

О саккоглоссусе, зоологах и перевернутых хордовых

О.В.Ежова,

кандидат биологических наук,

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

В.В.Малахов, член-корреспондент РАН,

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

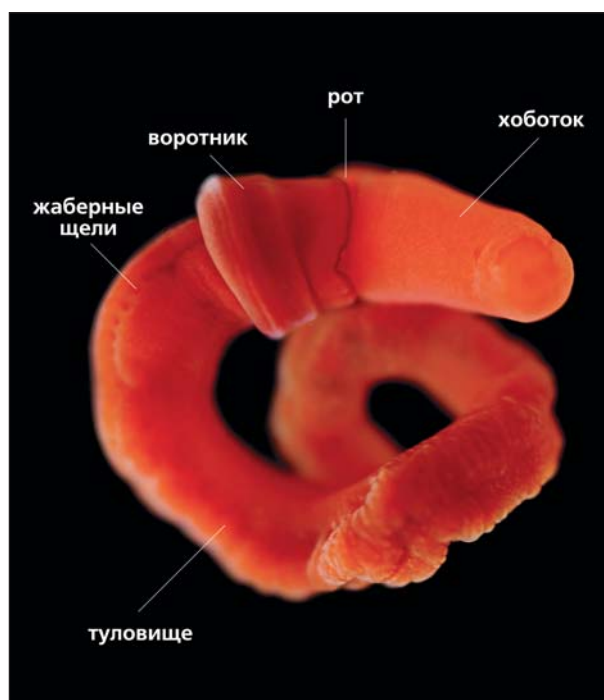
В начале 1880-х годов профессор Императорского Санкт-Петербургского университета Н.П.Вагнер, работая на основанной им Соловецкой биологической станции, исследовал фауну Белого моря и обнаружил небольших червеобразных животных ярко-оранжевого цвета, источающих слабый аптечный запах. Вагнер описал этих животных как новый вид — баляноглосс Мережковского (*Balanoglossus mereschkowskii*), назвав его в честь К.С.Мережковского — выдающегося русского биолога, антрополога и философа, участвовавшего вместе с Вагнером в Беломорской экспедиции 1876 г. [1, 2]. Позднее один из учеников Вагнера — 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 Мережковского (*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?!

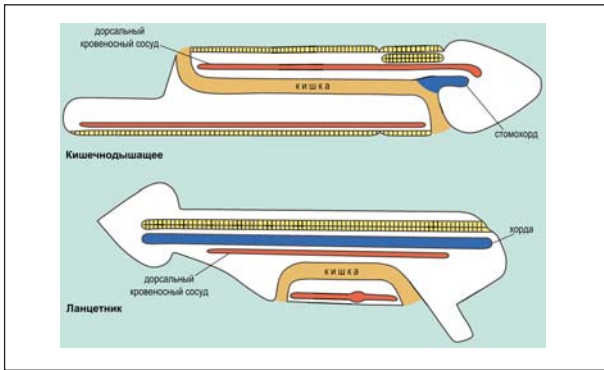
Таинственную структуру полухордовых сочли гомологом опорной струны низших хордовых — нотохорда (от греч. νωτον — спина и χορδη —



Беломорский кишечнодышащий — саккоглоссус Мережковского.

Фото А.А.Семенова

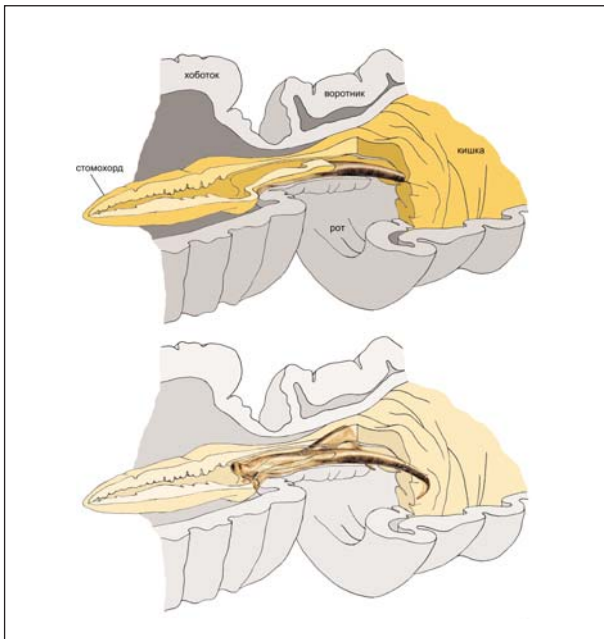
струна). И все же это была не совсем хорда: у настоящих хордовых она располагается над кишкой и кровеносным сосудом, а у полухордовых эта структура находится между ними, да и, по мнению И.В.Шпенгеля и других зоологов [4], больше похожа на преоральный вырост (дивертикул) передней части кишки. А.Виллей предложил именовать его стомохордом (от греч. ζτομα — отверстие, рот и χορδη) [5]. 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 [6].



Расположение опорных структур относительно кровеносных сосудов и кишечной трубки у кишечнодышащего (полухордовые; сверху) и ланцетника (хордовые).

В середине XX в. высказывались предположения, что стомоход — 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 [7].

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 баяноглоссы (*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 — стомоход и укрепляющая его хрящеподобная «вилочка».

животных Enteropneusta (от греч. *εντερο* — кишка и *πνευμοναζ* — 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

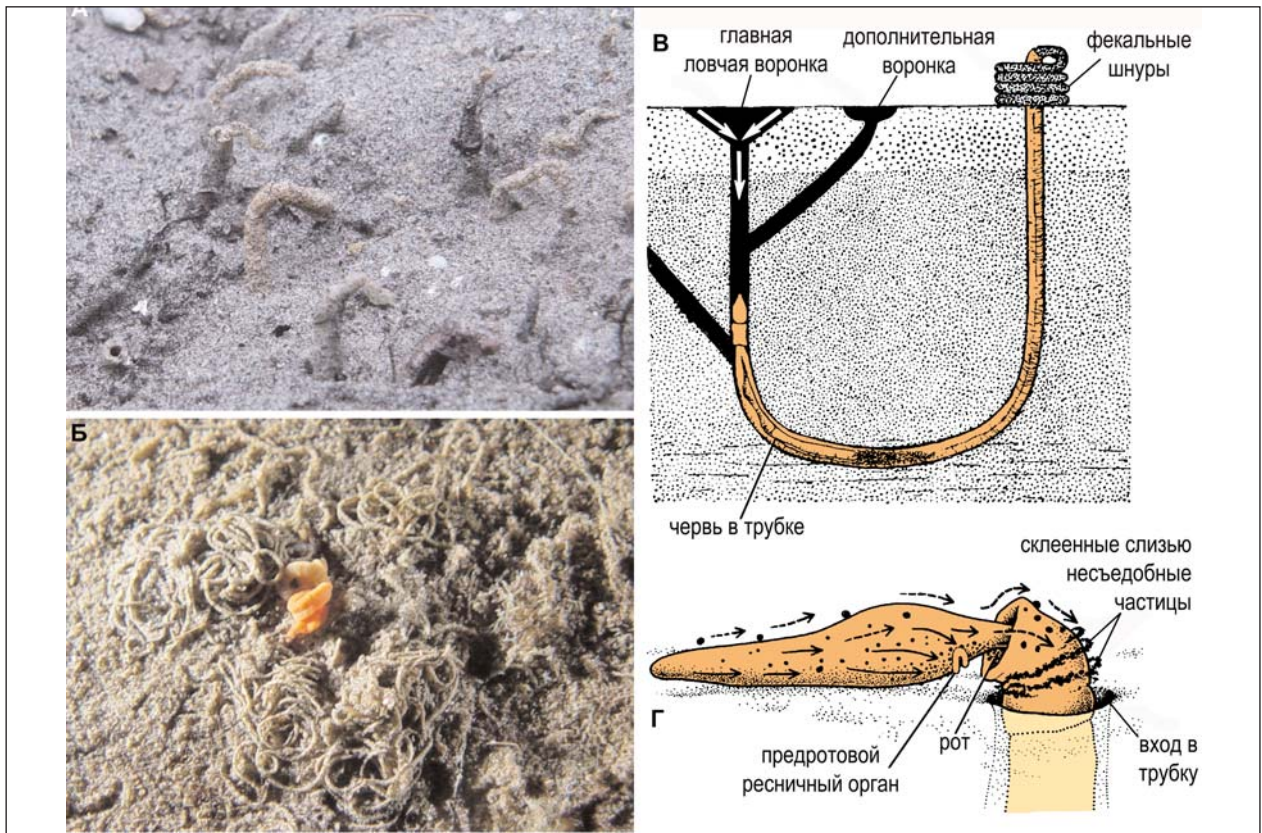
Все кишечнодышащие — это червеобразные организмы, тело которых густо покрыто ресничками и состоит из трех отделов, соответствующих отделам целома (от греч. *κοιλωμα* — углубление, полость): мускулистого, плотного хоботка (протоцеля), короткого воротника (мезоцеля) и длинного, мягкого туловища (метацеля). 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 и 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 [9]. 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, в кишку открываются щели 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 крови в воду происходит через своеобразный



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.Жадан) и схема питания кишечнодышащих (справа сверху — *Balanoglossus clavigerus* [6], внизу — *Saccoglossus* sp. [8]). Сплошными стрелками показан путь съедобных частиц, прерывистыми — несъедобных.

фильтр — базальную пластинку эпителия. Таким образом, жабры кишечнодышащих выполняют не только дыхательную, но и выделительную функцию. Однако главный выделительный орган этих животных — сердце-почка (гломерулюс), густая сеть кровеносных сосудов, толстым валиком окружающая стомохорд. Кровь в сосуды поступает из сердца, лежащего на спинной (дорсальной) стороне стомохорды. По сути, сердце кишечнодышащих — это продолжение спинного кровеносного сосуда, который проходит «дорсальнее» стомохорды, 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 гастродермисом стомохорды и целотелием перикарда. Сосуды гломерулюса залегают в складках между целотелием перикарда и эпителием, выстилающим целом хоботка. Базальные пластинки, между которыми 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, просочив-

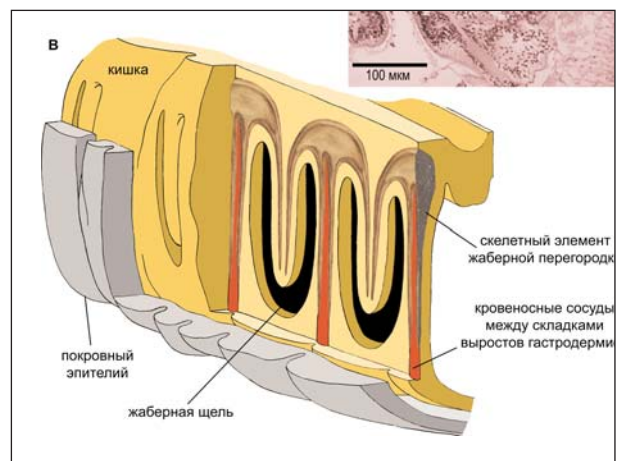
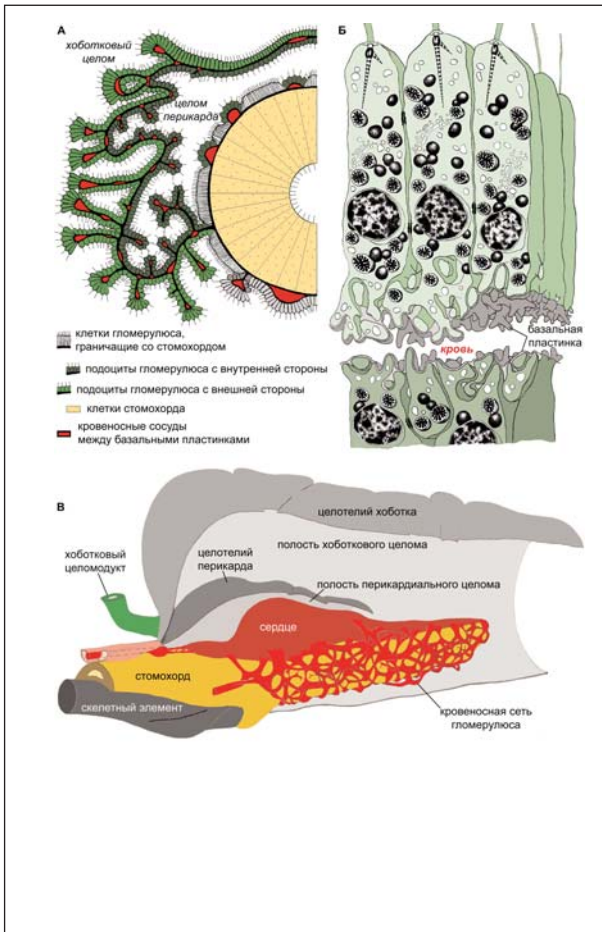


Схема строения стенки тела саккоглоссуса с жаберными щелями и жаберными перегородками.



Гломерулюс и выделительный аппарат саккоглоссуса: а — схема поперечного среза через гломерулюс; б — подоциты гломерулюса; в — реконструкция выделительного аппарата в хоботке [10].

шиеся 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. κοιλώμα и лат. ductus — отвод, канал) хоботка, выполняющий выделительную функцию, не образует никакого извитого канальца, как у других животных — кольчатых червей, моллюсков, ракообразных и т.д. У большинства кишечноресничных 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, кишечноресничные существуют благодаря простому прокачиванию морской воды через свой организм.

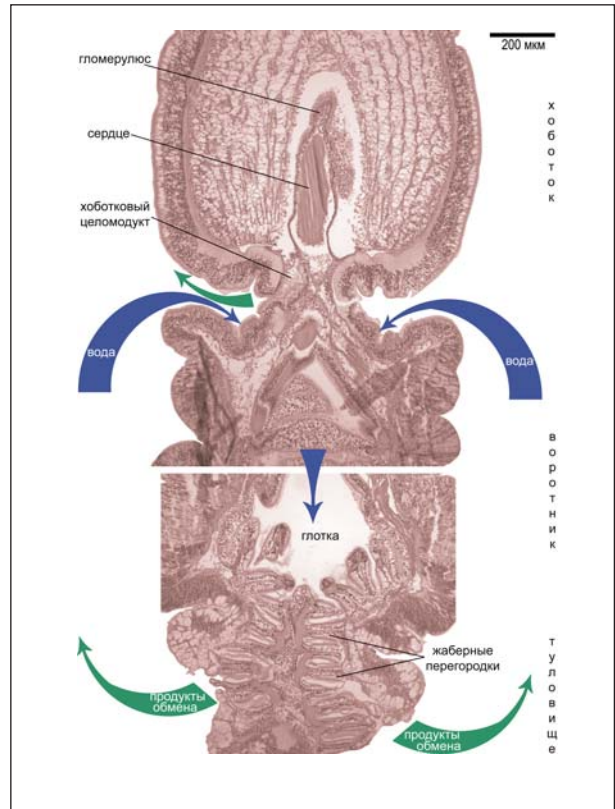


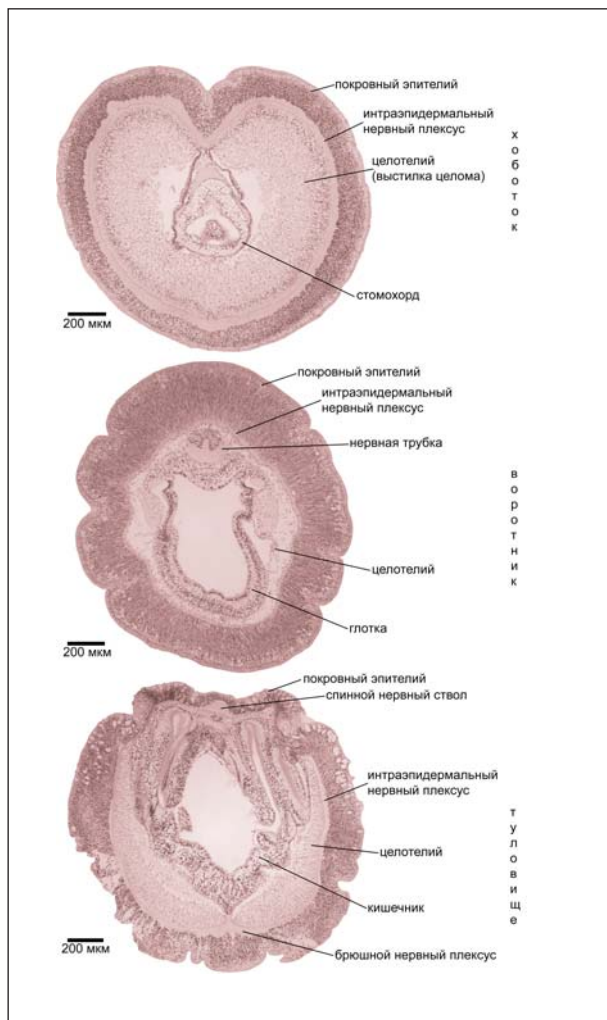
Схема прокачивания воды и вывода продуктов обмена веществ через организм саккоглоссуса. Вода, обогащенная собранным детритом, поступает в рот и глотку, оставляя органические вещества в кишечной трубке, выходит наружу через жаберные щели туловища, отдавая в кровь кислород и забирая из крови продукты обмена.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

Почти без чувств

Все тело кишечноресничных животных покрыто однослойным столбчатым ресничным эпителием, причем гуще всего реснички расположены на ventральной стороне хоботка непосредственно перед ртом — в области поперечного желобка. Возможно, сам желобок или его густые реснички служат для хеморецепции питания [6]. 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), прикрытый сверху клетками покровного эпителия, и, похоже, ни в каких органах чувств не нуждается!

Слабое нервное сплетение присутствует и в базальной части гастродермиса. В коротком



Поперечные срезы разных отделов тела саккоглоссуса.

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 образо-

ваны 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 прикрывает сердце. Также традиционно выделяют парные перигемальные целома в воротнике, но это — просто передние выросты метацелей.

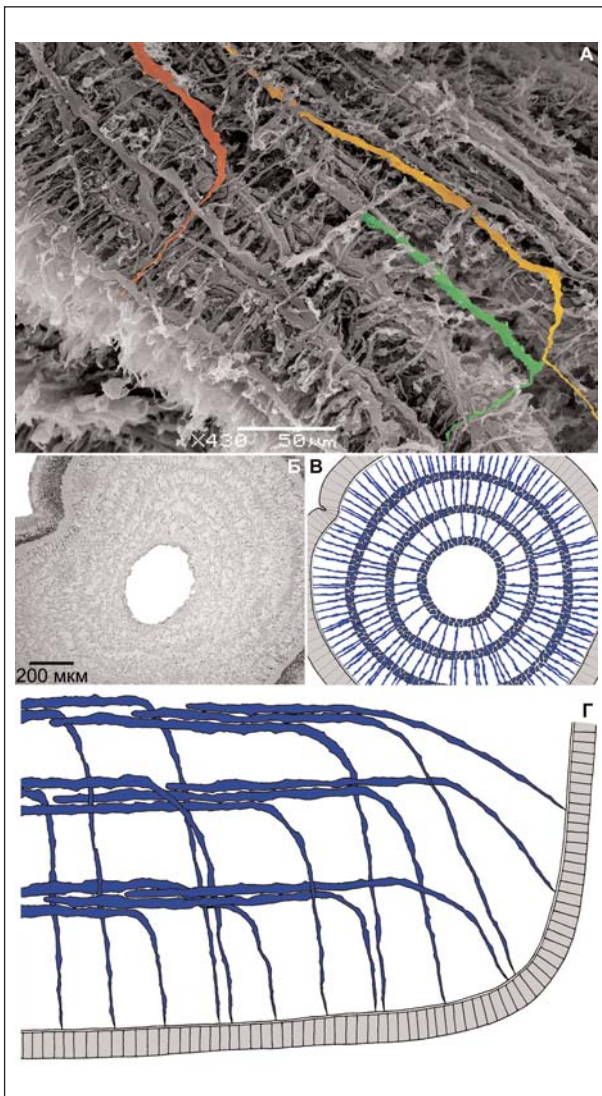
Выстилка всех целома — туловищного, воротникового, хоботкового и перикардиального — и их целомодуктов представляет собой все тот же однослойный жгутиковый эпителий, образованный эпителиально-мышечными клетками.

Мощная мускулатура кишечнодышащих, позволяющая им рыть норки в донном грунте, состоит из очень вытянутых клеток, мышечные волокна в которых занимают большую часть объема [10]. 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!

Различными учеными отмечалось наличие у кишечнодышащих продольных и радиальных мышц. Это в самом деле так, только эти мышцы образованы клетками одного и того же однослойного эпителия! Просто на одном своем участке такая клетка располагается радиально, а 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. Кровеносные 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 гломерулюса — это сеть сосудов в основном веществе между базальными пластинками перикардиального и хоботкового целотелиев. И все остальные кровеносные сосуды и капилляры устроены таким же образом. Более того, у ки-



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.

шечнодышащих 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 распространившуюся в последние годы гипотезу перевернутости хордовых животных, то...

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 выяснения пути эволюции, приведшего от беспозвоночных животных к позвоночным.

Ковалевский с этой целью исследовал ланцетника, асцидию и баляноглосса. 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 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 *Balanoglossus*. 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 дви-

жется 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 на личиночной стадии 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, выводющие 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 [11] и У.Паттен [12]. 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 следующее:

- правый протоцель у хордовых больше левого протоцеля, а у остальных вторичноротых — наоборот;
- отверстия целомов у хордовых открываются на брюшной, а не на спинной стороне;
- кровь у хордовых по брюшной стороне течет вперед, а по спинной — назад;
- сердце хордовых располагается на брюшной, а не на спинной стороне;

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

— нервная пластинка хордовых, 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 [13], 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 («между» Tunicata и Acrania+Vertebrata), поскольку между личинками оболочников, с одной стороны, и бесчерепными и позвоночными хордовыми, с другой стороны, существует одно важное различие. У личинок асцидий рот располагается на той же стороне, что и нервная трубка, т.е. на исходно брюшной стороне. Acrania демонстрируют перемещение рта в онтогенезе 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 ста-

рой, морфологически брюшной, стороны на новую, физиологически брюшную [14].

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 *Asgania* 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 концепции 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, испытавшие 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. ■

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

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. Horst C.J. van der Hemichordata // Bronns H.G. Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Leipzig, 1939.
4. 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.
5. 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.
6. Human L.H. The Invertebrates: Smaller Coelomate Groups. NY, 1959. V. 5. P. 72—154.
7. Newell G.E. The homology of the stomochord of the Enteropneusta // Proc. Zool. Soc. L., 1952. V.121. №6. P.741—746.
8. Ruppert E.E., Fox R.S., Barnes R.D. Invertebrate Zoology. Belmont, 2004. V.27. P.857—871.
9. Knight-Jones E.W. Feeding in *Saccoglossus* (Enteropneusta) // Proc. Zool. Soc. L. 1953. №123. P. 637—654.
10. Ежова О.В., Малахов В.В. Микроскопическая анатомия и ультраструктура скелетно-рено-перикардального комплекса *Saccoglossus mereschkowskii* (Hemichordata, Enteropneusta). // Зоологический журнал. 2010. Т.89. №8. С.899—923.
11. Gaskell W.H. The Origin of Vertebrates. L., 1908.
12. Patten W. The evolution of the vertebrates and their kin. L., 1912.
13. Малахов В.В. Проблема основного плана строения в различных группах вторичноротых животных // Журн. общ. биологии. 1977. Т.38. №4. С.485—499.
14. Малахов В.В. Происхождение хордовых животных // Соросовский образоват. журнал. Биология. 1996. №7. С.2—9.