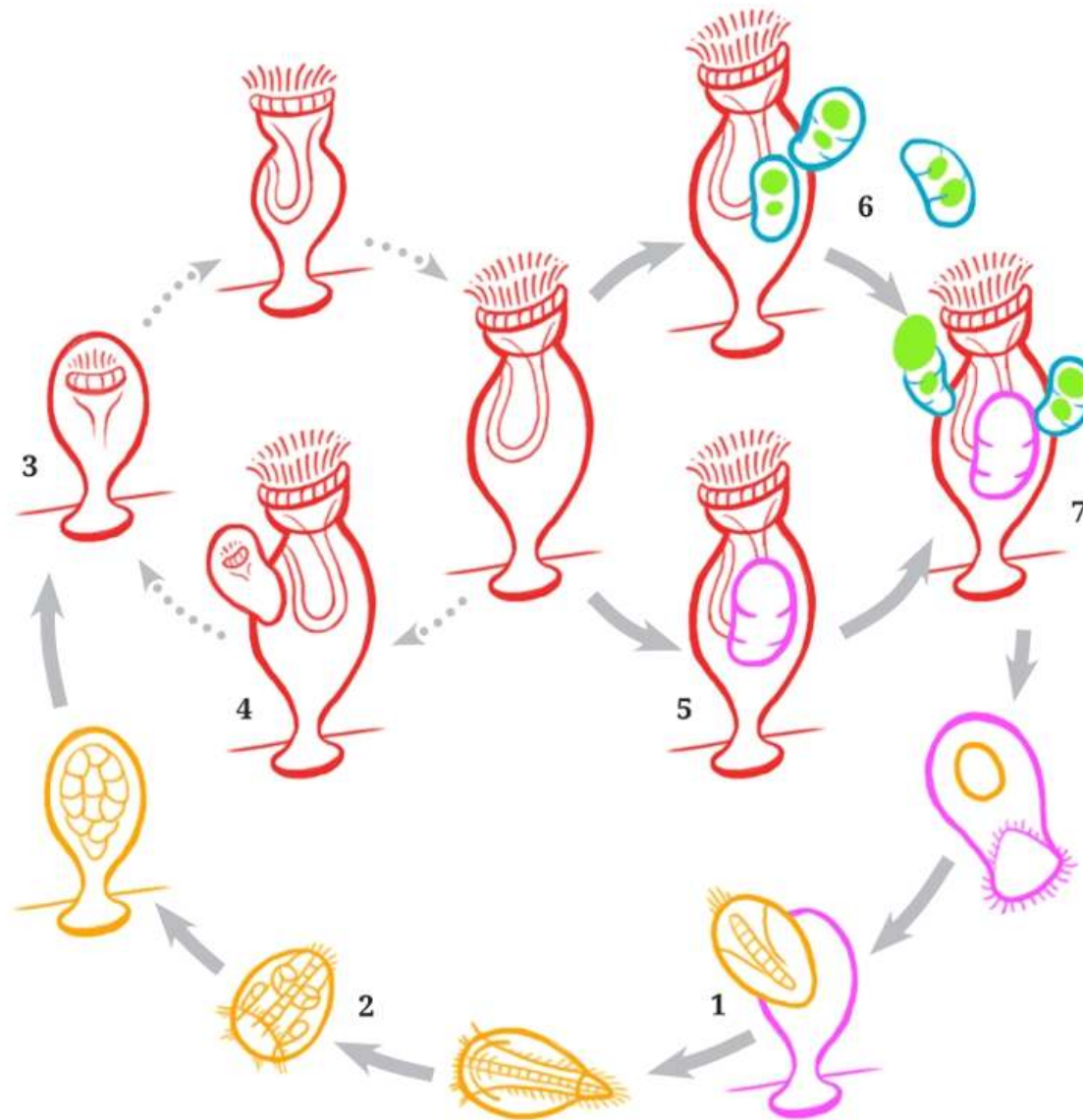
Два поколения в жизненном цикле:

- половое (самки и самцы); самки более крупные с пищеварительной системой (но, судя по всему, не питаются), самцы мельче и не питаются;
- трофическое (бесполое) — довольно крупные с пищеварительной системой.

Legend

- Chordoid larva
- Feeding stage
- Primary male
- Secondary male
- Female

- ⋯→ Asexual phase
- Sexual phase



Большую часть лета развиваются трофические особи (красные), которые размножаются почкованием (4). В начале холодного сезона они начинают продуцировать первичных самцов (голубые) (6), которые начинают плавать в поисках других трофических особей. После прикрепления первичный самец продуцирует двух вторичных (карликовых) самцов (зеленые). В конце холодного сезона трофические особи с самцами на поверхности отпочковывают самок (сиреневые), каждая из которых имеет одну яйцеклетку. Перед освобождением самки из исходной трофической особи один из карликовых самцов оплодотворяет яйцеклетку. Последняя развивается в расселительную личинку (желто-оранжевые), используя для этого почти все ресурсы самки. Затем расселительная личинка покидает то, что остается от самки (1), и начинает активно плавать, разыскивая нового хозяина (2), на челюстях которого превращается в крупную трофическую особь (3).

Родство *Cycliophora* обсуждается до сих пор. Ярко выраженная специфика этой группы, необычные особенности жизненных циклов затрудняют сравнение с другими типами.

С одной стороны, возможно обсуждение некоторого сходства с *Gnathifera*. С другой — есть и общие черты с мшанками.

Тип Nemertea — немертины

Билатеральные животные: почти исключительно свободноживущие обитатели морских экосистем, редко паразиты.[см. Раздел в учебнике]
Обычно мелкие, иногда до 54 м в длину. Передний конец тела с выбрасывающимся хоботом во влагалище (ринхоцель) (? гомолог целома).

Эктодермальный эпителий с ресничками и многочисленными слизистыми железами. Под ним — мощная мускулатура. Есть сквозной пищеварительный тракт (с анальным отверстием).

Мезодерма в основном паренхиматозная. Собственно полостей тела нет.

Выделительная система — протонефридиальная. Есть кровеносная система (? гомолог целома). Немертины обычно раздельнополы с многочисленными парными (временными) гонадами. Обычно размножение за счет фрагментации.

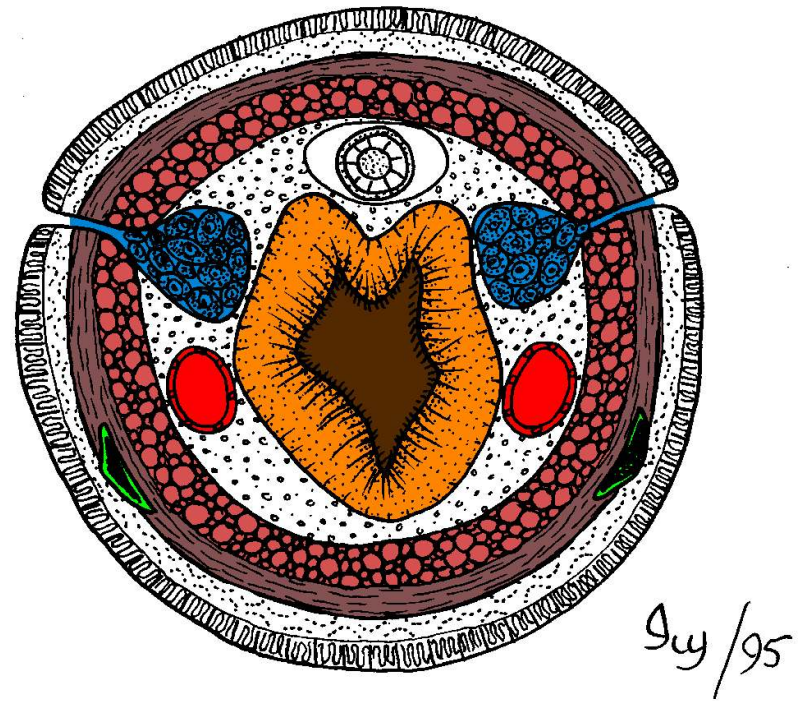
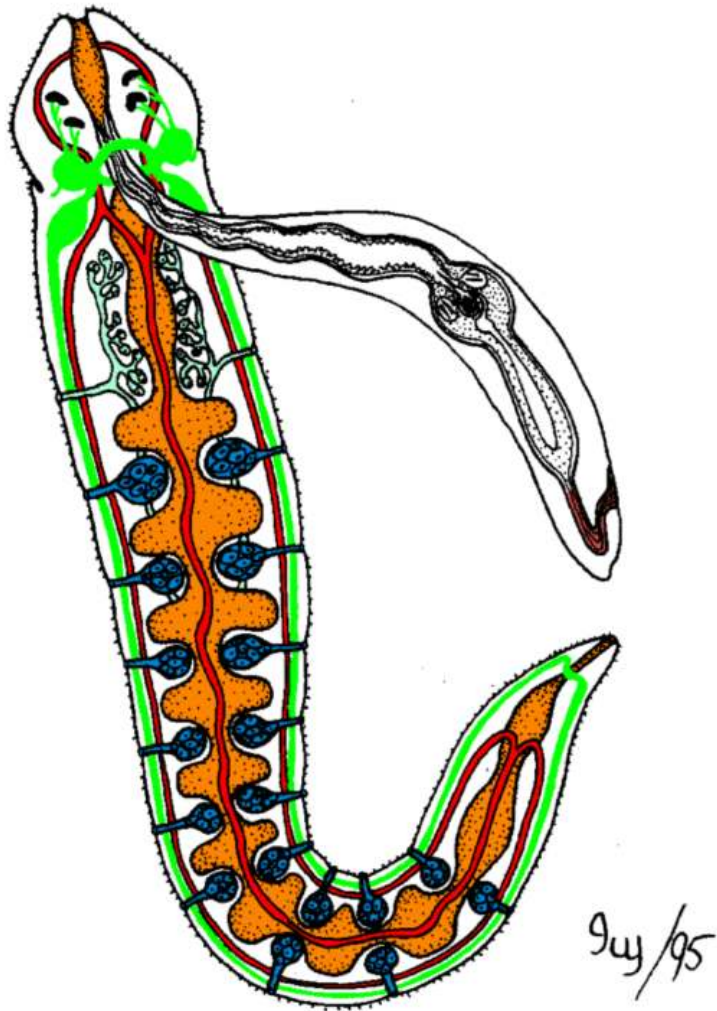
Более 900 видов.



Наземная немертна

By "gbhone" on the page. Signed on the photo - <http://www.flickr.com/photos/51216897@N07/5104005467/>, CC BY-SA 2.0, <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=14740511>

Общая организация немертин



Типичная схема начальных этапов онтогенеза

Зигота



Полное дробление, близкое к спиральному



Бластула

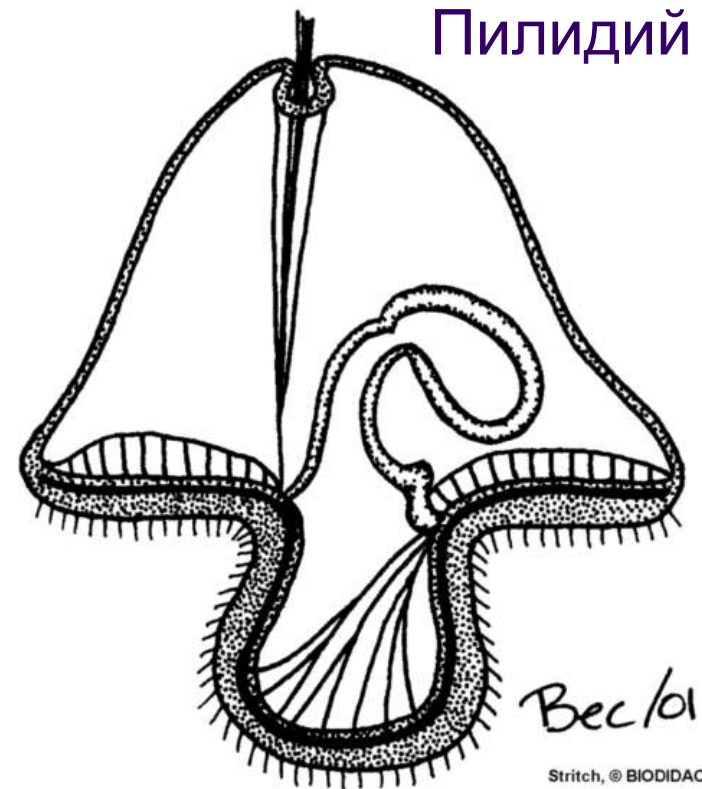


Инвагинационная гастрюла

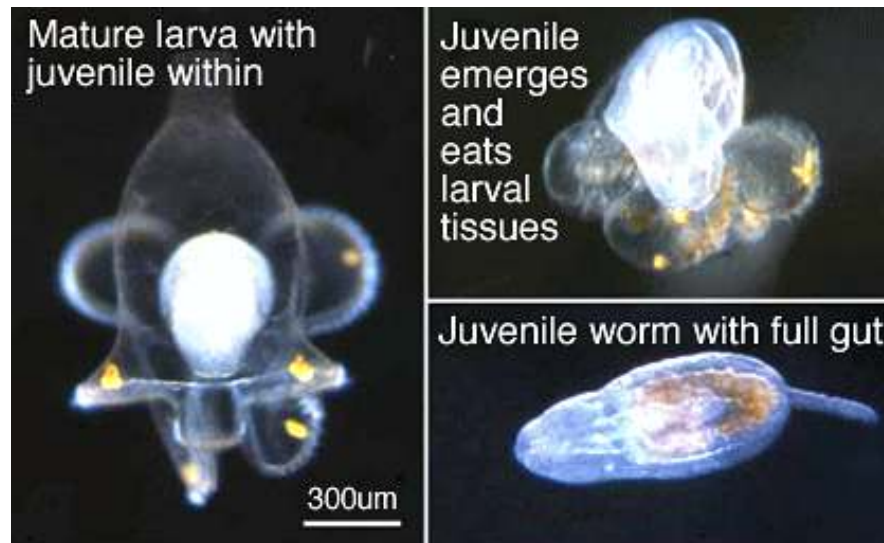


Или личинка или прямое развитие

Своеобразная личинка (пилидий) характерна для некоторых немертин. Обычно планктобионт.



У многих немертин с личинками происходит *некробиотический* метаморфоз (см. следующий слайд)



<http://www.asnailsodyssey.com/LEARNABOUT/FLATWORM/flatRepr.php>

У личинок с некробиотическим метаморфозом сначала идет закладка так называемых имагинальных дисков за счет обособления впячиваний утолщенной личиночной эктодермы. Таких дисков 7, каждый из них еще и окружен тонким слоем собственно личиночной эктодермы — так называемым амнионом. Затем все имагинальные диски объединяются, одновременно объединяются и амнионы. Из имагинальных дисков формируется эктодермальные образования взрослой немертины, в том числе хоботок; внутри же объединенных имагинальных дисков оказываются кишечник пилидия и некоторые мезодермальные клетки, дающие позже мышечные клетки и паренхиму. После формирования молодой немертины она покидает пилидий через разрывы амниона и стенки тела пилидий и съедает остатки пилидия и амниона.

Родство немертин, с одной стороны, с плоскими червями, а другой — с трохофоратами.

Вместе с тем очевидна и ярко выраженная специфика этого типа (в первую очередь наличие своеобразного хоботка и оригинальной кровеносной системы, судя по всему, эволюционно не связанной с кровеносной системой настоящих целомат).

Группа типов Cycloneuralia

Как правило, с хорошо выраженной первичной полостью тела и хорошо развитым окологлоточным более или менее кольцеобразным головным ганглием, а также линьками в онтогенезе

**Тип Nematoda (\approx Nemathelminthes)
— нематоды, или круглые черви**

Общая характеристика круглых червей — см. в учебнике класс Nematoda

Можно пока ориентироваться на классическое (в какой-то степени обусловленной морфологией и экологическими особенностями) разделение нематод на две группы — аденофореи и сецерненты. К сожалению, множество таксонов нематод просто не описано, в том числе и из-за того, что это очень мелкие формы с немногими морфологическими признаками.

Молекулярно-генетические сопоставления не позволяют предложить какое-то согласованное решение: в итоге разные авторы предлагают выделять от нескольких таксонов ранга классов до 12.

Билатеральные первичнополостные животные: как свободноживущие в разных средах, так и паразиты (в том числе растений и даже протистов).

Форма тела обычно веретеновидная.

Наружный покров — многослойный кутикулярный эпителий. Под кутикулой (в основном из коллагена) слой эктодермальных клеток или синцития, обычно организованный в виде 4 валиков так называемой гиподермы, под эктодермой располагаются 4 продольные ленты мускулатуры.

Есть сквозной пищеварительный тракт (с анальным отверстием).

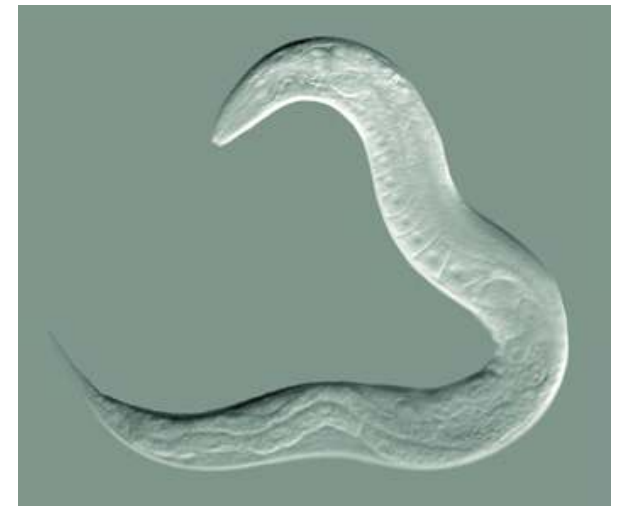
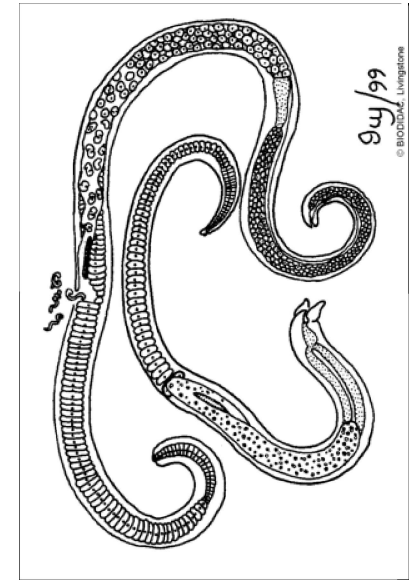
Выделительная система — либо виде боковых каналов (? рудименты протонефридиев), либо представлена кожными железами, либо отсутствует.

Кровеносная система отсутствует.

Обычно раздельнополы.

Клетки со жгутиками только в некоторых органах чувств. Спермии без жгутиков.

Более 25 000 видов (возможно более 500 000).

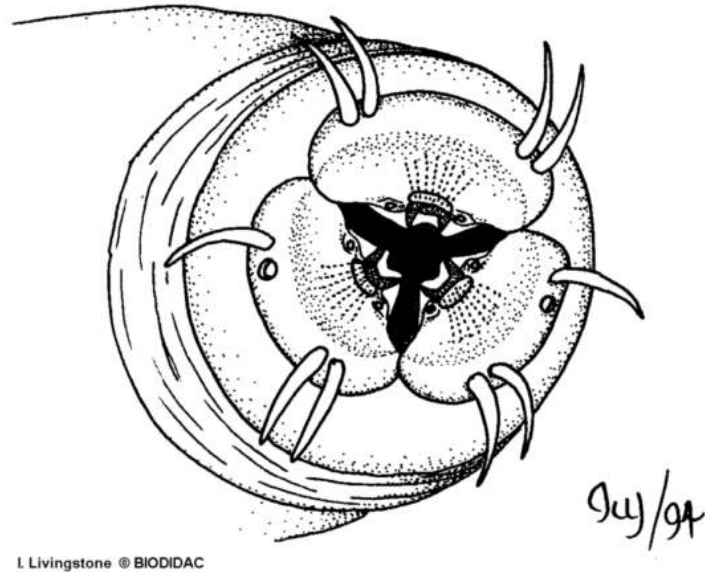


<https://en.wikipedia.org/wiki/Nematode#/media/File:CelegansGoldsteinLabUNC.jpg>

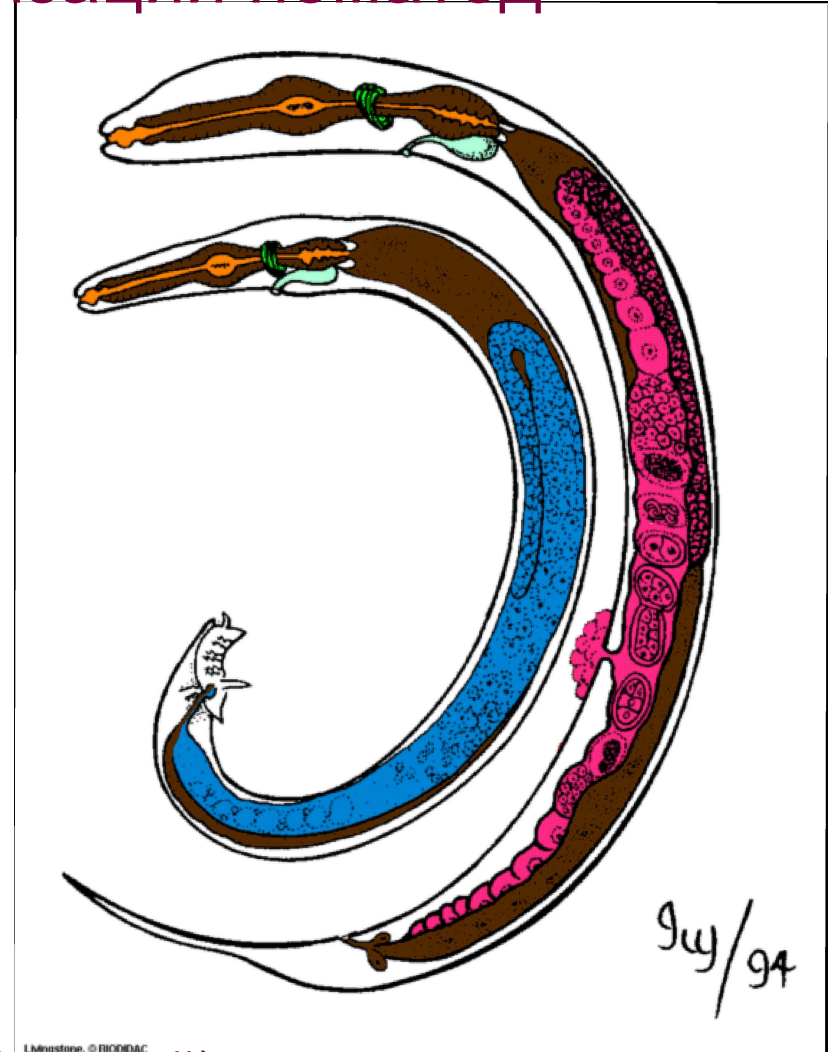
Наличие у нематод плотной кутикулы (а нередко и своеобразного челюстного аппарата) и заполненной жидкостью первичной полости тела (псевдоцелома) определяет развитие у них так называемого гидроскелета и возможность заселения самых разных сред. Нематоды обитают в водной среде, в почвах, некоторые обнаружены в верхних слоях земной коры до глубины в несколько километров.

Паразитические нематоды могут проникать внутри хозяев через их покровы, поэтому среди них много паразитов не только разных групп животных, но и растений и даже одноклеточных (например фораминифер).

Общие особенности организации нематод



L Livingstone © BIODIDAC



L Livingstone, © BIODIDAC

У очень тонких нематод (например филярий) первичная полость тела может редуцироваться, а стенка кишечника на каждом участке может формироваться единственной клеткой. У подобных паразитов может исчезать анальное отверстие, а иногда отсутствует связь между ротовой полостью и средней частью пищеварительного тракта.

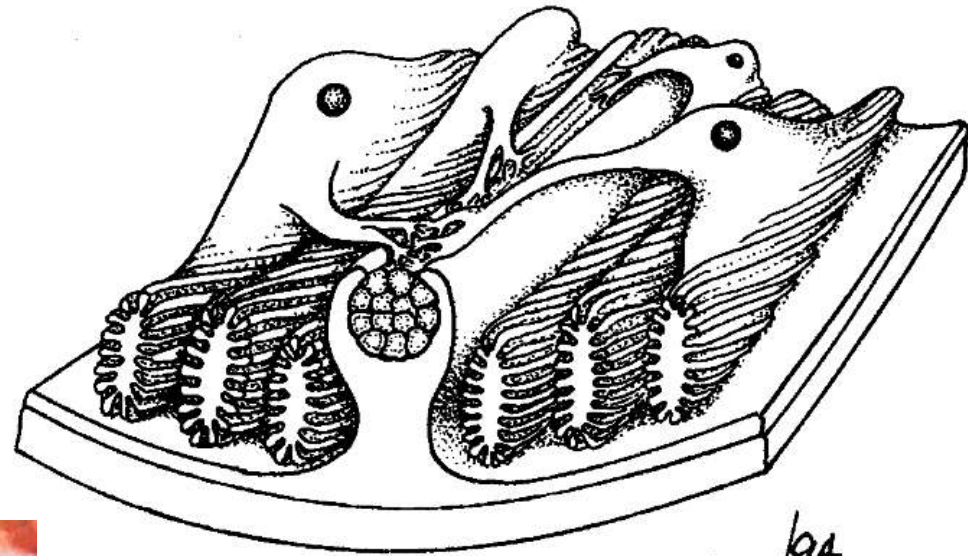
Продольные срезы аскариды: обратите внимание (см. также следующий слайд) на уникальную особенность нематод — иннервация мускулатуры идет за счет особых выростов мышечных клеток, которые подходят к нервным стволам.



9/4/96



9/4/96



9/4/94

Livingstone © BIODIDAC



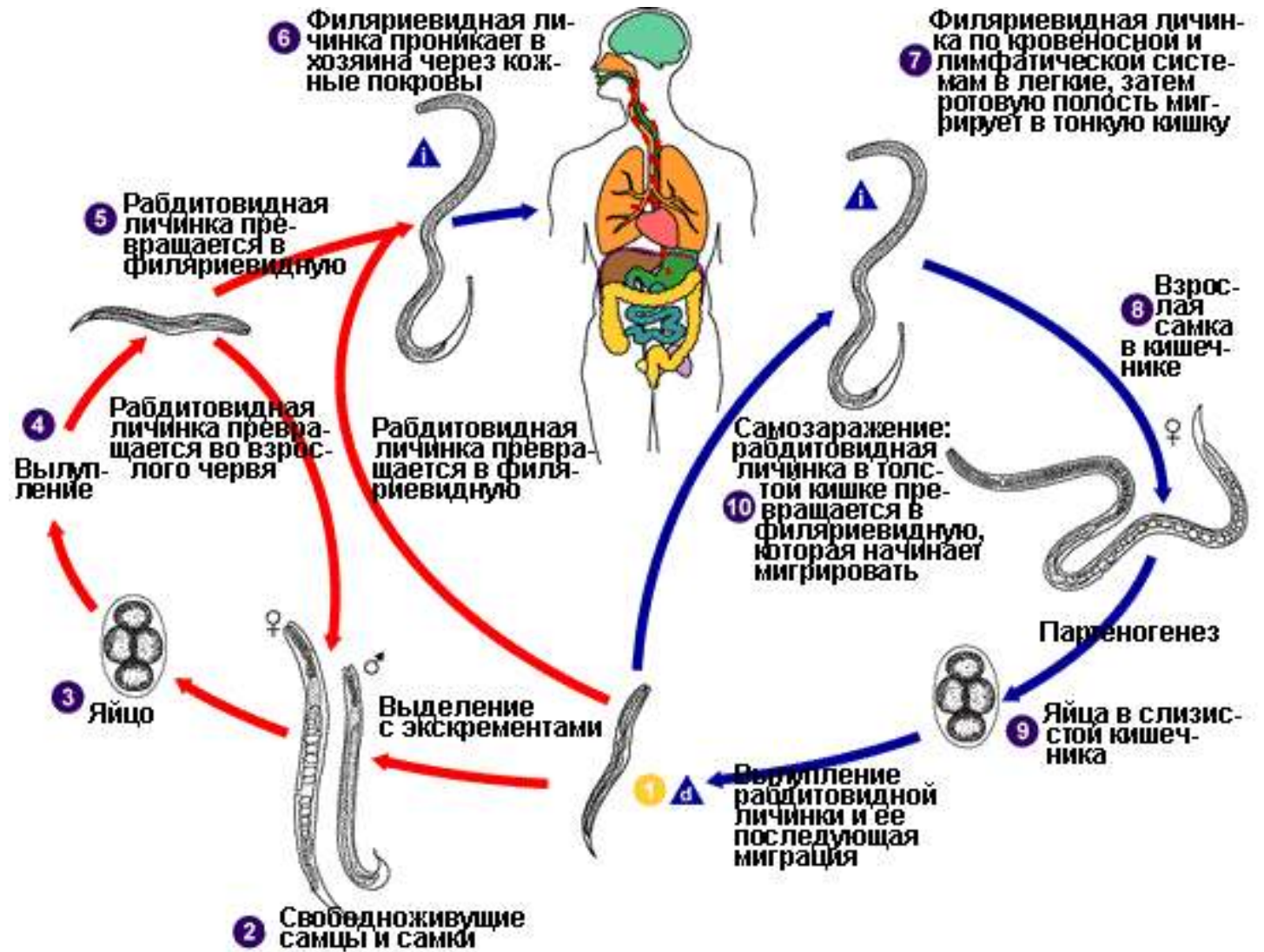
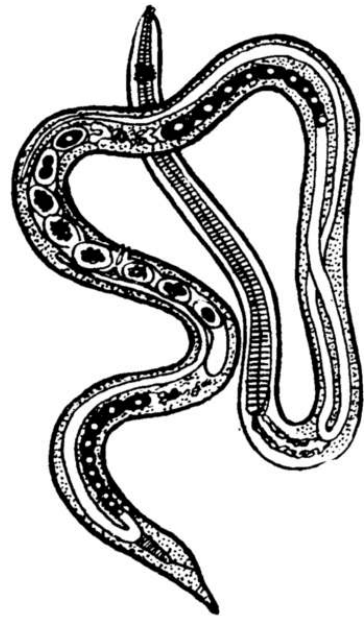
BIODIDAC © J. Houseman, Univ. d'Ottawa

Дробление зиготы разнообразное, более или менее равномерное, но обычно со сдвигом клеток. В результате формируется билатерально-симметричная личинка, линяющая несколько раз.

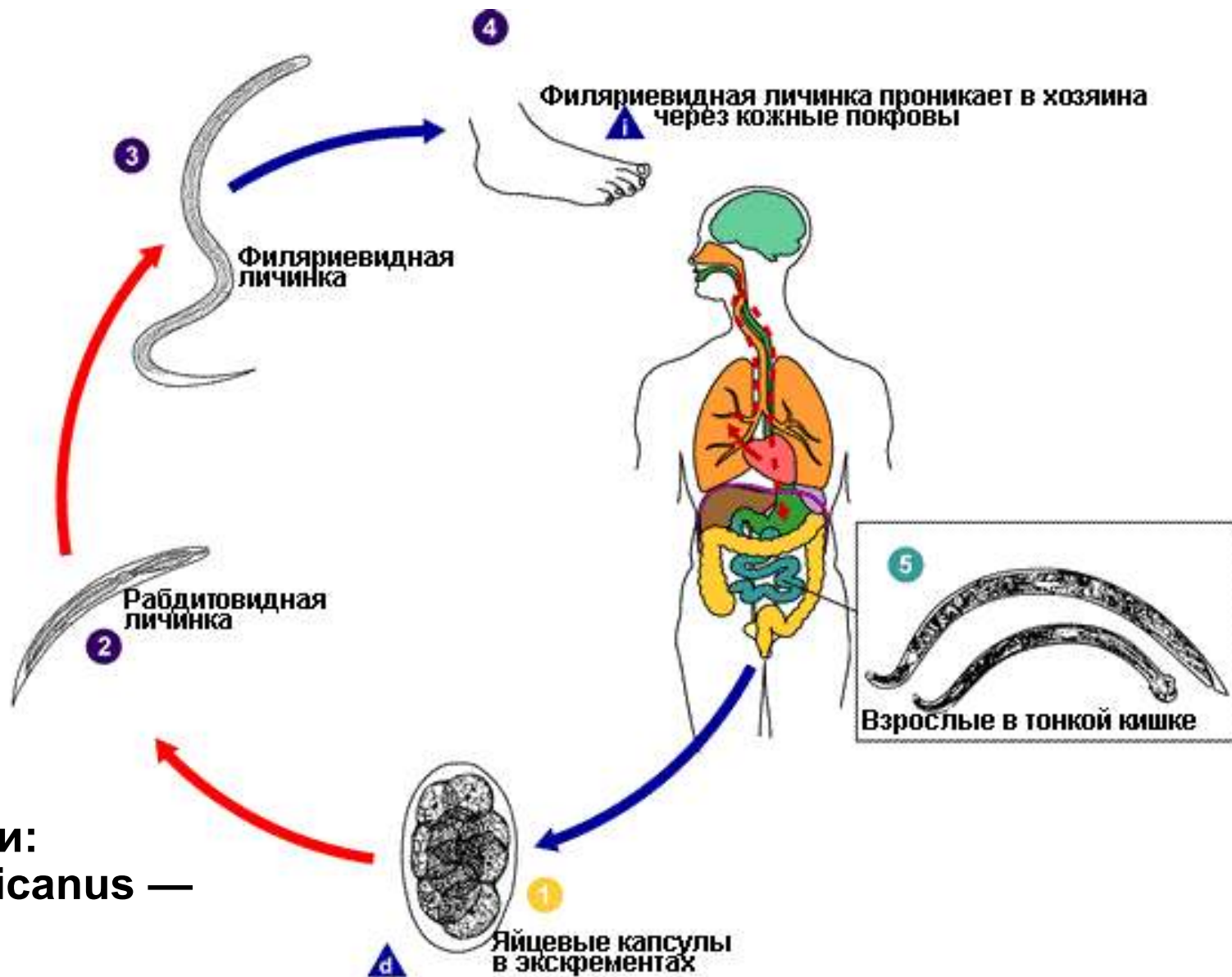
Для онтогенеза нематод характерна утрата в ходе клеточных делений части ДНК и *эутелия*-постоянство клеточного состава у взрослых червей (то есть число клеток во всем организме и в его отдельных органах и тканях остается неизменным) (правда, некоторым морским нематодам это не свойственно).

Наличие у нематод плотной кутикулы определяет невозможность их постоянного роста. В результате, общий рост нематод многоэтапен: в их онтогенезе чередуются относительно протяженные стадии, когда червь не растет, а кутикула плотная, и довольно быстрые периоды роста, сопряженные с отделением и сбрасыванием старой кутикулы и формированием нового слоя кутикулы (пока кутикула не стала плотной, идет рост). Этот процесс регулируется гормонами из группы экдизона.

Особенности жизненных циклов
нематод, паразитирующих у человека
и у некоторых других групп животных



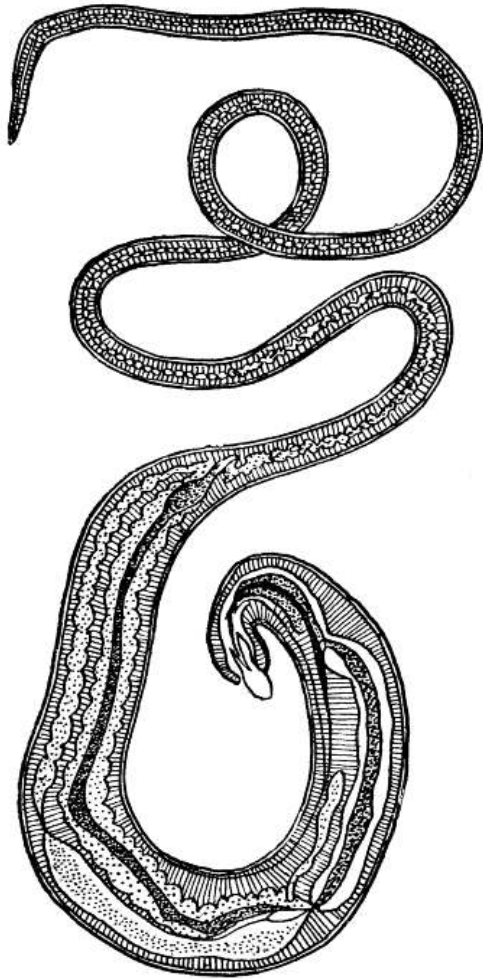
Strongyloides stercoralis —
Угрица кишечная



Кривоголовки:
Necator americanus —
 некатор
Ancylostoma duodenale —
 кривоголовка
 двенадцатиперстная

(Из Miller, Harley, 1996)

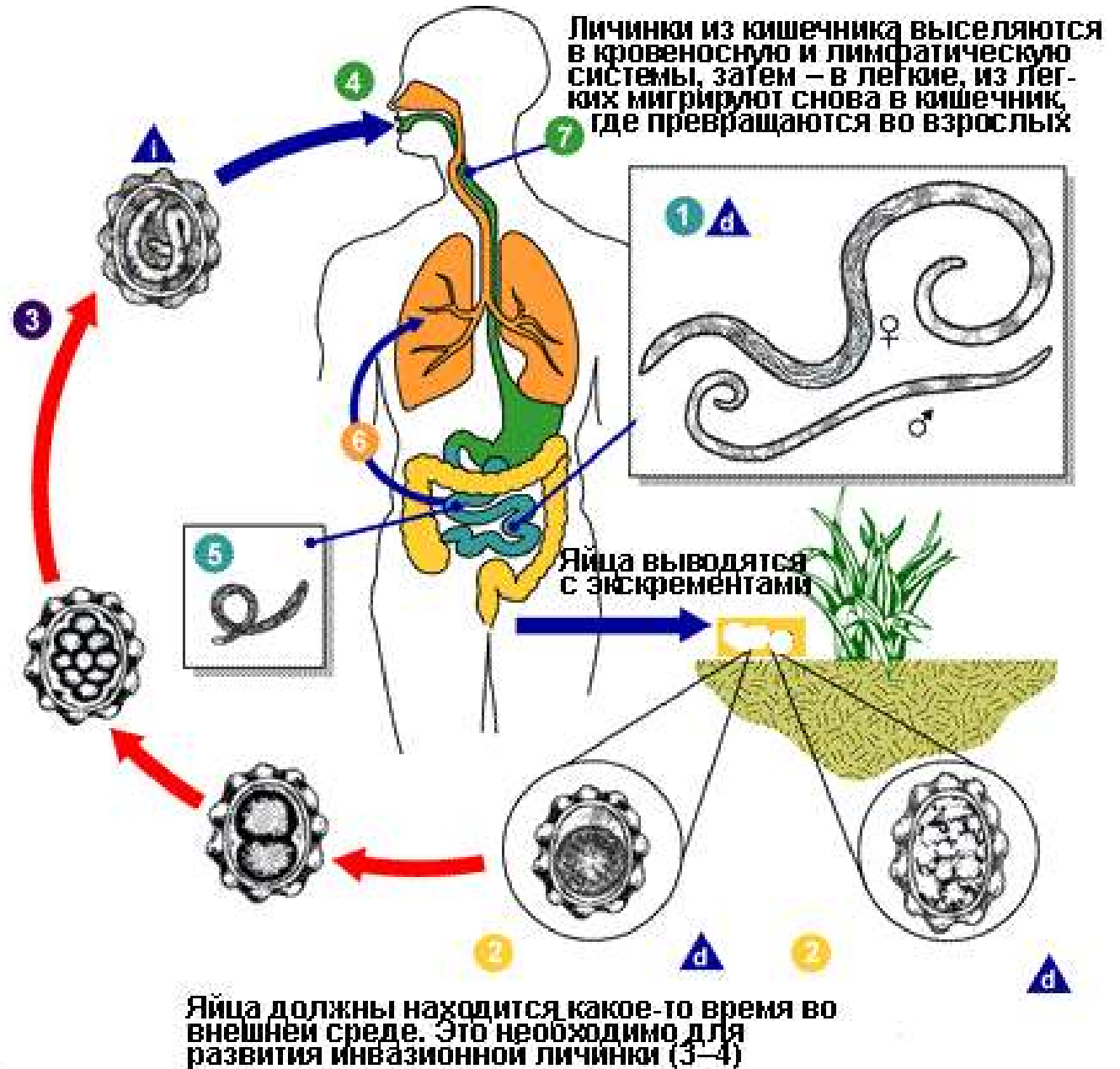
Трихоцефалез



Trichocephalus trichiurus —
власоглав

(Из “Жизни животных”)

Аскаридоз



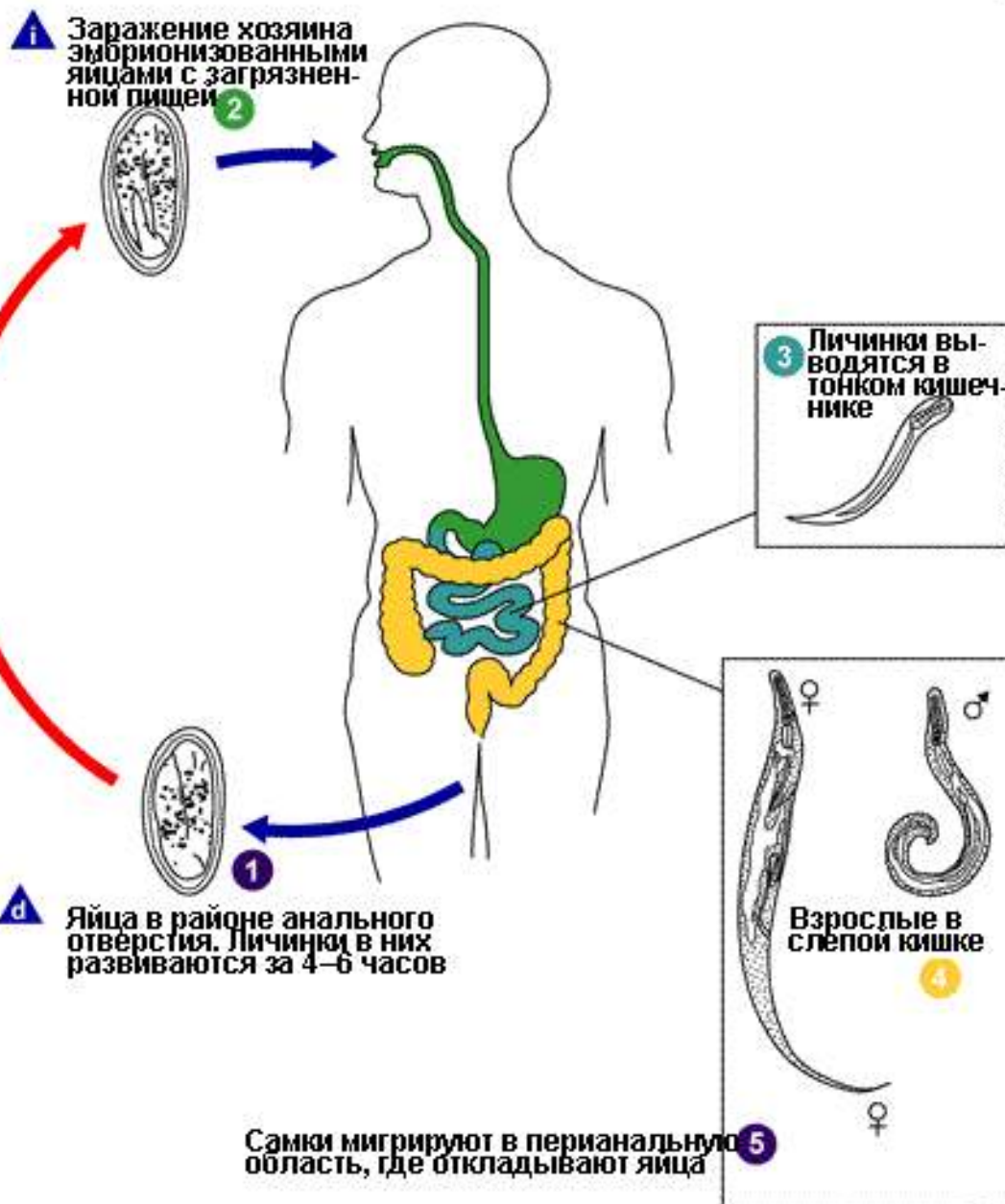
Ascaris lumbricoides —
Аскарида человека

Энтеробиоз



9ц /99

© BIODIDAC, Livingstone



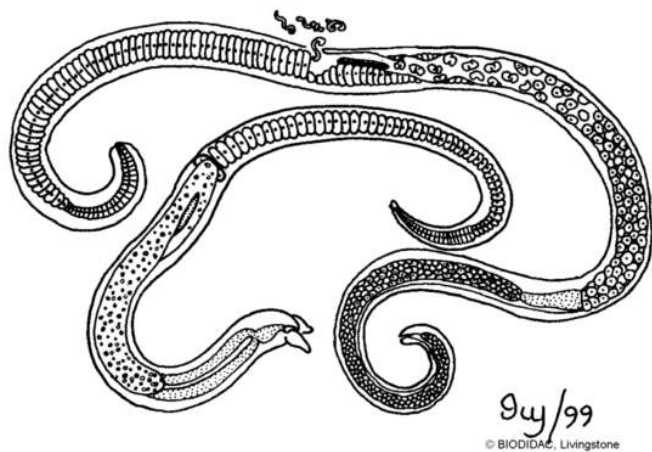
Enterobius vermicularis — острица

Мермитиды — паразиты насекомых и других членистоногих, а также кольчатых червей и моллюсков.



Pre-adult *Hexameris* sp.
emerging from *H. zea* larva.

Личинки 1-го возраста мермитид, как правило, живут свободно и активно двигаются в поисках перспективного хозяина. При его обнаружении, чаще всего, они “вгрызаются” в его покровы и проникают внутрь. Затем линяют и превращаются в паразитических личинок, которые после нескольких линек вырастают во взрослых червей, покидающих хозяина. Размножение происходит в открытой среде. Мермитиды часто влияют на поведение хозяина: например, насекомое-хозяин вдруг стремится к воде (в которую должны попасть взрослые особи)



Трихинеллез

**Trichinella spiralis —
“трихина”
+ до 10 видов-двойников**



CDC DPDx -
<http://www.cdc.gov/dpdx/trichinellosis/gallery.html#larvaebear>

Public Domain
File:Trichinella HBb.jpg

Нитчатки, или филлярии

Филляриозы

Не менее 10 видов

Главным образом в тропических регионах

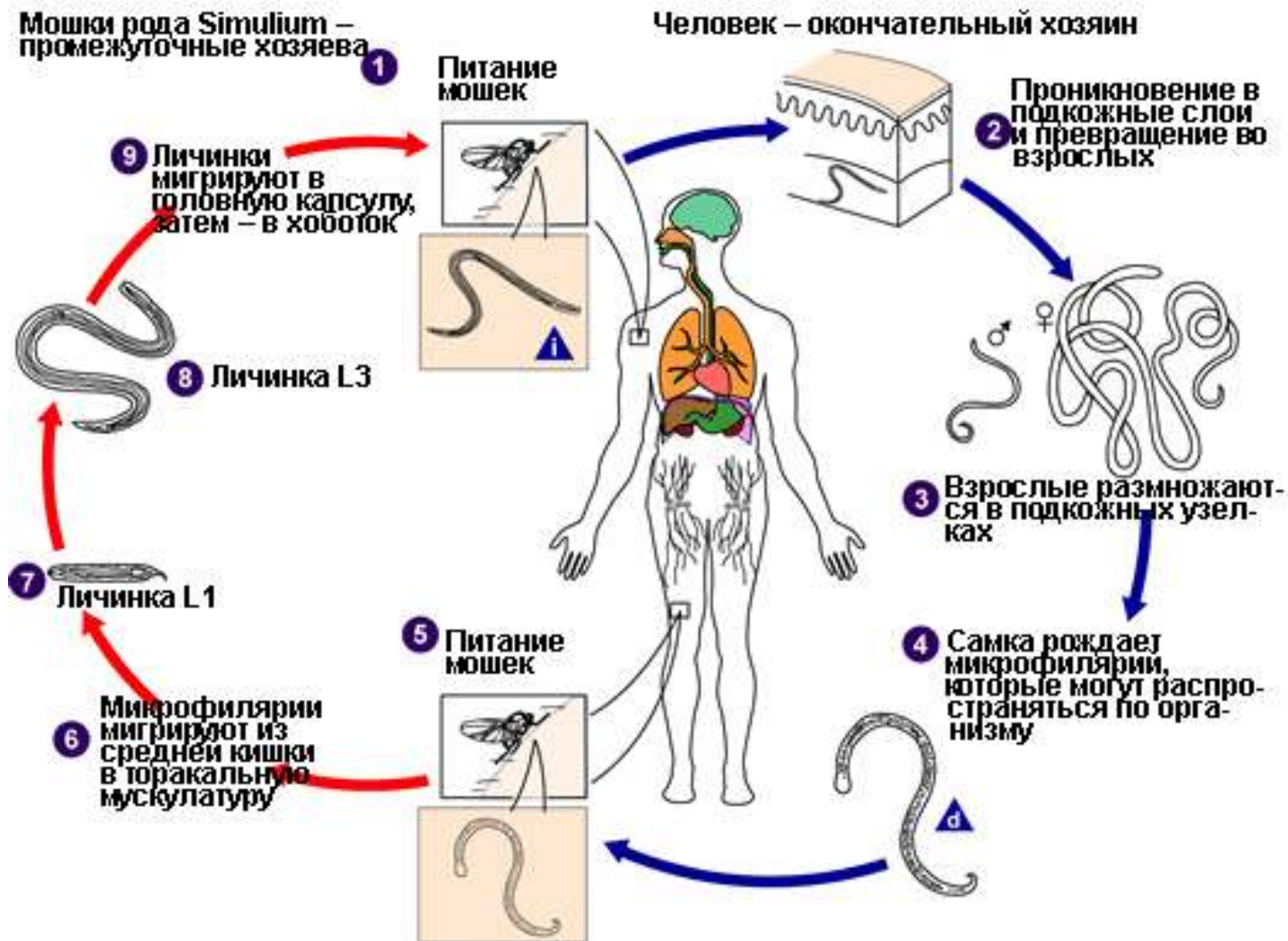
Заражено до 250 млн человек



Элефантиаз (*Wuchereria bancrofti*)

Онхоцеркоз

Onchocerca volvulus



Африка, Юго-Западная Азия, Центральная и Южная Америка — до 30 млн человек

Родство нематод по-прежнему под вопросом. Несомненно, к ним близки так называемые головохоботные.

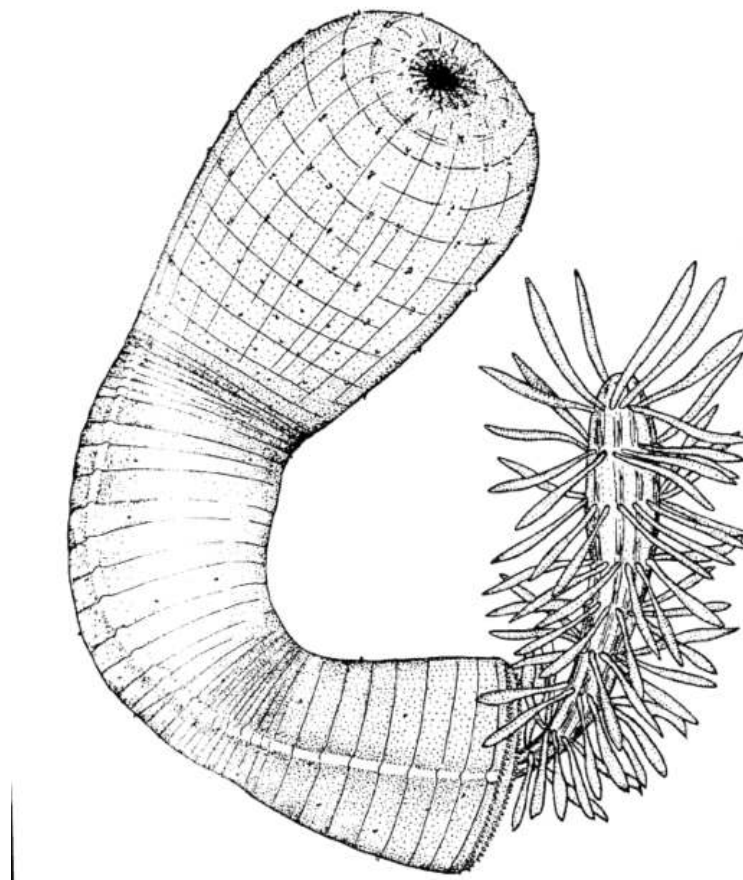
Сейчас исследователи обычно сближают нематод (и головохоботных) с членистоногими и близкими к ним группами. Это объединение определяется развитием экзоскелета, регулярными линьками и участием в регуляции линек гормонов групп экдизона. Вместе с тем нематоды принципиально отличаются по развитию первичной полости тела (членистоногие — вторичнополостные животные), уникальной иннервации мышечных клеток, очень упрощенной выделительной системе, отсутствию кровеносной системы.

**Тип (группа типов) Cephalorhyncha
(≈ Scalidophora + Nematomorpha) —
головохоботные**

Головохоботные традиционно сближались с так называемыми круглыми червями, но после исключения из их числа ряда других таксонов (например, тех же коловраток), несомненно, должны рассматриваться как отдельный таксон высокого ранга, возможно, даже как группа типов

Тело разделено на два отдела: хоботный и туловищный. Хоботный (или интроверт) состоит из (1) ротового конуса с направленными вперед придатками (стилеты), (2) средней части с сенсорно-локомоторными придатками (скалидами), сопряженными с нервными окончаниями, и (3) шейной области. Нервная система с окологлоточным нервным кольцом и брюшным нервным стволом. Развита хитинизированная кутикула и первичная полость тела. В онтогенезе — линьки.

Всего около 800 видов.

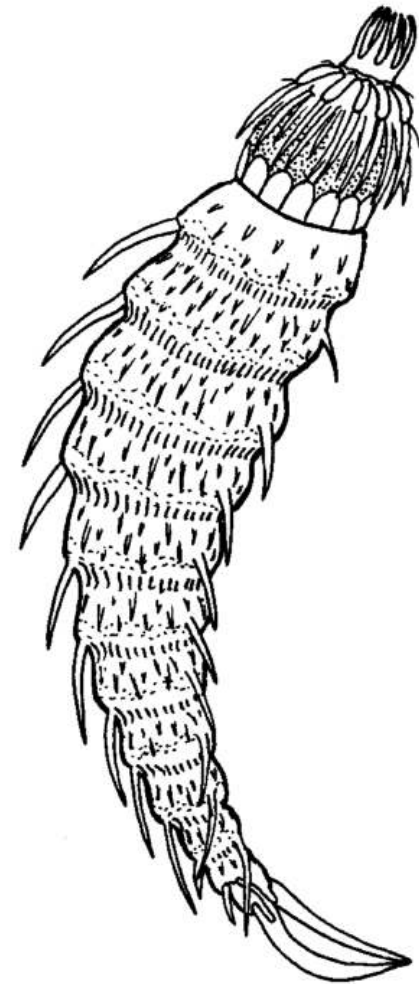


Priapulopsis australis

(Из Андрианова и Малахова, 1999)

Класс Kinorhyncha — Киноринхи

Мелкие (до 1 мм) роющие морские донные формы. Шипообразные скалиды интроверта и шипы на туловище используются для движения. Тело покрыто панцирем из плотных хитиновых пластинок, формирующих внешнюю сегментацию. Кожно-мускульного мешка нет. Эктодермальный эпителий — синцитиальный. Развита своеобразная поперечнополосатая мускулатура. 2 протонефридия. Раздельнополы. Около 270 видов.



94/96

Класс Priapulida — Приапулиды

Морские роющие формы (до нескольких десятков сантиметров), известные с кембрия. У некоторых есть хвост(ы). Детритофаги и хищники. По крайней мере у одного вида описано радиальное равномерное дробление. В ходе линьки обычно сбрасывается только наружная хитинизированная часть кутикулы.

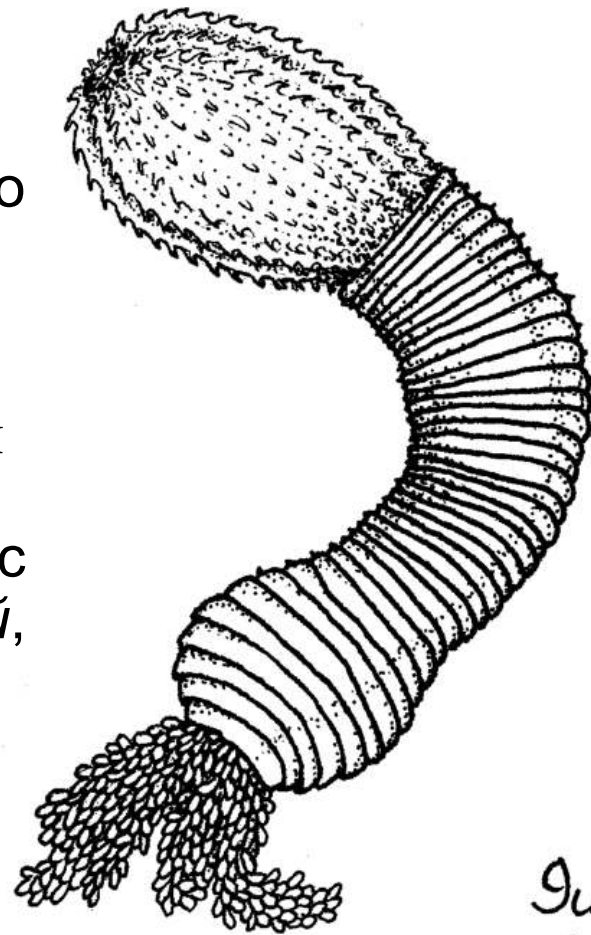
В онтогенезе обычно есть личинка с кутикулярным панцирем — *лорикой*, но есть виды с прямым развитием.

В первичной полости тела есть гемоэритрин.

Протонефридиальная выделительная и половая система объединены.

Раздельнополые животные.

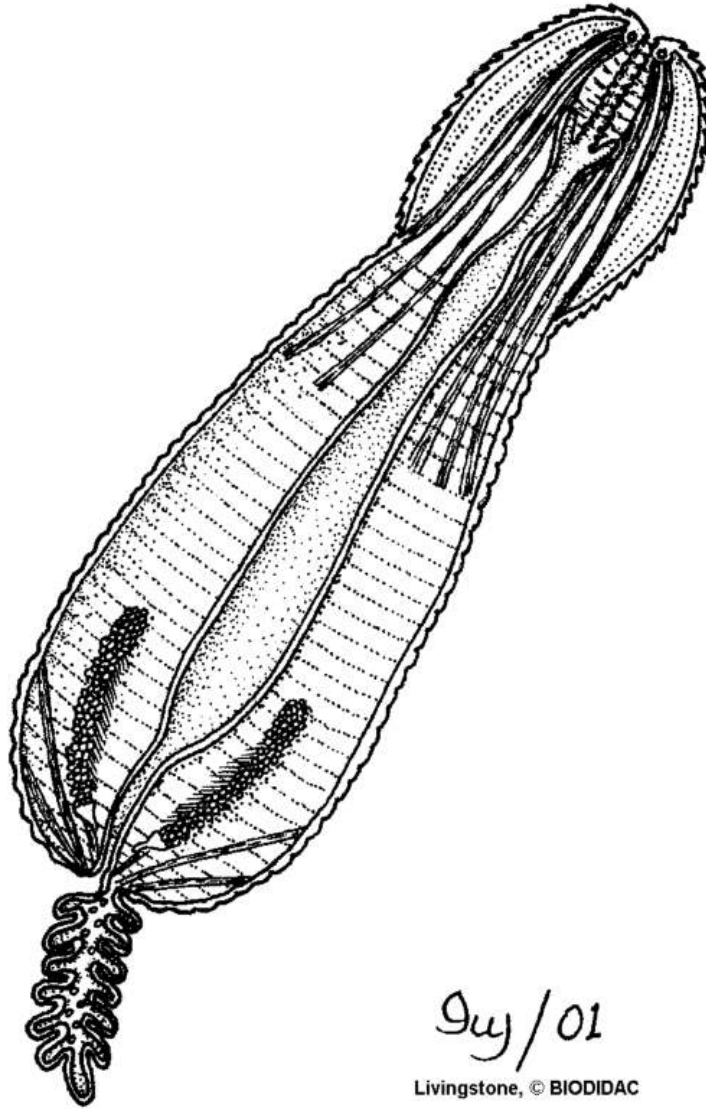
Около 20 современных видов.



Livingstone, © BIODIDAC

9/01

Внутреннее строение приапулиды



9y/01

Livingstone, © BIODIDAC

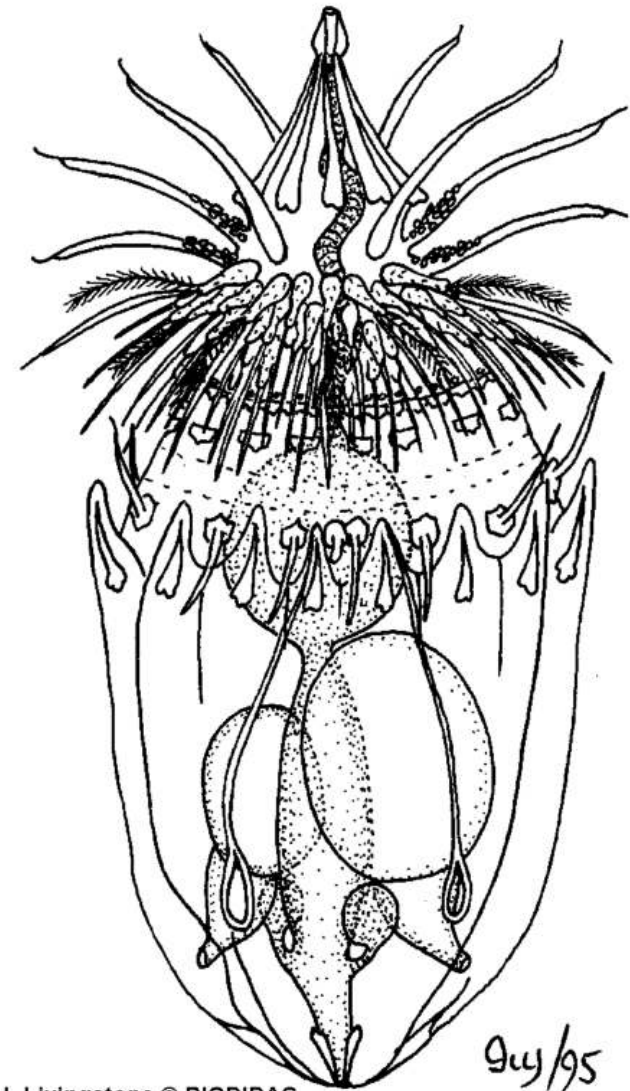
Класс Loricifera — Лорициферы

Мелкие (до 1 мм) морские формы с кутикулярным панцирем — *лорикой*, живущие между частичками морского грунта.

Взрослые лорициферы похожи на личинок некоторых приапид; Обычно раздельнополы. В онтогенезе может быть личинка. У личинок первичная полость тела редуцирована, то же наблюдается и у взрослых особей некоторых видов.

Некоторые исследователи считают лорицифер неотеническими представителями типа (то есть в ходе эволюции у них появилась способность размножаться на личиночных стадиях, а исходная взрослая стадия исчезла).

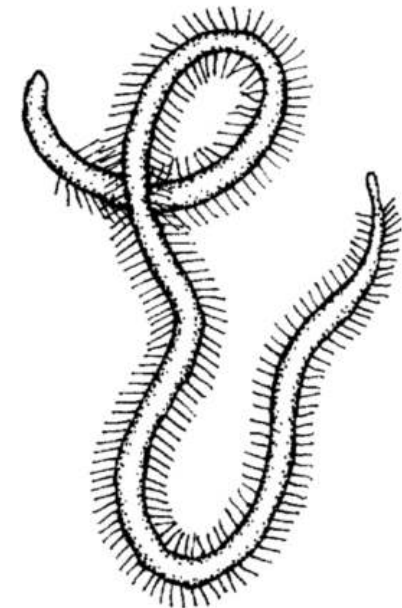
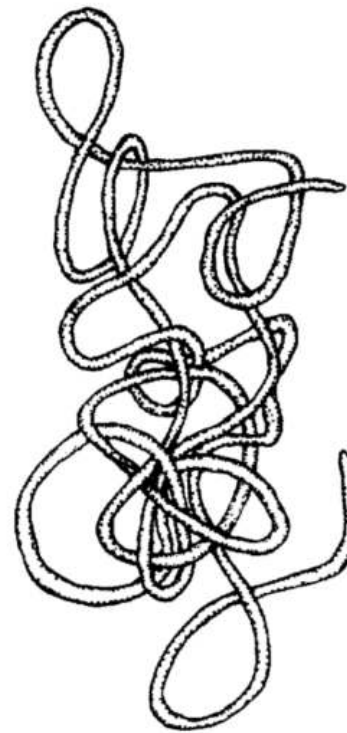
Около 140 видов.



I. Livingstone © BIODIDAC

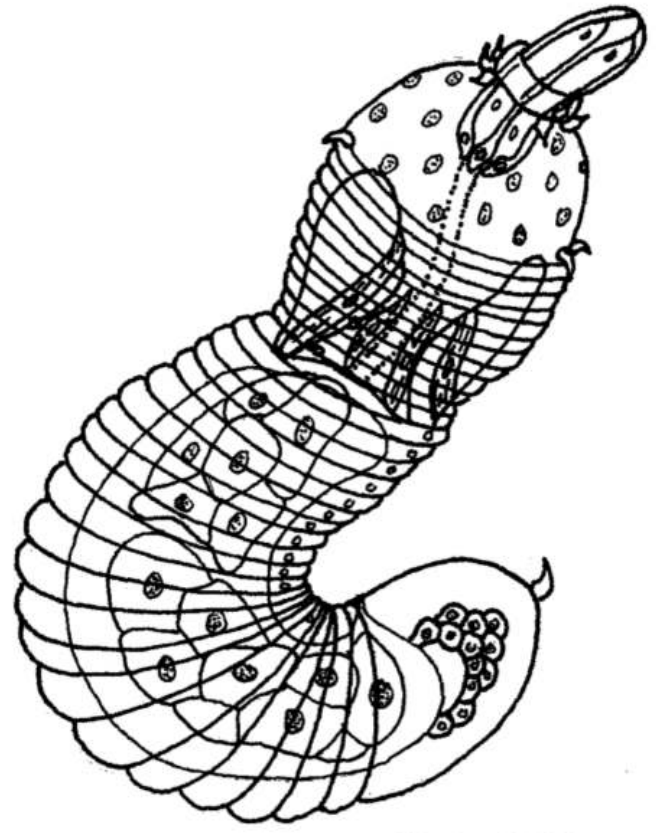
Класс Nematomorpha — Волосатики

Паразиты членистоногих, в той или иной степени связанные с водной средой (обычно пресными водами). Тело взрослой особи длинное, волосовидное. Внутри тела хорошо развита мезодермальная паренхима, частично замещающая первичную полость тела. У части видов редуцируется передняя часть пищеварительного тракта. Выделительной системы нет. Обычно раздельнополы. Личинка устроена по общему для головохоботных типу.



Vec/01
Stitch, © BIODIDAC

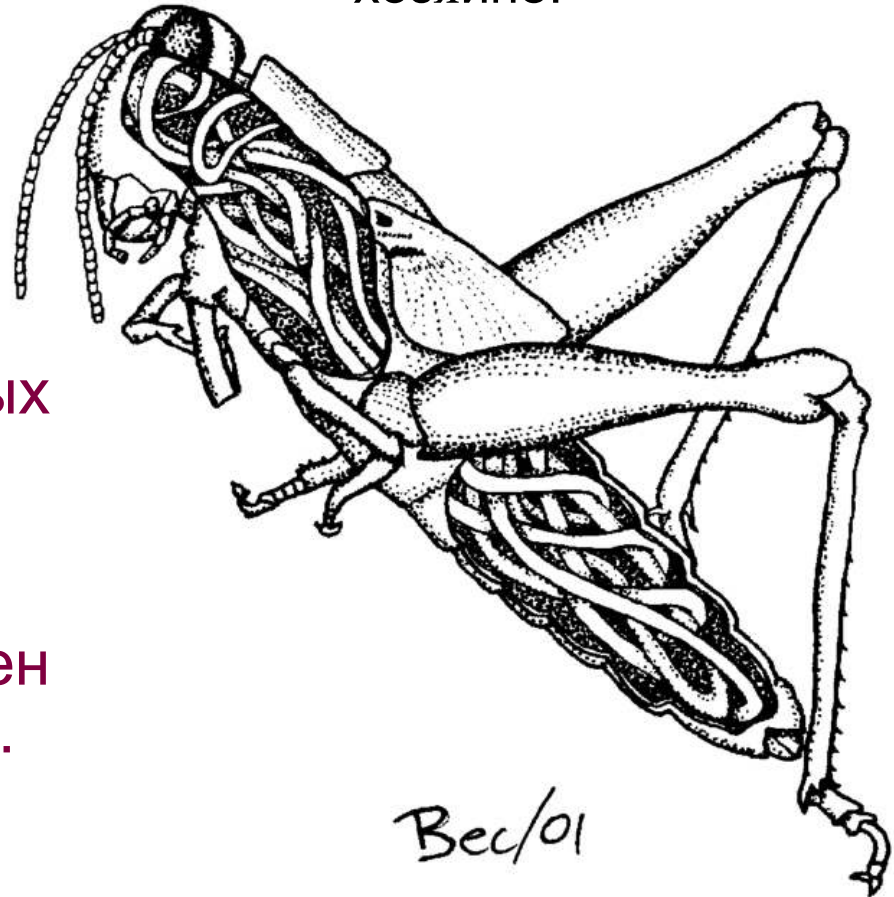
Около 350 видов.



Личинка волосатика

Размножение волосатиков происходит в воде. Из яйца выходит личинка, обычно проникающая в водную личинку какого-то насекомого. Наземные насекомые заражаются в результате поедания личинок водных насекомых с паразитом. После завершения развития взрослый волосатик покидает хозяина и должен оказаться в водной среде. Известно, что развитие некоторых волосатиков меняет поведение их хозяев: например, наблюдается необычное “стремление” к водоемам.

Взрослый волосатик в окончательном хозяине.



Stritch, © BIODIDAC

Родство головохоботных и нематод достаточно очевидно. Нередко волосатиков сейчас выделяют в самостоятельный тип и сближают его с нематодами. Вместе с тем по целому ряду признаков волосатики близки именно к головохоботным: это и организации личинки, и строение нервной системы.

Интересна некоторая специфика приапулид, у которых известно типичное для вторичноротых радиальное равномерное дробление.

**Целомические, или
вторичнополостные,
животные — Coelomata**



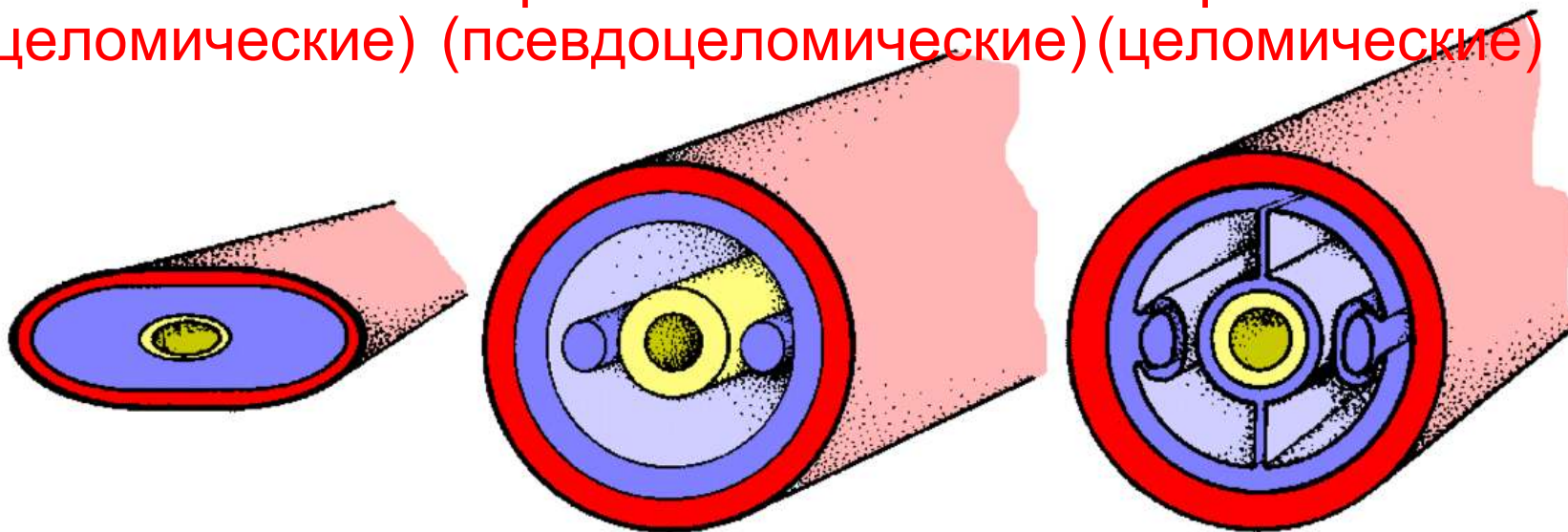
Бесполостные
(ацеломические)



Первичнополостные
(псевдоцеломические)



Вторичнополостные
(целомические)



Целоматы в целом характеризуются развитием вторичной полости тела (целома) мезодермального происхождения.

Целом ограничен своим собственным эпителием (мезодермальным) и представлен серией пар целомических мешков, лежащих вдоль тела внутри него. Как правило, таких пар не менее трех, а часто заметно больше.

Целом, как и псевдоцелом, выполняет функции гидростатического скелета. Кроме того, стенки соседних целомических мешков обеспечивают поддержку внутри тела других систем жизнеобеспечения: пищеварительной, кровеносной, отчасти нервной. Дополнительная изоляция вторичной полости тела целомическим эпителием у многих целомат приводит к смещению внутрь целомических мешков частей половой и выделительной систем.

Характер организации внутреннего пространства животных, расположенного между эктодермальным и энтодермальным эпителием, традиционно рассматривался в качестве одного из важнейших эволюционных признаков.

Соответственно, считалось (а некоторые исследователи считают и сейчас), что в целом макроэволюция настоящих животных шла от бесполостных к первичнополостным (псевдоцеломатам), а от последних — к вторичнополостным (целоматам).

Вместе с тем молекулярно-генетические сопоставления последних лет позволяют многим исследователям отстаивать гипотезу о том, что появление целома происходило в ходе эволюции неоднократно. При этом обычно предполагается, что среди трехслойных отделение вторичноротых произошло раньше, а затем первичноротые разделились на Spiralia (плоские, кольчатые черви, моллюски, лофофораты и др.) и Ecdysozoa (круглые черви, членистоногие и др.).

Типичные различия онтогенеза примитивных представителей первичноротых и вторичноротых целомат

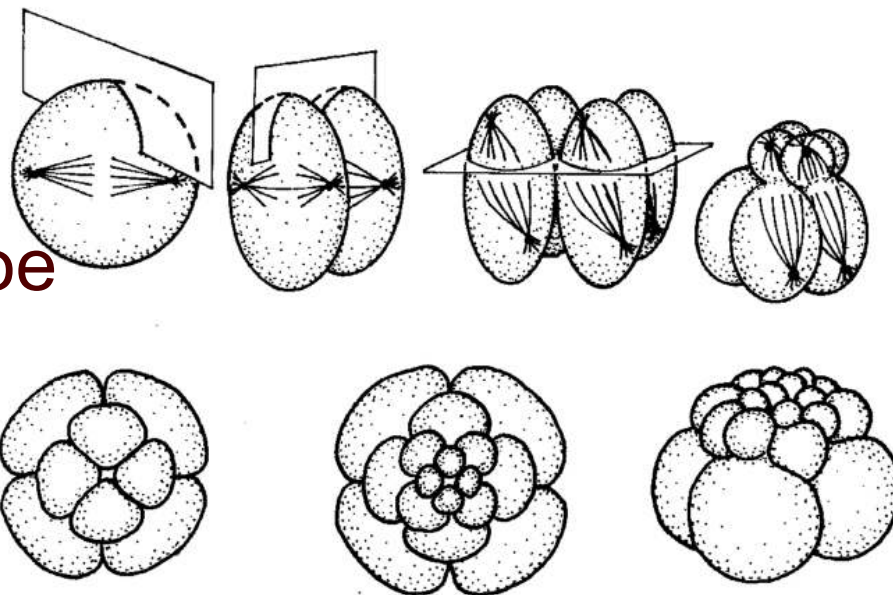
Первичноротые

- ✧ Зигота — с неравномерным распределением желтка
- ✧ Полное дробление неравномерное, спиральное
- ✧ Путь образования целомической мезодермы — телобластический
- ✧ Дефинитивный рот образуется в пределах бластопора

Вторичноротые

- ✧ Зигота — с более или менее равномерным распределением желтка
- ✧ Полное дробление равномерное, радиальное
- ✧ Путь образования целомической мезодермы — энтероцельный
- ✧ Дефинитивный рот образуется за пределами бластопора

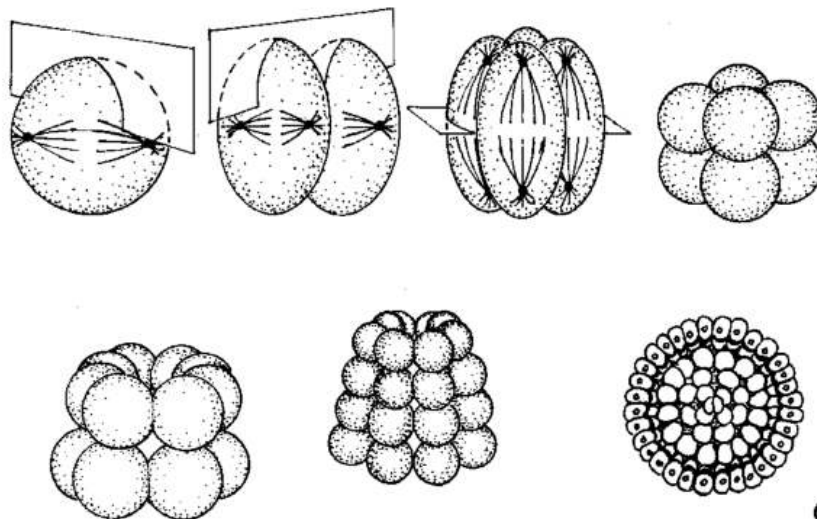
Неравномерное спиральное дробление



I. Livingstone © BIODIDAC

94/95

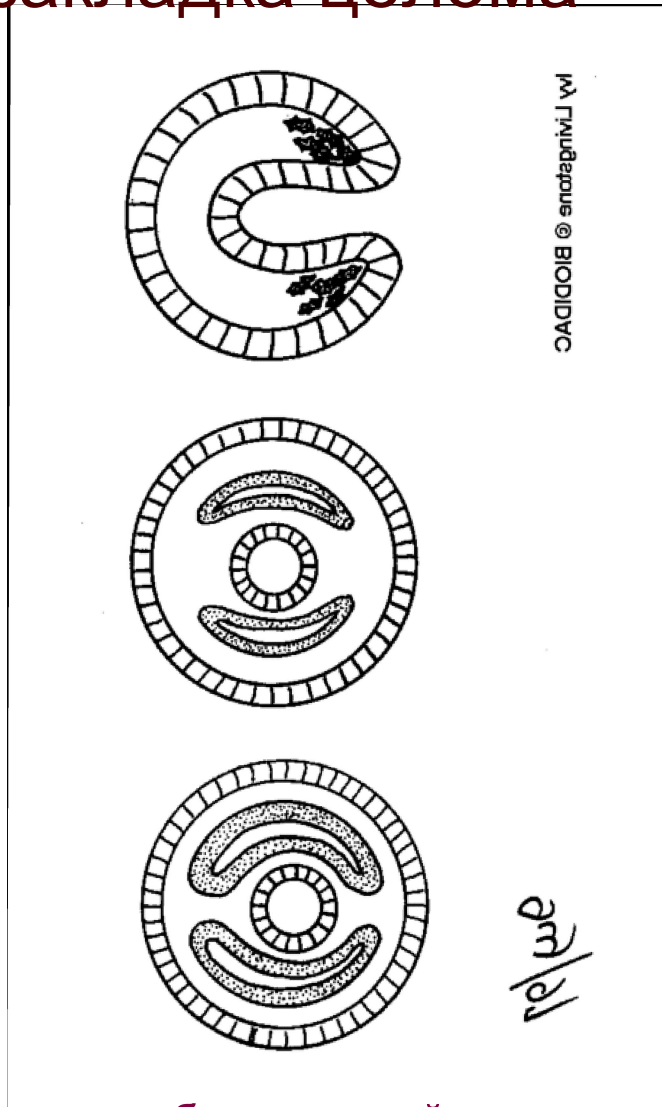
Равномерное радиальное дробление



Livingstone © BIODIDAC

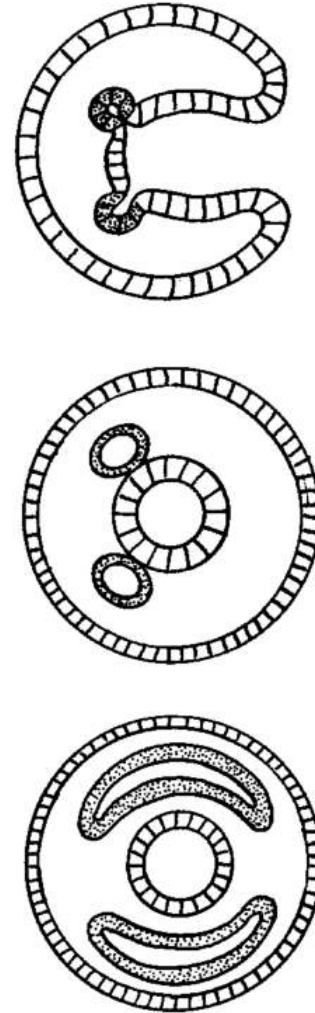
94/95

Телобластическая закладка целома



Энтероцельная закладка целома

© BIODIDAC



Как при телобластический, так и энтероцельной закладке целома целомическая мезодерма, как правило, связана по происхождению с энтодермальным зародышевым листком, только у первичноротых это происходит в онтогенезе намного раньше, чем у вторичноротых.