

**МИНИСТЕРСТВО ВЫСШЕГО И СРЕДНЕГО  
СПЕЦИАЛЬНОГО ОБРАЗОВАНИЯ РЕСПУБЛИКИ  
УЗБЕКИСТАНА**

**ГУЛИСТАНСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ**



**КАФЕДРА БИОЛОГИИ**

**УЧЕБНО-МЕТОДИЧЕСКИЙ КОМПЛЕКС ПО  
ЗООЛОГИИ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ**

<b>Область знаний:</b>	<b>500 000 -</b>	<b>Естественные науки, математика и статистика</b>
<b>Область образования:</b>	<b>510 000 -</b>	<b>Биология и смежные предметы</b>
<b>Направления образования:</b>	<b>60510100-</b>	<b>Биология ( по видам)</b>

**Гулистан – 2022**

Данный учебно-методический комплекс предназначен студентам обучающимся по направлению биология – 60510100. Учебно-методический комплекс подготовлен согласно требованиям типовой программы по Зоологии утвержденной 28.08.2021 года (протоколом №1) Учебно-методическим советом Гулстанского государственного университета.

**Составитель:**

**А.Т.Каримкулов** – доцент кафедры Биологии ГулГУ, кандидат биологических наук.

**Рецензент:**

**А.Пазилов** – профессор кафедры Биологии ГулГУ, доктор биологических наук.

Учебно-методический комплекс представлен к утверждению Учебно-методическим советом факультета Естественных наук Гулистанского государственного университета (протоколом № \_\_\_\_ от “\_\_\_\_” августа 2022 года).

## СОДЕРЖАНИЕ

<b>ПРЕДИСЛОВИЕ.....</b>	<b>4</b>
<b>ЛЕКЦИОННЫЕ МАТЕРИАЛЫ.....</b>	<b>5</b>
<b>ПРАКТИЧЕСКИЕ ЗАНЯТИЯ.....</b>	<b>271</b>
<b>САМОСТОЯТЕЛЬНОЕ ОБУЧЕНИЕ.....</b>	<b>334</b>
<b>ГЛОССАРИЙ.....</b>	<b>336</b>
<b>ПРИЛОЖЕНИЯ.....</b>	<b>339</b>
<b>Типовая программа.....</b>	<b>240</b>
<b>Рабочая учебная программа.....</b>	<b>354</b>
<b>Тесты.....</b>	<b>362</b>
<b>Вопросы итогового контроля.....</b>	<b>366</b>

## ПРЕДИСЛОВИЕ

Зоология — наука о животных. Исторически современная зоология сложилась как система научных дисциплин о животных. В зоологии выделяют, с одной стороны, дисциплины, изучающие отдельные крупные систематические группы животных, а с другой — науки о строении, жизнедеятельности, развитии животных, их связях с окружающей средой, об их эволюции и др.

К первой группе зоологических дисциплин относятся: протозоология — наука об одноклеточных животных, гельминтология — наука о паразитических червях, малакология — наука о моллюсках, арахнология — наука о паукообразных, энтомология — наука о насекомых, ихтиология — наука о рыбах, герпетология — наука о земноводных и пресмыкающихся, орнитология — наука о птицах, териология, или маммология — наука о млекопитающих и др.

Причем все эти науки объединяются в два раздела: зоологию позвоночных, изучающую всего один тип — хордовых, и зоологию беспозвоночных, исследующую все остальные типы животных.

Ко второй группе зоологических дисциплин относятся: морфология животных, изучающая строение и преобразование формы, включающая также соподчиненные дисциплины, как цитология, гистология, анатомия, эмбриология, изучающие строение клеток, тканей, внутренних систем органов, индивидуальное развитие; физиология животных, изучающая жизненные процессы; экология, исследующая взаимосвязи животных с окружающей средой; зоогеография — наука о пространственном распределении животных на Земле; зоологическая систематика — наука о многообразии животных и их классификации; филогенетика животного мира — наука об историческом развитии животных.

Морская, пресноводная, почвенная зоологии входят как составные части в комплексные биологические науки: гидробиологию, педобиологию. К экологическому циклу дисциплин относятся: экологическая морфология и физиология животных, популяционная экология животных, зооценология, этология — наука о поведении. Существует цикл наук об ископаемых животных — палеозоология и палеоэкология животных и др. На зоологическом материале решаются актуальные проблемы в области общебиологических наук: молекулярной биологии, генетики, экологии, эволюционной теории.

Прикладная зоология связана с практической деятельностью человека и включает такие дисциплины, как селекция животных, зоотехнология (разведение диких животных), сельскохозяйственная, лесная, медицинская зоологии, паразитология и др.

Наряду с дифференциацией зоологии на более частные дисциплины, углубляющие специальные знания, происходит процесс интеграции дисциплин при решении крупных научных проблем, что приводит к формированию новых научных школ и направлений.

## ЛЕКЦИОННЫЕ МАТЕРИАЛЫ

### 1- ТЕМА: ВВЕДЕНИЕ. ИСТОРИЯ ЗООЛОГИИ. ЦЕЛЬ И ЗАДАЧИ ПРЕДМЕТА. ЗНАКОМСТВО С БЕСПОЗВОНОЧНЫМИ ЖИВОТНЫМИ. ПРОТОЗООЛОГИЯ

#### План:

1. Предмет и объекты зоологии.
2. Какие организмы называются беспозвоночными?
3. Современная зоологическая систематика.
4. Протозоология.

**Что такое зоология?** Греч. **zoon**-животное, **logos**-наука, слово, учение. Что такое животные? Животные это царство живых организмов, которое специализировано на гетеротрофном питании, подвижности и в подавляющем большинстве обладающее нервной системой.

Где встречаются животные? В водной среде, как в солёной, так и в пресной, в почве, в пустынях, внутри, и на растениях, в организме других животных, в глубоких пещерах, высоко в горах, практически везде на нашей планете. Животные приспособились практически ко всем условиям среды обитания. Объём животного мира очень велик, как по видовому составу, так и по количеству особей на определенный момент времени.

Все животные, обитающие на нашей планете, условно делятся на беспозвоночных и позвоночных.

Изучение беспозвоночных открывает путь к постижению огромного и удивительно пестрого мира животных. Бесчисленное множество и неисчерпаемое разнообразие беспозвоночных поражают воображение и делают их неиссякаемым источником научных открытий. Беспозвоночные составляют более 99 % всех видов животных, и хотя в настоящее время описаны и имеют названия менее 1 млн ныне живущих форм, общее число видов, населяющих нашу Землю, возможно, превышает 30 млн. Большинство видов беспозвоночных ждут открытия и описания, а среди уже известных науке лишь немногие изучены по-настоящему глубоко. Это означает, что каждый любознательный человек, вооруженный простейшими приборами для наблюдения или постановки экспериментов, может сделать оригинальное научное открытие.

На первый взгляд, разнообразие беспозвоночных покажется столь же непостижимым, как сама бесконечность. В действительности же, если использовать музыкальные аналогии, разные животные и виды, в которые они группируются, представляют собой не что иное, как вариации на относительно немногочисленные и легко узнаваемые темы. Одна из таких тем — **план строения** (*Bauplan*) каждой таксономической группы. Примером могут служить членистоногие. В настоящее время существуют сотни тысяч видов этих животных, но все они имеют сегментированное тело, экзоскелет, сбрасываемый при сопровождающих рост линьках, и членистые конечности. Эти немногочисленные признаки позволяют уверенно идентифицировать членистоногое животное, а также дают возможность понять, что насекомое, ракообразное, многоножка и паук — всего лишь вариации на тему «членистоногое».

Другой способ не запутаться в разнообразии беспозвоночных — выяснение эволюционных отношений между отдельными группами, т.е. создание эволюционного древа. Это можно сделать, выявив общие признаки у представителей двух и более групп животных и объединив их на основе только им присущих свойств. Например, крабов, омаров и креветок (и еще несколько более мелких групп) можно считать близкородственными, так как лишь они из всех ракообразных имеют пять пар локомоторных конечностей. Эволюционная история группы называется ее **филогенией**, а схематическое изображение эволюционных взаимоотношений — **филогенетическим древом** (или кладограммой). Хотя филогенетическое древо, будучи научной гипотезой, постоянно проверяется и изменяется,

оно тем не менее представляет собой обобщенную схему, в рамках которой можно систематизировать и сравнивать планы строения, суммируя таким образом существенную часть изложенных в каждой главе фактов. Для читателей, незнакомых с методом построения и интерпретации филогенетических древ, в этой главе приведен пример реконструирования филогении.

Еще один аспект изучения разнообразия беспозвоночных — использование **функционального подхода** при анализе особенностей строения того или иного животного. В этом случае мы пытаемся понять, как фундаментальные физические и химические законы определяют, а по сути дела, контролируют строение организма. Например, для полета нужна аэродинамическая поверхность — крыло, чтобы создать подъемную силу. Хотя состав крыла может быть разным (экзоскелет, кожа, перья, алюминий) и не все крылатые животные родственны, все они обязательно имеют сходство в форме крыла. Таким образом, мы можем предсказать: любое животное, которое в процессе эволюции приобрело способность к полету, будет иметь что-то, подобное крылу. Для углубления такого анализа необходимо использовать самые разные данные о физиологии, особенностях развития и экологии животных.

Как было сказано выше известных науке видов беспозвоночных превышает 1 миллион, а количество особей на данный момент не поддается учёту особенно видов развивающихся и живущих несколько дней. Количество известных позвоночных животных — около 50 тыс. видов и это более стабильная цифра по сравнению с беспозвоночными. Ежегодно описываются около 3-5 тыс. новых видов беспозвоночных животных.

Плотность на единицу пространства у беспозвоночных также очень велика. Например, количество особей улитки *Hydrobia* на 1 м<sup>2</sup> дна в Азовском море составляет 15 тысяч. В Атлантическом океане в 1 см<sup>3</sup> воды обитает 77 видов простейших, а в 1 м<sup>3</sup> 77 млн. особей. Среди животных наблюдается порой жестокая конкуренция за питание, местообитание, поэтому в биотопах существует ярусность в местах обитания. Например, в морях это планктон, нектон, бентос и т.д. 6% беспозвоночных животных являются паразитами.

Существуют естественные барьеры, препятствующие расселению животных, это горы, моря и океаны, большие реки, жаркие пустыни.

Зоогеографические области суши: Голарктика, Эфиопская, Индо-Малайская, Неотропическая, Австралийская, Антарктическая.

Геологические эпохи истории Земли — Архей, Протерозой, Палеозой, Мезозой, Кайнозой.

Возникновение жизни — около 5 млрд. лет назад, появление цианей — 3-4 млрд. лет назад, первые эукариоты появились 1,5-2 млрд. лет назад, многоклеточные организмы появились 1 млрд. лет назад.

**История зоологии.** Первые сочинения появились 3-4 тыс. лет назад в Китае, Индии, Египте, Финикии, Вавилоне. Научная зоология берет свое начало с трудов великого Аристотеля (4 век до н.э.). Аристотель (384-322 г.г. до н.э.) описал 520(454) видов животных. Он их разделил на 2 группы:

**I. Животные с кровью:**

1. Живородящие четвероногие (млекопитающие)
2. птицы
3. яйцекладущие четвероногие и безногие (пресмыкающиеся)
4. живородящие безногие (китообразные)
5. покрытые чешуёй, безногие, дышащие жабрами (рыбы).

**II. Бескровные:**

1. многоногие с телом разделенным на отрезки (насекомые, многоножки, пауки).
2. многоногие покрытые роговой скорлупой (ракообразные).
3. головоногие с ногами на голове (моллюски)
4. мягкотелые с твердой ломкой скорлупой (моллюски, черви и др.)

В эпоху Возрождения накапливаются знания по зоологии (2 тыс. лет после Аристотеля) и начинается бурное развитие по изучению строения тела животных. Геснер – Швейцария, Ронделе, Белона – Франция, Мальпиги – Италия, Гарвей – Англия.

Новое развитие систематика приобрела в XVIII веке. Джон Рей ввел понятие о виде. Карл Линней ввел латинское название видов и бинарную номенклатуру (*Pieris brassicae* L.). Он написал научный трактат “Systema nature” где ввел в систематику 4 категории – вид, род, порядок, класс. Им описано 4208 видов разделенных на 6 классов (млекопитающие, птицы, гады, рыбы, насекомые, черви-моллюски) и 300 родов. В XIX веке Кювье(1812г.) открыл закон корреляции органов и разделил животный мир на 4 типа: позвоночные, членистые, моллюски, лучистые. Само понятие тип в науку ввел ученик Кювье Бленвиль(1825 г.). Впервые идею изменяемости видов выдвинул Ж. Сент Илер. Первую теорию эволюции предложил Ж.Б.Ламарк, в своем научном труде «Философия зоологии»(1809г.). Он ввел термин беспозвоночные и выделил 10 классов животных. Шлейден и Шванн(30-е годы XIX века) создали клеточную теорию строения организмов. В 1859 году Ч.Дарвин и А.Уоллес выдвинули теорию эволюции организмов путем естественного отбора. Это явилось большим переворотом в биологии утверждавшем ранее неизменность видов. На этом основании Э.Геккель создал филогению животного мира.

До 19 века животный мир Центральной Азии практически не был изучен, имелись только описательные данные о некоторых животных в произведениях и трудах всемирно известных ученых таких как: Абу Наср Фароби, Абу Рейхан Беруни, Авиценна, Бабур и др. Со второй половины 19 века силами русских путешественников началось научное изучение природы Центральной Азии.

Наиболее бурное развитие зоологии началось после открытия университета в Ташкенте. С 1920 года в университете начали функционировать кафедры зоологии позвоночных и беспозвоночных под руководством известных зоологов Д.Н.Кашкарова и А.Л.Бродского. Здесь получили образование, а также трудились известные ученые зоологи Кирьянова, Захидов, Мухаммадиев, Алимджанов, Яхонтов, Нарзикулов, Тулаганов, Султанов, Кадырова и многие другие.

Современная **Зоология** состоит из системы наук:

1. **морфология** – наука о внешнем и внутреннем строении животных, сюда входят анатомия, гистология;
2. **эмбриология** – наука об индивидуальном развитии животных и его закономерностях;
3. **физиология** – наука о процессах совершающихся в организме и её связях с внешней средой;
4. **экология** – наука о взаимоотношениях животных с внешней средой;
5. **гидробиология** – наука о жизни в водной среде;
6. **зоогеография** – наука о распространении животных и географическом происхождении;
7. **палеозоология** – наука о вымерших животных;
8. **систематика** - наука о многообразии и классификации животных;
9. **протозоология** – наука об одноклеточных животных;
10. **гельминтология** – наука о паразитических червях;
11. **энтомология** – наука о насекомых;
12. **ихтиология** – наука о рыбах;
13. **герпетология** – наука о земноводных и пресмыкающихся;
14. **орнитология** – наука о птицах;
15. **териология** – наука о млекопитающих и др.

Мир животных в прошлом и настоящем населяет земной шар не как множество отдельных организмов. Организмы связаны друг с другом в естественные группировки, носящие название вида, а виды составляют группировки, носящие название систематических

категорий, которые соподчинены друг с другом в стройную систему – классификацию животных.

### Что такое систематика?

Единицей систематики организмов является **вид(species)** к одному виду относят совокупность особей, сходных между собой, имеющих общее происхождение, свободно скрещивающихся и дающих плодовитое потомство.

Основные таксоны, используемые в систематике животных следующие:

**Вид – species**

**Род – genus**

**Семейство – familia**

**Отряд – ordo**

**Класс – classis**

**Тип – phylum**

**Царство – regnum**

Животный мир условно делится на 2 части – беспозвоночные и позвоночные.

Многие известные в прошлом и настоящем зоологи беспозвоночных делят на 22 типа, а позвоночных объединяют в один тип – Хордовые.

Одно из заметных достижений биологии — создание естественной системы, что подразумевает определение степени родства между конкретными формами и расположение их в виде последовательного ряда иерархически соподчиненных группировок. Выявляемая при этом схема эволюционных или родственных взаимоотношений называется **филогенией**, или **древом жизни**. Изучение филогенетических отношений и создание графических схем, отражающих эти отношения, составляют предмет особой области науки — филогенетической систематики, или **кладистики**. Цель кладистики — выявить и наиболее полно охарактеризовать родственные отношения между видами и отразить полученный результат в виде **филогенетического древа**, или **кладограммы**.

На практике родственные отношения устанавливаются между двумя определенными систематическими группами, или **таксонами**, путем определения **признака**, выраженного только у этих двух таксонов. Такой признак, присущий только двум конкретным группам, носит название **синапоморфии** (= общий унаследованный признак), а таксоны, объединенные одной или большим числом синапоморфий, называются **сестринскими таксонами**. Поскольку синапоморфии присутствуют только у сестринских таксонов и не присутствуют ни у каких других, они должны были появиться у их непосредственного предка. Таким образом, синапоморфия, наблюдаемая у потомков, возникла у их предка как эволюционное новшество, называемое в этом случае **аутапоморфией** (= собственный, уникальный признак). Сестринские таксоны как единственные потомки одного непосредственного предка образуют **монофилетический таксон**, т.е. группу близкородственных форм, имеющих одного общего предка. Конечной целью кладистики является построение наиболее полного древа жизни, включающего исключительно монофилетические таксоны.

Использование методов кладистики для изучения отношений между видами, группами видов и группами групп видов позволяет создать дихотомически ветвящуюся иерархическую схему — филогенетическое древо. **Иерархичность** этой **схемы** проявляется в том, что виды группируются в более крупные, содержащие много видов таксоны, а те в свою очередь входят в состав других, еще более крупных групп.

Современная кладика — это метод выбора, цель которого — выявление родственных отношений между таксонами. После того как установлены монофилетические таксоны и определено их положение на филогенетическом древе или в филогенетической системе, иерархические отношения между таксонами становятся очевидными и ясными. Встает вопрос: «Есть ли смысл приписывать уже существующим названиям таксонов линнеевские категории — тип, класс, отряд и т.д.?» Многие современные систематики отказываются от линнеевских категорий и утверждают, что они бесполезны по двум



причинам. Во-первых, они были установлены К.Линнеем для неизменных, по его мнению, уровней Творения. Во-вторых, новые кладистические ранги многих таксонов не слишком хорошо совпадают со старыми линнеевскими категориями. Для некоторых исследователей освобождение от оков линнеевских категорий символизирует переход от «раскладывания по полочкам» («К какому классу принадлежит это животное?») к настоящей науке («Что мы считаем синапоморфиями Crustacea и Tracheata, как это можно проверить?»). Для других ученых, однако, линнеевская иерархия категорий была и остается знакомой и неизменной системой отсчета.

Одноклеточные **эукариоты** — это прежде всего обычные клетки, обладающие ядром, окруженным мембранной оболочкой. Но каждая такая клетка представляет собой целостный организм, приспособленный к тому, чтобы отвечать на любые сигналы, поступающие из окружающего мира. Некоторые одноклеточные образуют колонии, от которых, по-видимому, и берут начало все многоклеточные организмы, населяющие нашу планету (грибы, водоросли, растения, животные). Вся совокупность одноклеточных эукариот объединяется под названием Protista (*протисты*). В состав протистов входит большая группа Protozoa (*простейшие*), включающая главным образом подвижные формы. Будучи эукариотами, простейшие содержат те же клеточные компоненты (органойды), которые присутствуют в клетках многоклеточных животных, растений и грибов, но так как одновременно они являются клетками-организмами, их можно рассматривать как функциональные аналоги тканей и органов многоклеточных.

Известное количество видов простейших около 70 000. Первые описания появились после изобретения микроскопа А. Левенгуком в 1675 году. Понятие простейшие ввели в XIX веке Келликер и Зибольд. Ещё в XIX веке Мюллер описал 377 видов. К.Линней всех простейших отнес в один род — *Chaos infusorium*. Тип **Protozoa** ввел в науку Гольдфус в 1820 году. Размеры одноклеточных от 2-4мк (лейшмания) до 6-15 см. (фораминиферы).

Эукариотная клетка содержит **органойды** — окруженные одной или более мембранами функционально специализированные компартменты, работа которых регулируется самой клеткой. Один органойд, **ядро**, заключает в себе геном и ограничен оболочкой, состоящей из двух мембран. Благодаря этому содержащийся в нем геном отделен от метаболического аппарата цитоплазмы клетки. Кроме ядра двухмембранные оболочки имеют митохондрии и хлоропласта. **Митохондрии** несут в себе ДНК и дыхательные ферменты. В **хлоропластах** также есть ДНК и осуществляется фотосинтез.

Помимо поверхностной клеточной мембраны цитоплазма эукариотных клеток имеет **систему внутренних мембран**, которая включает в себя эндоплазматическую сеть, аппарат Гольджи и лизосомы. Начинаясь от наружной мембраны ядерной оболочки **эндоплазматическая сеть**, похожая на лабиринт, образована мембранными трубками или плоскими цистернами (ламеллами). В первом случае сеть называется тубулярной, во втором — ламеллярной. Эндоплазматическая сеть участвует в синтезе углеводов, липидов и, если есть рибосомы, белков. **Аппарат Гольджи** представляет собой стопку уплощенных цистерн, которые получают продукты из эндоплазматической сети, а затем модифицируют и высвобождают их в мембранных пузырьках (везикулах) для транспортировки в другие участки клетки, в том числе и к ее поверхности. **Лизосомы** — это мембранные пузырьки, производные аппарата Гольджи. Они содержат ферменты для внутриклеточного пищеварения.

В отличие от прокариот (бактерий), у которых форма клетки поддерживается за счет клеточной стенки, эукариотная клетка имеет **цитоскелет**, состоящий из белковых филаментов разного типа и диаметра. Самыми обычными являются **актиновые** филаменты (6 нм в диаметре; их также называют микрофиламентами) и **микротрубочки** (15 нм в диаметре). Микрофиламенты — это полимерные структуры, построенные из мономеров белка актина, а микротрубочки, имеющие форму цилиндров, — полимеры белка тубулина.\*

Как правило, цитоскелет представляет собой трехмерную сеть и отвечает за поддержание формы клетки. Обычно он хорошо развит непосредственно под клеточной

мембраной. Эти элементы цитоскелета укрепляют клеточную поверхность. Однако цитоскелет не всегда статичная, постоянно фиксированная структура, скорее это динамично перестраиваемое клеткой или даже временное образование. Поскольку полимеризация элементов цитоскелета обратима, микрофиламенты и микротрубочки могут подвергаться сборке или разборке в самых разных участках клетки. Они становятся основой для формирования специальных структур, таких, как образующееся во время митоза веретено деления, или аксонема (осевая нить) ресничек и жгутиков на поверхности клетки.

Органеллы и цитоскелет эукариотной клетки погружены в жидкую **цитоплазму**. Цитоплазма, в свою очередь, заключена в **клеточную мембрану**— фосфолипидный бислой, отделяющий внутренний объем клетки от наружной среды. Тем самым мембрана поддерживает определенное состояние внутренней среды клетки, необходимое для реализации процессов жизнедеятельности. Клеточная мембрана контролирует поступление в клетку и выход из нее разнообразных веществ, способность клетки реагировать на внешние стимулы, избирательность, с которой клетка взаимодействует с другими клетками или с субстратом, и сохранение формы клетки. Двуслойность клеточной мембраны обусловлена **позицией составляющих ее фосфолипидов, которые располагаются напротив друг друга**. Белки также являются важной составляющей мембраны, они могут прошивать ее насквозь или прикрепляться к внутренней или наружной поверхностям. Обращенные наружу участки мембранных белков и липидов могут нести прикрепленные к ним углеводы, которые выдаются в окружающую среду подобно ворсу. Совокупность этих тончайших «ворсинок» и особенно связанных с ними внеклеточных периферических белков образует поверхностный покров клетки, или **гликокаликс**, одевающий клетку снаружи.

В отличие от прокариот эукариотная клетка поглощает пищевые частицы самых разных размеров, вплоть до соразмерных ей клеток. Этот процесс известен под названием эндоцитоз. Кроме того, эукариотные клетки способны определять направление и двигаться в сторону пищи или добычи. Они способны и к межклеточной сигнализации. Амебоидное движение, своего рода «ползание» клеток, присуще не только амёбам и родственным им формам, но и клеткам определенного типа, имеющимся у всех животных (и грибов). К таким клеткам относятся клетки мезенхимы, иммунной системы, мигрирующие раковые клетки и ряд других.

Амёба перемещается и захватывает пищу с помощью постоянно меняющих свою форму выростов, которые образуются на поверхности клетки по направлению движения организма. Выросты называются **псевдоподиями**. При этом цитоплазма с содержащимися в ней органоидами из задней части клетки перетекает в удлиняющуюся псевдоподию, в результате чего клетка продвигается вперед. Рост псевдоподии, ее удлинение сопровождаются изменением консистенции цитоплазмы, которая, будучи сначала плотной, постепенно становится более жидкой, текучей. Данный процесс напоминает таяние льда. Фактически наружный слой цитоплазмы (**эктоплазма**) амёбы представляет собой плотный гель, тогда как внутренняя цитоплазма (**эндоплазма**) — это жидкий золь. Псевдоподия формируется там, где эктоплазма, до этого находившаяся в состоянии геля, разжижается. Благодаря этому жидкая эндоплазма получает возможность «вытекать» — Соответственно возникает новый поток эндоплазмы в нужном направлении, и формируется новая псевдоподия. По мере удлинения псевдоподии ее поверхностная цитоплазма переходит из состояния жидкого золь в состояние плотного геля (исключение составляет лишь свободный конец псевдоподии) и образует упругую трубку, по которой и движутся более жидкая цитоплазма и содержащиеся в ней органоиды.

Жгутиками и ресничками обладают многие простейшие и клетки многоклеточных. Как правило, **жгутики** характеризуются значительной длиной, а их движение представляет собой ундуляцию, которая напоминает движение длинной плети. **Реснички**, напротив, заметно короче жгутиков. Совершаемые ими движения более резкие и похожи на гребок веслом. Однако различия между этими образованиями не очень четкие: у них имеется много общих особенностей строения и функционирования.

Строение жгутика и реснички вообще идентично. Этот тонкий вырост на поверхности клетки, независимо от того, короткий он или длинный, снаружи одет клеточной мембраной и содержит **аксонему**, представляющую собой совокупность микротрубочек. Аксонема состоит из девяти периферических дублетов микротрубочек, которые окружают две центральные одиночные микротрубочки (два синглета). Это типичное расположение, которое можно видеть на поперечных срезах, хорошо выражается формулой  $9 \times 2 + 2$ . Одна микротрубочка каждого дублета несет два ряда выростов, или ручек, направленных к соседнему дублету. Ручки образованы белком динеином — еще одним молекулярным мотором. Вещества поступают в клетки простейших и других эукариот разными путями. Образованные молекулами белка каналы клеточной мембраны обеспечивают пассивную диффузию воды, ионов и небольших молекул, таких, как моносахара и аминокислоты. Некоторые мембранные белки функционируют как энергозависимые насосы, активно переносящие определенные молекулы и перемещающие ионы внутрь клетки или наружу против градиента концентрации.

Многие вещества поступают в клетку через небольшие впячивания клеточной мембраны. Такие впячивания отшнуровываются от мембраны и в виде замкнутых пузырьков уходят в глубь цитоплазмы. Этот процесс называется **эндоцитозом**. **Микропиноцитоз** — неспецифическая форма эндоцитоза, при которой скорость поступления вещества в клетку находится в простой зависимости от его концентрации в окружающей среде. С помощью микропиноцитоза в клетку могут поступать вода, ионы и мелкие молекулы. Путем **макропиноцитоза** поглощаются белки и другие макромолекулы со скоростью, превышающей ту, которую можно было бы ожидать исходя из градиента концентрации. Эти вещества могут связываться (а могут и не связываться) со специфическими мембранными рецепторами и концентрироваться на них, прежде чем окажутся внутри мембранного пузырька, покрытого особым белком клатрином.

Более крупные пищевые объекты, такие, как бактерии или простейшие, заключаются в крупные пузырьки (**пищеварительные вакуоли**) в результате **фагоцитоза**. Для реализации этого процесса необходимы связывание поглощаемой частицы с мембранными рецепторами и динамичное изменение профиля самой клеточной мембраны, в котором принимает участие актиновый цитоскелет. Когда пища попадает в клетку, лизосомы сливаются с эндоцитозными пузырьками или с пищеварительными вакуолями. Лизосомы — это ограниченные мембраной органеллы, образующиеся из аппарата Гольджи и содержащие кислоты и гидролитические ферменты. Поступление данных молекул в пищеварительную вакуоль запускает процесс пищеварения. Образующиеся продукты внутриклеточного пищеварения диффундируют через мембрану вакуоли в цитоплазму клетки, где они либо используются в ходе метаболизма, либо включаются в реакции синтеза и запасаются в виде гликогена или липидов. Неиспользованный клеткой материал выбрасывается во внешнюю среду в результате слияния вакуоли, содержащей непереваренные остатки, с клеточной мембраной.

Этот процесс называется **экзоцитозом**. У некоторых простейших наблюдается характерная циркуляция цитоплазмы. Обычно потребность в циркуляторных системах возникает в тех случаях, когда скорость поступления того или иного вещества путем простой диффузии перестает обеспечивать нормальную реализацию метаболических процессов. Чаще всего это отмечается у организмов, достигающих больших размеров либо в результате роста в процессе онтогенеза, либо вследствие проявления общей эволюционной тенденции к увеличению размеров тела живых существ. Среди простейших движение цитоплазмы чаще всего наблюдается у крупных форм, например у инфузорий, или у видов, имеющих длинные выросты (псевдоподии), примером чего могут служить фораминиферы. Направленное перемещение цитоплазмы внутри псевдоподии или клетки называется **током** или **челночным движением**, если имеется в виду скольжение пузырьков по «рельсам» цитоскелета. Если поток движется по кругу, как у *Paramecium*, речь идет о **циклозе**.

Способность простейших демонстрировать ответную реакцию на поступающие из окружающей среды химические и физические сигналы позволяет им избегать неблагоприятных условий, определять местонахождение пищи и находить полового партнера. Для этого каждая клетка-организм должна быть одновременно и рецептором, и эффектором. Своей восприимчивостью к стимулам окружающей среды простейшие напоминают чувствительные нервные клетки многоклеточных животных.

Гетеротрофные эукариотные клетки часто вступают в эндосимбиотические отношения с фотосинтезирующими клетками (автотрофами). Такие взаимоотношения выгодны обоим партнерам. Фотосинтезирующий партнер может быть либо эукариотной клеткой, либо прокариотной цианобактерией. Когда фотосинтезирующими симбионтами являются зеленые одноклеточные водоросли или диатомовые, их называют **зоохлореллами**, но наиболее часто встречаются симбионты, имеющие желтую или коричневую окраску. В этих случаях говорят о **зооксантеллах**. Зооксантеллы представляют собой неподвижную стадию жизненного цикла жгутиковых простейших, которых называют динофлагеллятами. Фотосинтезирующий член симбиотической системы обычно располагается в цитоплазме клетки-хозяина внутри специальной вакуоли, хотя у некоторых многоклеточных симбионты могут поселяться и между клетками.

Согласно одной из наиболее обоснованных современных гипотез, жизнь зародилась на еще лишенной кислорода Земле около 3 млрд лет назад. Все началось с эволюции прокариотных клеток. Каждая из этих крошечных, подобных современным бактериям клеток была окружена мембраной, но не имела внутренних мембран. В отсутствие органоидов компартментализация возникала в результате функциональной агрегации биомолекул. Пищей (т.е. источником энергии для поддержания и воспроизводства) этим древнейшим существам служили простые органические молекулы, которые проникали в клетку и распространялись в ней путем простой диффузии. Свободный кислород в окружающей их среде отсутствовал, поэтому они могли использовать лишь анаэробный энергетический обмен, или гликолиз. Но этот метаболический путь обеспечивает очень ограниченную продукцию АТФ, а его конечными продуктами являются этанол и молочная кислота, т.е. вещества, еще очень богатые заключенной в них энергией.\*

Эукариотные клетки возникли около 1,5 млрд лет назад. Это произошло через 2 млрд лет после возникновения первых прокариотных организмов и за 1 млрд лет до появления первых многоклеточных животных. Как же протекало в процессе эволюции формирование эукариотных клеток, предшественниками которых могли быть лишь прокариоты? Ранее уже говорилось, что у мелких прокариотных клеток нет внутренних мембран, за исключением мембран, на которых у цианобактерий осуществляется фотосинтез, и пальцевидного впячивания клеточной мембраны, **мезосомы**, к которой прикреплена ДНК. В целом клетки эукариот в 10 раз крупнее, чем клетки прокариот, и, возможно, для обеспечения эффективного функционирования им потребовался иной, более высокий уровень компартментализации. Достижение этого нового уровня оказалось возможным благодаря появлению органоидов и цитоскелета, структурирующего и «организующего» цитоплазму. Как и из чего могли формироваться органоиды в процессе эволюции? Создается впечатление, что одни органоиды возникли за счет модификации структур, ранее существовавших в прокариотных клетках, тогда как предшественниками других были целые прокариоты. Последние были поглощены другой клеткой и стали постоянными ее обитателями. Взаимовыгодное проживание одной клетки внутри другой называется **эндосимбиозом**. Ниже представлен возможный сценарий событий, иллюстрирующий эндосимбиотическое происхождение органоидов у эукариотных организмов.

Когда на определенном этапе развития жизни на Земле в результате фотосинтеза появился свободный кислород, анаэробные прокариоты, по-видимому, оказались перед жестким выбором: либо адаптироваться к присутствию O<sub>2</sub>, либо смириться с угрозой вымирания. Некоторые, несомненно, нашли убежища, в которых кислород отсутствовал, может быть, глубоко в толще донных осадков. Другие же в результате естественного отбора

и присущей им пластичности приобрели аэробное дыхание и воспользовались ставшим доступным  $O_2$ . Возможно, на этом этапе эволюции возникала интенсивная конкуренция между аэробами и анаэробами, причем по мере повышения уровня содержания  $O_2$  аэробные организмы приобретали явное преимущество. Вероятно, именно тогда некая уже приобретающая способность к фагоцитозу *анаэробная* клетка захватила *аэробный* прокариотный организм, который не подвергся перевариванию, а смог выжить и превратился в постоянного эндосимбионта. Клетка-хозяин сохранила свой анаэробный обмен (гликолиз), все реакции которого протекают в цитоплазме. Находящийся здесь же симбионт мог использовать конечные продукты гликолиза — лактат, пируват — в качестве питательных веществ. Благодаря аэробному дыханию симбионт затем преобразовывал эти вещества, точнее заключенную в них энергию, в АТФ, которой он делился с клеткой-хозяином, а конечными продуктами энергетического обмена, выделяемыми из организма, стали  $CO_2$  и  $H_2O$ . В конце концов аэробный эндосимбионт превратился в митохондрию.

Поглощение гетеротрофными клетками фотосинтезирующих прокариотных клеток и последующая эволюция в сторону углубления мутуалистических отношений между партнерами симбиотической системы, по-видимому, сходным образом привели к возникновению хлоропластов. Подобно митохондриям ядро эукариотической клетки также окружено двумя мембранами, но в данном случае этот факт еще не указывает на эндосимбиотическое происхождение ядра. Напротив, обе мембраны ядерной оболочки похожи на клеточную мембрану эукариот. Возможно, мембраны оболочки ядра в процессе эволюции возникли путем модификации одного или нескольких мезосомоподобных впячиваний поверхности клетки-предшественника. Если это так, то слепые концы впячиваний, скорее всего, распластались вокруг центрально расположенной ДНК и сформировали таким образом ядерную оболочку, тогда как сами впячивания превратились в своего рода «зачаток» системы эндоплазматической сети, аппарата Гольджи и другие структуры. В настоящее время модель эволюции эукариотической клетки неполная. Так, например, правдоподобных гипотез, объясняющих происхождение цитоскелета и связанных с ним структур, еще относительно мало. Однако обычно принято считать, что эволюция состоящего из микротрубочек и центриолей митотического веретена тесно связана с происхождением ресничек и жгутиков, у которых центриоли являются базальными тельцами (кинетосомами). Клетки, одноклеточных имеют свой жизненный цикл (бесполое и половое размножение, инцистирование). Простейшие обитают в различных водоёмах, влажной почве, паразитируют в других организмах. Простейшие делятся на несколько типов. Мы ознакомимся с некоторыми из них: **1.Euglenozoa, 2.Chlorophyta, 3.Choanoflagellata, 4. Alveolata 5. Ameboid Protozoa.**

#### Вопросы самоконтроля

1. Разделы зоологии формирующие её основные задачи.
2. Почему Аристотель считается основателем зоологии?
3. Главный отличительный признак животных организмов от растений
4. Для чего нужна систематика организмов?
5. Какая теория происхождения эукариотных клеток является приоритетной и почему?

#### **2 ТЕМА: ПОДЦАРСТВО PROTOZOA (ОДНОКЛЕТОЧНЫЕ). ТИП EUGLENOZOA. КЛАССЫ- EUGLENOIDEA, KINETOPLASTIDA. ТИПЫ- CHLOROPHYTA (ВОЛЬВОКСЫ), CHOANOFLAGELLATA**

##### План:

1. Строение и функции одноклеточных
2. Тип Euglenozoa, классы Euglenoidea и Kinetoplastida

### 3. Тип Chlorophyta (вольвоксы)

### 4. Тип Choanoflagellata (Воротничковые)

#### Строение и функции одноклеточных

Тело большинства простейших состоит из одной клетки, хотя многие виды образуют колонии. Размеры клеток варьируют в очень широких пределах: у воротничковых жгутиконосцев они составляют около 10 мкм, а у некоторых динофлагеллят, фораминифер и амёб — несколько сантиметров.

Тело простейших обычно ограничено только клеточной мембраной. Ригидность или, наоборот, пластичность тела, как и способность изменять его форму, в большой мере определяются цитоскелетом, который обычно располагается непосредственно под клеточной мембраной. Цитоскелет и клеточная мембрана вместе образуют **пелликулу**, своего рода «стенку тела» простейшего. **Цитоскелет** часто состоит из белковых (например, актиновых) филаментов, микротрубочек, везикул (таких как альвеолы) или комбинации всех трех элементов. Из белковых филаментов в наружной цитоплазме может формироваться плотная сеть, как, например, у *Euglena*. Более заметные цитоскелетные структуры — это укрепляющие поверхность клетки пелликулярные микротрубочки, которые встречаются у жгутиконосцев, Apicomplexa и инфузорий. Они либо формируют своего рода поверхностно расположенный каркас, либо, как у некоторых жгутиконосцев, берут начало от кинетосомы жгутика и в виде своеобразного осевого скелета (аксостиля) тянутся назад, к противоположному концу клетки. Такие микротрубочки напоминают микротрубочки митотического веретена, которые отходят от центриолей и образуют митотический аппарат. У других простейших, обладающих сферическим телом (радиолярии и солнечники), пучки микротрубочек отходят радиально от центропласта (ЦОМТ), расположенного в центре клетки, и затем продолжают в походящие на лучи выросты клеточной поверхности (аксоподии) и поддерживают их. Микротрубочки, расходящиеся от центропласта, напоминают астральную лучистость (звездчатые структуры), которая возникает вокруг центриолей на полюсах митотического веретена.

Везикулы, известные как **альвеолы**, располагаются непосредственно под мембраной клетки у многих простейших, таких, как динофлагелляты, споровики (Apicomplexa) и инфузории, образующих вместе группу Alveolata. «Пустые» альвеолы, подобные тем, которые имеются у инфузорий, могут быть вздутыми и помогают поддерживать форму клетки. Кроме того, в них накапливается  $\text{Ca}^{2+}$ , который под действием того или иного сигнала может высвобождаться и запускать ответную реакцию клетки-организма на этот сигнал. У некоторых динофлагеллят в альвеолах формируются пластинки целлюлозы, которые образуют жесткий эндоскелет.

Скелетные образования у простейших, как и у Metazoa, могут быть представлены эндо- и экзоскелетом. Скелет, который более или менее полно закрывает тело простейшего, независимо от того, расположен он на поверхности клетки или внутриклеточно, в самом наружном слое цитоплазмы, называется **раковинкой** (или лорикой, или текой).

В качестве органоидов движения простейшие могут использовать жгутики, реснички или способные изменять свою форму благодаря перетеканию цитоплазмы выросты клетки, известные как псевдоподии. Вдоль жгутика от его основания к свободному концу пробегает ундуляционная волна, которая и толкает тело жгутиконосца в противоположном направлении. Жгутики многих простейших несут тонкие «волоски», которые называются **мастигонемами**. Когда по такому «опушенному» жгутику по направлению к его свободному концу проходит волна, мастигонемы скорее заставляют жгутик тянуть клетку за собой, а не толкать ее вперед. У представителей многих таксонов простейших можно обнаружить различные варианты специализации жгутиков, ресничек и псевдоподий.

У простейших встречаются все типы питания. Некоторые простейшие живут за счет фотосинтеза, другие абсорбируют растворенные органические вещества из окружающей среды, а многие переваривают пищевые частицы или добычу внутриклеточно в пищеварительных вакуолях. Пища оказывается в вакуолях в результате фагоцитоза. Часто

для этого на поверхности клетки имеется определенный участок, называемый клеточным ртом, или **цитостомом**. Последний ведет в клеточную глотку, или **цитофаринкс**, который укреплен окружающими его микротрубочками. Сформировавшаяся вакуоль отрывается от конца цитофаринкса и поступает в цитоплазму. Макромолекулы поглощаются путем микро- и макропиноцитоза. Эти процессы могут осуществляться по всей поверхности клетки. Внутриклеточное пищеварение лучше всего изучено у амёб и инфузорий. В подавляющем большинстве случаев оно протекает вполне типичным образом.

У всех простейших в осуществлении внутриклеточного транспорта важную роль играет диффузия. У маленьких клеток она, по-видимому, становится единственным механизмом реализации этих процессов. У некоторых крупных простейших, а также у форм, обладающих длинными псевдоподиями, имеет место активный внутриклеточный транспорт. У *Paramecium* наблюдается циклоз — движение внутренней жидкой цитоплазмы по замкнутому кругу. У фораминифер и актинопод по микротрубочкам, располагающимся по оси каждой тонкой псевдоподии, **в обоих направлениях транспортируются мембранные пузырьки**.

Большинство простейших — аэробы, которые используют диффузию для потребления кислорода и выделения  $\text{CO}_2$ . Относительно небольшое количество видов, однако, являются облигатными анаэробами. В первую очередь это относится к симбионтам, поселяющимся в пищеварительном тракте животных. Виды, обитающие в воде, но при этом тесно связанные с разлагающимися органическими веществами, часто бывают факультативными анаэробами. Они могут использовать кислород, когда он присутствует в окружающей среде, но способны и к анаэробному обмену. Вообще изменения в доступности пищи и содержании кислорода, обусловленные разложением органических веществ, приводят к сукцессии видов простейших. Свойственная простейшим высокая скорость смены генераций приводит к тому, что при изменении условий окружающей среды столь же быстро изменяется структура образуемых простейшими сообществ. Эта особенность может быть использована для мониторинга состояния водных систем.

Многие пресноводные простейшие используют осморегуляцию для удаления избытка воды (регуляция объема) и для поддержания постоянной концентрации и определенного соотношения ионов в цитоплазме клетки (ионная регуляция). Избыточная вода поступает в клетку за счет осмоса, когда осмотическое давление в цитоплазме превышает таковое в окружающей воде. Дополнительно вода может поступать с пищей в вакуоли или пиноцитозные пузырьки. Например, амёба, которая питается белковым раствором, поглощает путем микропиноцитоза воду в количестве, равном одной трети объема ее тела.

Осморегуляция осуществляется путем активного транспорта ионов через клеточную мембрану. Кроме того, для удаления воды и ионов используется специальная система органоидов, которые составляют **комплекс сократительной вакуоли**. Он состоит из большого сферического пузырька, собственно **сократительной вакуоли**, и множества окружающих ее мембранных пузырьков или трубочек, совокупность которых называется **спонгиомом**. Спонгиом собирает жидкость из цитоплазмы и доставляет ее в сократительную вакуоль. Заполненная сократительная вакуоль сокращается и выбрасывает жидкость из организма через временную или постоянную пору. Частота, с которой сокращается вакуоль, зависит от осмотического давления во внешней среде. *Paramecium caudatum*, которая живет в пресной воде, может совершать весь цикл наполнения и опорожнения вакуоли каждые 6 с. При этом она удаляет из клетки объем жидкости, равный объему всего тела, каждые 15 мин. Представители разных групп простейших используют и разные механизмы сокращения вакуолей. У динофлагеллят корешок жгутика ветвится и образует вокруг вакуоли сократимый чехол. У *Paramecium* микротрубочки образуют каркас вокруг вакуоли, но за процесс ее сокращения, возможно, отвечают актин и миозин. В ряде случаев для этого, по-видимому, используется энергия растяжения, накапливающаяся в растянутой мембране вакуоли.

Пресноводные протесты экскретируют гипотоническую мочу. Механизм действия сократительной вакуоли еще не совсем понятен. Скорее всего ионы из цитоплазмы активно переносятся в трубочки спонгиома, в результате чего между ним и цитоплазмой возникает градиент осмотического давления. Благодаря разнице осмотических давлений вода из цитоплазмы начинает поступать в трубочки. По мере того как вода с содержащимися в ней ионами перемещается по трубочкам, происходит избирательная реабсорбция ионов и, возможно, других веществ. В конце концов моча выбрасывается наружу через сократительную вакуоль. Комплекс сократительной вакуоли не играет особой роли в экскреции продуктов метаболизма, таких как аммоний и  $\text{CO}_2$ , так как они просто диффундируют наружу через поверхность клетки.

Бесполое размножение, в основе которого лежит митотическое деление ядер, встречается у большинства простейших, а для некоторых видов является единственным известным способом репродукции. Процесс, при котором родительская клетка разделяется на две или более дочерние клетки, называется **делением**. Если при этом образуются две похожие дочерние клетки, то говорят о **делении надвое**. Когда одна из дочерних клеток намного меньше другой, говорят о **почковании**. Деление родительской клетки, при котором образуется более двух дочерних, называется **множественным делением**. **Шизогония** — это специализированная форма множественного деления, при котором повторяющиеся деления ядра предшествуют делениям клетки. За редкими исключениями, при бесполом размножении происходит репликация органелл до или после деления.

Митотическое деление ядра клетки простейших в большинстве случаев отличается от деления животной клетки. В претерпевающих митоз клетках животных ядерная оболочка разбирается по мере конденсации хромосом и их прикрепления к митотическому веретену, расположенному в цитоплазме клетки. Поскольку ядерная оболочка не сохраняется, говорят, что при такой форме митоза имеется **открытое веретено**. Позже, после того как разойдутся хромосомы, вокруг каждого ядра происходит сборка новой ядерной оболочки. Однако у большинства простейших, описанных в этой главе, ядерная оболочка не разрушается во время митоза, и веретено формируется внутри самого ядра. По мере расхождения хромосом интактное ядро вытягивается, на нем появляется перетяжка, и в конце концов оно расщепляется на два ядра. Простейшие с таким типом митоза имеют **закрытое веретено**. Среди эукариотных клеток митоз с закрытым веретеном считается примитивным. Промежуточные варианты митоза встречаются у зеленых водорослей (*Chlamydomonas*, *Volvox*) и Apicomplexa. У представителей этих таксонов ядерная оболочка остается по большей части интактной, но в ней образуются небольшие отверстия, через которые цитоплазматические микротрубочки веретена проникают в ядро и прикрепляются к хромосомам. Половое размножение у простейших распространено широко, но не является универсальным, а их жизненные циклы очень разнообразны. У многих хорошо изученных простейших половое размножение полностью отсутствует. В некоторых случаях отсутствие полового процесса должно рассматриваться как примитивный признак, тогда как в других это, возможно, результат вторичной утраты. В жизненных циклах архаичных простейших, по-видимому, отсутствовал этап полового размножения: агамная гаплоидная особь (и) размножалась исключительно делением, как у живущих ныне кинетопластид.

Жизненные циклы, включающие половой процесс, представлены тремя основными типами: жизненный цикл с доминированием гаплоидной фазы; жизненный с доминированием диплоидной фазы; жизненный цикл, в котором гаплоидная и диплоидная фазы кодоминируют. Жизненный цикл, в котором **преобладает гаплоидное поколение**, включает гаплоидные особи (гаплонтов), которые либо сами трансформируются в гаметы, либо последние образуются в результате митоза. Слияние гаплоидных гамет приводит к образованию диплоидной зиготы, которая вскоре претерпевает мейоз и дает начало четырем новым гаплоидным особям. Жизненный цикл с преобладанием гаплоидного поколения типичен для Apicomplexa. В жизненном цикле, в котором главная роль принадлежит **диплоидному поколению** — диплонтам ( $2n$ ), последние претерпевают мейоз в процессе



формирования гамет ( $n$ ). Гаметы сливаются в зиготу — диплоидную особь ( $2n$ ). У некоторых простейших вместо обособленных гамет в клетках в результате мейоза формируются особые гаплоидные **гаметические ядра**, которые также в дальнейшем сливаются. Жизненные циклы подобного типа встречаются, например, у инфузорий и многоклеточных животных. В тех случаях, когда в жизненном цикле гаплоидная и диплоидная фазы представлены соответственно двумя самостоятельными поколениями (**кодоминирование гаплоидного и диплоидного поколений**), бесполое поколение ( $n$  или  $2n$ ) чередуется с поколением, размножающимся половым путем ( $2n$  или  $n$ ). Такой тип цикла характерен для фораминифер и растений.

Инцистирование встречается в жизненных циклах многих простейших, включая большинство пресноводных видов. Формируя цисту, простейшее выделяет вокруг себя утолщенную оболочку и переходит в покоящееся состояние. В зависимости от вида защитная циста устойчива к высушиванию или к низким температурам. Инцистирование позволяет клетке пережить период неблагоприятных условий окружающей среды. Самый простой жизненный цикл включает всего две фазы: активную и защищенную инцистированную фазу. Однако и более сложные жизненные циклы часто характеризуются наличием инцистированных зигот или формированием специальных цист размножения, в которых осуществляются деление, гаметогенез или другие процессы, связанные с репродукцией простейших. Расселение простейших на большие расстояния может осуществляться либо на активной стадии, либо на стадии цисты. Течения и ветер, а также ил и детрит, приставшие к покровам водоплавающих птиц и других животных, — самые обычные способы распространения простейших.

#### Тип Euglenozoa Класс Euglenoidea

Принадлежащие к Euglenoidea виды *Paranema* и *Euglena* — это одни из наиболее хорошо известных жгутиконосцев. Их удлинённое тело на переднем конце несет углубление — **резервуар, или жгутиковый карман**. Цитостом лежит у основания резервуара и ведет в цитофаринкс. У пресноводных видов содержимое сократительной вакуоли выбрасывается в резервуар, а от его стенки берут начало два жгутика, каждый из которых несет по одному ряду мастигоном.

У *Euglena* один жгутик очень короткий, он заканчивается в резервуаре и не выходит из него наружу. Пигментное **глазное пятно**, или **стигма**, затеняет небольшое вздутие, или **парафлагеллярное тельце**, расположенное на длинном жгутике в его базальной, проходящей внутри резервуара части. Это образование выполняет функции фоторецептора. У бесцветной гетеротрофной *Paranema* оба жгутика длинные, но один направлен назад и может использоваться для ловли пищи или временного прикрепления к чему-нибудь. Длинный локомоторный жгутик утолщен, его диаметр почти в 5 раз превышает диаметр обычного жгутика. Ему придает упругость тянущийся почти по всей длине сбоку от аксономы **параксиальный тяж**. Последний отсутствует лишь в подвижном, самом дистальном участке жгутика.

На поперечном срезе видно, что пелликула эвгленовых несет закругленные гребни, чередующиеся с узкими бороздками. Гребни и разделяющие их борозды располагаются на поверхности тела эвглены по пологой спирали. Эктоплазма содержит плотные опорные тяжи, построенные из фибриллярных белков. Микротрубочки пелликулы, располагающиеся под этими тяжами, по-видимому, отвечают за перистальтические сокращения клетки, которые лежат в основе особого типа локомоции — так называемого **эвгленоидного движения**, или метаболии.

Примерно две трети из 1 000 видов морских и пресноводных Euglenoidea составляют бесцветные гетеротрофы, а одну треть — зеленые фотоавтотрофы, в том числе и разные виды эвглен. Хлоропласты фотосинтезирующих видов содержат хлорофиллы *a* и *b*. Когда автотрофные эвгленовые плывут к источнику света, они вращаются вокруг своей продольной оси. Пока эвглена сохраняет направление движения, фоторецептор —

парафлагеллярное тельце — постоянно освещено, но если клетка немного отклонилась от прямолинейного курса на источник света, стигма, которая в результате вращения тела описывает круги вокруг основания жгутика, начинает периодически затенять парафлагеллярное тельце. Это в свою очередь вызывает коррекцию курса. Гетеротрофный способ питания у эвгленовых рассматривается как примитивный признак. Хлоропласты представителями данного таксона были приобретены вторично и независимо от других фотосинтезирующих жгутиконосцев.

Зеленые фотосинтезирующие формы, такие, как *Euglena*, запасают энергию, полученную с продуктами фотосинтеза, в виде уникального похожего на крахмал углевода, который называется **парамил**. Он синтезируется в специализированном участке хлоропласта — пиреноиде, но хранится в виде свободных гранул в цитоплазме (рис. 3.4, А). Крупные гранулы парамила могут также выполнять и опорную функцию, как у *Cyclidiopsis acus*. В клетках этого жгутиконосца гранулы расположены в виде продольного ряда и образуют своего рода внутриклеточный «позвоночник». Хлоропласты эвгленовых окружены тремя мембранами, а не двумя, как у зеленых водорослей и растений. Считается, что эвгленовые приобрели свои хлоропласты путем фагоцитоза целой эукариотной одноклеточной водоросли (вероятно, представителя Chlorophyta), которая затем стала эндосимбионтом. Если это так, то наружная мембрана хлоропласта эвгленовых может соответствовать клеточной мембране зеленой водоросли или представлять собой результат слияния мембраны эндосимбионта с мембраной фагосомы (фагоцитозного пузырька).

Пищу бесцветных гетеротрофов составляют органические вещества, абсорбированные из окружающей воды, бактерии и клетки других простейших. *Peranema* захватывает добычу с помощью уникального палочкового аппарата, тесно связанного с цитофаринксом и цитостомом. **Палочковый аппарат** состоит из двух жестких параллельных «палочек», представляющих собой пучки микротрубочек, и некоторых других внутриклеточных структур, иногда называемых лопастями. У *Euglena* есть рудиментарный палочковый аппарат, что указывает на ее происхождение от гетеротрофных форм.

*Peranema* питается самыми разнообразными живыми организмами, включая эвглен (*Euglena*), причем цитостом может сильно растягиваться, что позволяет фагоцитировать крупную добычу. Когда этот жгутиконосец захватывает жертву, он выдвигает палочковый аппарат из цитостома, прикрепляет его к добыче, а затем втягивает обратно. Добыча оказывается в цитостоме, а затем и в цитофаринксе. Жертва фагоцитируется целиком и переваривается в пищеварительной вакуоли.

У эвгленовых половой процесс не описан, а бесполое размножение осуществляется путем продольного деления надвое. Два жгутика, их кинетосомы, а также ядро удваиваются перед разделением самой клетки.

### Класс Kinetoplastida

Кинетопластиды — это бесцветные гетеротрофы. Всего известно около 600 видов, и лишь несколько являются свободноживущими. Абсолютное большинство представителей рассматриваемого таксона — опасные паразиты. У всех кинетопластид, как и у родственных им эвгленовых, в жгутике проходит параксиальный тяж. Уникальным признаком этой группы является наличие у всех ее представителей в единственной крупной митохондрии заметного скопления ДНК, которое называется кинетопластом. Значительная часть последовательностей кинетопластной ДНК кодирует морфогенез митохондрии. Необходимость в большом геноме кинетопласта, вероятно, обусловлена тем, что у кинетопластид имеет место циклически повторяющаяся полная перестройка их крупной митохондрии, которая то подвергается регрессивным изменениям, то восстанавливается и снова начинает активно функционировать. Это происходит каждый раз, когда паразитические жгутиконосцы в процессе реализации своего жизненного цикла периодически сменяют животных-хозяев, что сопровождается сменой условий существования: из анаэробных условий они попадают в аэробные и наоборот. При этом они

вынуждены адаптировать свой энергетический метаболизм к конкретным условиям, что естественно сказывается на состоянии их митохондрий.

Один или два жгутика берут начало на дне глубокого впячивания поверхности клетки, напоминающего резервуар эвгленовых. Здесь же локализуется и цитостом, ведущий в цитофаринкс. Кинетосомы жгутиков всегда тесно связаны с участком митохондрии, содержащим кинетопласт: они располагаются либо на его поверхности, либо в самой непосредственной близости от него.

Свободноживущие жгутиконосцы *Bodo* с двумя жгутиками обычно встречаются в солоноватой или пресной воде и в почве, где они питаются бактериями. Входящие в состав кинетопластид трипаносомы паразитируют в кишечнике насекомых и в крови позвоночных животных. У них обычно имеется только один направленный вперед жгутик, тогда как от второго остается лишь кинетосома. Обычно жгутик проходит вдоль тела от его заднего конца к переднему и тянется по краю **ундулирующей мембраны**. Пелликула несет толстый гликокаликс, белковый состав которого контролируют до 1 000 генов. На их долю приходится примерно 40 % большого генома ядра (у *Trypanosoma brucei* 120 хромосом). В результате дифференциальной экспрессии генов (и синтеза соответствующих белков) на разных этапах развития паразитов в хозяине меняется антигенный состав их гликокаликса, что позволяет им избегать воздействия иммунной системы хозяина.

Трипаносоматиды *Leishmania* и *Trypanosoma* являются возбудителями многочисленных заболеваний человека и домашних животных в субтропических и тропических регионах мира. Часть жизненного цикла паразита протекает в кишечнике кровососущих насекомых, главным образом различных двукрылых. При этом жгутиконосцы либо поселяются внутри клеток хозяина, либо прочно прикрепляются к ним. Вторая часть цикла чаще всего осуществляется в крови (в плазме или в «белых» клетках) или в клетках лимфы позвоночного животного, хотя паразиты могут использовать и другие его ткани. Внутриклеточные стадии не имеют жгутиков, но в то же время в зараженных животных-хозяевах (и у беспозвоночных, и в кровяном русле позвоночных) встречаются подвижные *Leishmania* — возбудитель ряда широко распространенных в Евразии, Африке и обеих Америках болезней (калаazar и ряд близких заболеваний). Они вызывают поражения кожи и другие последствия, в том числе влияют на иммунный ответ. Хозяином-переносчиком этих паразитов являются кровососущие насекомые — небольшие двукрылые, известные под названием москиты (Phlebotomidae).

Возбудителем распространенной в тропической Америке болезни Чагаса, которой, вероятно, после путешествия на «Бигле» в хронической форме страдал Ч.Дарвин, является *Trypanosoma cruzi*, а переносчиками трипаносом служат кровососущие клопы. Наиболее остро патогенность паразитов проявляется в тот момент, когда паразит покидает кровеносную систему человека и проникает в его печень, селезенку и сердечную мышцу. *Trypanosoma brucei rhodesiense* и *T. b. gambiense* вызывают африканскую сонную болезнь и передаются мухой цеце. Паразит проникает в спинно-мозговую жидкость и ткань мозга, вызывая летаргический сон, сонливость и ухудшение умственной деятельности, что свойственно конечной фазе заболевания. Различные трипаносомозы лошадей, крупного рогатого скота и овец имеют существенное экономическое значение. Кинетопластиды размножаются путем деления надвое. Как и у эвгленовых, половое размножение у них не описано, однако полностью исключить возможность его существования нельзя.

#### **Тип Chlorophyta (вольвоксы)**

Вольвоксовые — таксон, входящий в состав зеленых водорослей (Chlorophyta), для которых характерно наличие большого чашевидного хлоропласта, содержащего хлорофиллы *a* и *b* и пиреноид. В последнем в качестве запасного питательного вещества синтезируется крахмал (амилопектин). Многие хлорофиты — это неподвижные морские и пресноводные водоросли, примером которых может служить обитающая в пресных водоемах нитевидная *Spirogyra*. Однако клетки Volvocida постоянно имеют жгутики: каждая клетка несет два, четыре, а иногда и восемь жгутиков, лишенных мастигонем. В клетке

также могут присутствовать глазное пятно (стигма) и две сократительные вакуоли. Клетки заключены в матрикс (гель, состоящий из гликопротеинов и глюкозаминогликанов) и соединены между собой жгутиками.

Есть одиночные виды, такие, как *Chlamydomonas*, а есть и колониальные. Колонии *Gonium* плоские: они имеют вид пластинок, состоящих из 32 — 40 клеток. Представители других таксонов образуют полые сферы: *Pandorina* (16 — 32 клетки), *Eudorina* (32 клетки), *Pleodorina* (64—128 клеток), *Volvox* (2 000 — 6 000 клеток).

*Chlamydomonas* размножается агамно путем продольного деления надвое. У *Volvox* только специализированные большие безжгутиковые клетки (**гонидии**) способны к бесполому и половому размножению. В процессе бесполого размножения гонидий претерпевает множественное деление и дает начало полному шарiku, расположенному внутри материнской колонии. Однако клетки, образующие эту дочернюю колонию, ориентированы в направлении, противоположном тому, которое характерно для клеток родительской колонии. Концы клеток, на которых в дальнейшем сформируются жгутики, обращены внутрь молодой колонии. Для исправления данного положения дочерняя колония выворачивается наизнанку, так что жгутики теперь оказываются на наружной ее поверхности. Дочерние колонии обычно выходят через разрыв стенки родительской колонии.

В жизненном цикле вольвоксовых имеет место зиготическая редукция и соответственно преобладает гаплоидная фаза. У большинства видов *Chlamydomonas* две одинаковые по строению клетки, являющиеся гаметами (изогаметы), сливаются и образуют зиготу. Другие виды демонстрируют начальные стадии дифференцировки полов: их гаметы слегка различаются по размеру (анизогаметы). У *Pleodorina* различия в размерах гамет уже хорошо выражены, однако крупные макрогаметы все еще сохраняют жгутики и свободно плавают. Наконец, у *Volvox* из гонидиев, расположенных в задней части колонии, развиваются истинные яйцеклетки и спермии. Яйцеклетка неподвижна и оплодотворяется внутри материнской колонии сперматозоидами, которые формируются в другой колонии. Колонии могут быть либо гермафродитными, либо «раздельнополыми».

Хотя *Volvox* является близким родственником растений, а не животных, он тем не менее демонстрирует, как могла возникнуть многоклеточность у первых животных. Из единственной клетки в результате следующих друг за другом митозов образуется колония, состоящая из сотен сходных по строению клеток. Позднее эти клетки функционально специализируются на соматические и репродуктивные (гонидий).

### Тип *Choanoflagellata* (Воротничковые)

Каким бы удивительным это ни могло показаться, но морские и пресноводные воротничковые жгутиконосцы являются сестринским таксоном по отношению к многоклеточным животным (Metazoa). И воротничковые жгутиконосцы, и примитивные моноцилиарные клетки многоклеточных имеют единственный жгутик, несущий двустороннее **оперение** из напоминающих мастигонемы филаментов и окруженный цилиндрическим **воротничком** из микроворсинок. Эта синапоморфия наряду с доказательствами, полученными в результате анализа последовательностей рДНК, позволяет объединить воротничковых жгутиконосцев и Metazoa как сестринские таксоны в монофилетический таксон.

Воротничковые жгутиконосцы, насчитывающие 600 видов, — это главным образом крошечные и малозаметные организмы, обычно не превышающие 10 мкм в диаметре. Когда такой жгутиконосец питается, жгутик создает ток воды, из которого воротничок фильтрует бактерии и органические частицы. Попавшие в воротничок бактерии фагоцитируются и перевариваются клеткой. Воротничковые жгутиконосцы могут быть одиночными или колониальными, прикрепленными или свободно плавающими. Некоторые сидячие (сессильные) виды прикреплены с помощью стебелька — узкой нижней части раковинки, или теки, по форме, напоминающей вазу. Раковинка построена из связанных между собой внеклеточных кремнеземных палочек. У колониальных планктонных форм, таких, как *Proterospongia*, отдельные клетки объединены желеобразным внеклеточным

матриксом или своими воротничками. В последнем случае колония может напоминать пластинку, в которой все воротнички и жгутики расположены с одной стороны, или сферу, в которой воротнички со жгутиками радиально расходятся от поверхности. Было показано, что морская *Proterospongia choanojuncta* имеет и колониальную планктонную стадию, и одиночную безжгутиковую прикрепленную стадию.

#### Вопросы самоконтроля

1. Большинство простейших имеет постоянную форму клетки, за счёт чего это происходит?
2. Главные отличительные признаки представителей типа Euglenozoa.
3. Паразитические представители Euglenozoa.
4. Какие простейшие организуют колонии и как они устроены?

### 3 ТЕМА: ПОДЦАРСТВО PROTOZOA (ОДНОКЛЕТОЧНЫЕ). ТИП ALVEOLATA. ПОДТИПЫ DINOFLAGELLATA, CILIOPHORA, APICOMPLEXA-SPOROZOA. АМЁБОВИДНЫЕ ПРОСТЕЙШИЕ

#### План:

1. Тип Alveolata. Подтип Ciliophora
2. Подтип Dinoflagellata
3. Подтип Apicomplexa=Sporozoa
4. Амёбовидные простейшие

#### Тип Alveolata. Подтип Ciliophora

Группу Alveolata составляют три таксона: Dinoflagellata, Ciliophora и Apicomplexa (Sporozoa). Организмы, относящиеся к этой группе, объединяются на том основании, что у них имеются сходные последовательности рибосомной ДНК, а в состав пелликулы обязательно входят альвеолы.

Инфузории (Ciliophora) — это монофилетический таксон, в состав которого входят подвижные и весьма своеобразные организмы. Очень многие инфузории действительно похожи на мелких животных. Сходство усиливается еще и тем, что у инфузорий имеются вторично специализированные и сложно организованные органоиды и практически всем им присуще сложное поведение. У инфузорий можно легко найти функциональные аналоги многих тканей и органов животных, например мускулатуры и кишечника. Более 8 000 описанных видов широко распространены в пресной воде, в море и даже в почве, где они поселяются в тонкой пленке, покрывающей частицы фунта. Все инфузории — гетеротрофы, а около трети видов — экто- или эндокомменсалы или паразиты.

#### Строение и функции

Форма тела инфузорий исключительно разнообразна. Несмотря на подвижность и наличие постоянных и четко дифференцированных переднего и заднего концов тела, очень многие инфузории асимметричны. Однако для некоторых форм, у которых рот расположен на самом переднем конце тела, характерна радиальная симметрия. Инфузории в основном представлены одиночными подвижными формами, но некоторые виды образуют колонии и ведут прикрепленный образ жизни. Большинство инфузорий «голые», однако тинтиниды, некоторые гетеротрихи, перитрихи и суктории живут в домиках (теках), построенных из секретированного ими органического материала или склеенных из посторонних частиц. Размер клетки инфузорий варьирует от 10 мкм до 4,5 мм. Реснички на теле инфузории образуют две специализированные группы: покрывающую тело **соматическую цилиатуру** и **ротовую цилиатуру**, связанную с ротовой областью. Распределение ресничек на поверхности тела варьирует у разных форм. У некоторых видов реснички покрывают все тело и располагаются продольными рядами, каждый из которых называется кинетой, но у представителей более специализированных таксонов реснички приурочены к строго определенным участкам тела.

Кинета представляет собой ряд повторяющихся **кинетид**, каждая из которых включает ресничку, кинетосому и связанные с ними фибриллы. Одна из фибрилл, прикрепленных к базальному тельцу, — это поперечно исчерченная корневая нить (корешок), которая направлена в сторону переднего конца клетки. Корневые нити всех кинетосом в ряду могут собираться, как провода в кабеле, образуя единую **кинетодесму**, тянущуюся вдоль ряда кинетид. С каждой кинетосомой связаны и другие фибриллы, которые представлены лентами микротрубочек. Постцилиарная лента микротрубочек отходит от кинетосомы назад. Поперечная лента микротрубочек отходит с левой стороны от каждой кинетосомы. Считается, что все фибриллы кинетиды выполняют опорную функцию и служат либо для более прочного закоривания реснички, либо для поддержания формы тела.

Описанная выше одиночная кинетида называется **монокинетидой**. У некоторых инфузорий монокинетиды расположены попарно. В этом случае образуются **дикинетиды**, а реснички соответственно располагаются парами вдоль кинеты. В **поликинетиде** объединяется большое количество ресничек, которые согласованно функционируют в составе единой сложной структуры. Если такая структура представляет собой пучок, она называется **циррус** (множественное число **цирри**); если это короткий ряд, то образование, напоминающее лопасть весла, называется **мембранеллой**. Кинетиды есть у всех инфузорий, даже у представителей таких групп, как суктории, у которых «взрослые» особи лишены ресничек, но при этом сохраняют внутриклеточные компоненты кинетид.

Обычно тело инфузории покрыто сложной пелликулой. Под наружной клеточной мембраной в один слой располагаются небольшие мембранные цистерны — альвеолы, в большей или меньшей степени уплощенные. Основания ресничек проходят между двумя прилегающими друг к другу альвеолами, так же как трихоцисты и другие экструсомы, речь о которых пойдет ниже. Альвеолы выполняют опорную функцию и являются депо для ионов  $\text{Ca}^{2+}$ . После соответствующей стимуляции клетки кальций выходит из альвеол в цитоплазму, что вызывает изменения в работе ресничек и выстреливание экструсом.

**Экструсомы** — это тельца секреторной природы, предназначенные для быстрого выбрасывания на поверхность клетки. У *Paramecium* и других инфузорий экструсомы, имеющие форму бутылки, или **трихоцисты**, чередуются с альвеолами. В невыстреленном состоянии трихоциста располагается перпендикулярно поверхности тела. При выстреливании она быстро выбрасывает длинную, упругую, поперечно исчерченную нить, несущую на своем конце заостренный наконечник. В невыстреленной трихоцисте оформленную нить обнаружить не удастся: вероятно, ее «сборка» осуществляется непосредственно в процессе выстреливания содержимого трихоцисты. По-видимому, трихоцисты выполняют функцию защиты от хищников. **Токсицисты** — это экструсомы, обнаруженные в пелликуле хищных инфузорий *Dileptus* и *Didinium*. Токсицисты выбрасывают длинную нить с луковицеобразным основанием, содержащим токсин. Они используются для защиты и захвата добычи и обычно приурочены к тем участкам тела инфузории, которые контактируют с добычей, например вокруг цитостомы (у *Didinium*) или на переднем конце тела (у *Dileptus*). **Мукоцисты**, как и трихоцисты, располагаются на теле инфузории рядами. Они либо распыляют слизь, либо выбрасывают сеть слизистых филаментов. Мукоцисты могут участвовать в формировании защитных цист или образуют на поверхности «липкие» участки, облегчающие захват добычи. Они встречаются у многих инфузорий, включая *Didinium*.

### Локомоция

Инфузории — это самые «быстрые» простейшие, которые при движении развивают скорость 0,4 — 2 мм/с (типичная *Paramecium* покрывает за одну секунду расстояние, примерно в восемь раз превышающее длину своего тела). В то же время самые быстро плавающие жгутиконосцы могут развивать скорость лишь 0,2 мм/с. В целом, инфузории плавают быстрее, чем жгутиконосцы, благодаря тому, что для движения используют многочисленные реснички, покрывающие их тело.

По поверхности движущейся инфузории пробегают метахрональные волны. Так, на теле *Paramecium* в каждый момент времени можно обнаружить примерно 10 волн. Считается, что метахрональная координация биения ресничек контролируется движением воды. Ток воды, создаваемый одной ресничкой, служит сигналом для начала движения следующей, подобно тому, как последовательно падают выстроенные в ряд костяшки домино. Кинетодесмальные фибриллы не рассматриваются ныне как проводящая система, обеспечивающая координацию биения ресничек.

У представителей таких таксонов, как *Paramecium*, направление эффективного удара реснички не совпадает с направлением продольной оси тела, а образует с ним определенный угол. Это приводит к тому, что инфузория плавает по спирали и одновременно вращается относительно продольной оси. Чтобы изменить направление движения, *Paramecium* внезапно меняет направление биения ресничек на противоположное, немного отплывает назад, останавливается и затем возобновляет движение вперед, но уже в новом направлении. Такая последовательность действий при выполнении поворота известна как **реакция избегания**. Механические стимулы могут распознаваться с помощью длинных, ригидных и неподвижных (чувствительных) ресничек. Направление и интенсивность удара контролируются изменением концентрации ионов  $\text{Ca}^{2+}$  и  $\text{K}^{+}$ , высвобождающихся из депо, которыми являются альвеолы пелликулы.

У высокоспециализированных стихотрих и гипотрих, таких как *Urostyia*, *Stylonychia* и *Euplotes*, на теле четко дифференцированы дорсальная и вентральная поверхности. Реснички на значительной части тела отсутствуют; исключение составляет вентральная поверхность, которая несет цирри. Работа ресничек в составе каждого цирруса синхронизирована, вследствие чего он совершает движения как функционально единая и мощная структура.

Некоторые инфузории, такие как обитающие на морских пляжах в пространстве между песчинками и вытянутые в длину кариореликтиды, или обычные сидячие виды *Vorticella* или *Stentor*, характеризуются сильной сократимостью. Они быстро отдергивают свободный, неприкрепленный конец тела от потенциальных хищников. Сокращение обусловлено укорочением поперечно исчерченных белковых фибрилл — **мионом**. *Stentor* сжимается с помощью пелликулярных мионом, у *Vorticella* и колониальной *Carchesium* мионема в виде одной большой спиральной фибриллы — **спазманемы** располагается в стебельке. Быстрое сокращение мионемы, занимающее всего несколько миллисекунд, можно, вероятно, рассматривать как реакцию избегания. Последующее вытягивание спазманемы осуществляется медленно и может быть результатом раскручивания упругого внеклеточного чехла, одевающего стебелек, и работы оральных ресничек. Мионемы состоят не из актина и миозина, как мышцы животных, а из другого белка — спазмина, который сокращается в присутствии  $\text{Ca}^{2+}$ . АТФ для этого, по-видимому, не нужен.

### Питание

Свободноживущие инфузории могут быть детритофагами, бактериофагами, фитофагами или хищниками. Среди хищников можно выделить «догоняющих», т.е. активно преследующих свою добычу, или «поджидающих». Последние в ожидании своей жертвы не проявляют поисковой двигательной активности. Хищники питаются другими простейшими, включая инфузорий, и даже мелкими животными, например коловратками. Многие мелкие инфузории активно перемещаются в поисках пищи (бактерий, диатомовых водорослей, детрита) и заглатывают ее после установления с ней непосредственного контакта. Обычно более крупные формы могут использовать реснички, покрывающие их тело, для отфильтровывания суспензии, содержащей пищевые объекты. Ротовая цилиатура фильтраторов, как правило, сложно организована, тогда как инфузории, питающиеся путем непосредственного захвата добычи, имеют более простой ротовой аппарат.

Большинство инфузорий имеют цитостом — специально предназначенный для эндоцитоза участок поверхности тела, лишенный ресничек, инфрацилиатуры и альвеол. У представителей некоторых групп цитостом расположен спереди, но у большинства инфузорий он в той или иной степени смещен назад. В самых простых случаях цитостом

лежит непосредственно над цитофаринксом, который представляет собой расположенный в цитоплазме цилиндр из микротрубочек. Пища фагоцитируется клеткой через цитостом. Сформировавшаяся в цитофаринксе пищеварительная вакуоль отделяется от него и поступает внутрь клетки.

Ротовой аппарат может включать только цитостом и цитофаринкс, но у большинства инфузорий перед цитостомом располагается особая преоральная камера, которая участвует в захвате пищи и «подготовке» ее к последующему фагоцитированию. Преоральная камера, называемая **вестибулумом**, может нести только обычные реснички, которые по своему происхождению относятся к соматической цилиатуре. У других более сложно организованных инфузорий преоральная камера отличается от типичного вестибулума тем, что вместо простых ресничек содержит сложные ресничные органеллы — поликинетиды. В этом случае ее называют **буккальной полостью**. У *Paramecium* преоральная камера разделена на наружный вестибулум и внутреннюю буккальную полость. Расположенные в последней поликинетиды создают поток, который приносит бактерий и мелких протистов.

Среди хищников хорошо изучены виды рода *Didinium*. Эти инфузории с бочковидным телом питаются другими инфузориями, преимущественно разными парамециями (*Paramecium*). Когда *Didinium* атакует *Paramecium*, он выстреливает в жертву токсины и захватывает ее похожим на хоботок передним концом, на котором находится цитостом. Последний может открываться почти на всю ширину тела. Захваченная *Paramecium* заглатывается путем фагоцитоза.

Свободноживущие члены семейства *Suctorina* — это «поджидающие» хищники, которые напоминают мелких хищных росянок. В отличие от других инфузорий суктории лишены ресничек; исключение составляют лишь незрелые стадии. Суктории, будучи сидячими организмами, в большинстве своем прикрепляются с помощью стебелька к поверхности морских или пресноводных беспозвоночных. От поверхности тела суктории радиально расходятся упругие щупальца, свободные концы которых у одних видов шишковидно вздуты, а у других напоминают длинные заостренные шипы. Каждое щупальце изнутри поддерживается цилиндром из микротрубочек, а на конце несет специальные экструсомы — **гаптоцисты**, служащие для прикрепления. Когда добыча, в том числе и другие инфузории, задевают за щупальца, гаптоцисты выстреливают в добычу и заякоривают ее. Затем «содержимое» добычи «засасывается» в щупальце, попадая в длинную трубчатую пищеварительную вакуоль, которая, увеличиваясь, в конце концов достигает тела суктории. Фактически «сосание» — это быстрый фагоцитоз. Наличие цилиндра из микротрубочек, который функционирует как цитофаринкс, расположенный по оси каждого щупальца, способствует интенсификации этого процесса. Инфузории, которые поглощают взвесь пищевых частиц, обычно имеют буккальную полость. Пища сначала подгоняется к поверхности тела, а затем поступает в эту полость благодаря работе сложных ресничных органелл. Из буккальной полости пищевые частички через цитостом загоняются в цитофаринкс, где и формируется пищеварительная вакуоль. У фильтраторов из группы *Peritrichia*, у которых ресничек на теле мало или они отсутствуют совсем, ресничные структуры буккальной полости развиты очень сильно и располагаются по краю округлого плоского поля (околоротовое поле), расположенного на

ротовом конце тела. У сувоек (*Vorticella*) край этого поля уплощен в виде периферического канта. При сокращении тела инфузории, когда оральная часть глубоко втягивается, кант прикрывает поле сверху. Буккальные ресничные структуры располагаются в бороздке, проходящей между краем поля и периферическим кантом. Это наружная мембрана, образованная прилегающими друг к другу ресничками. Помимо этого имеется два внутренних ряда свободных ресничек. И мембрана, и ресничные ряды закручиваются против часовой стрелки по краю диска и затем поворачивают вниз в воронковидную буккальную полость. Внутренние ресничные ряды создают ток воды, а наружная мембрана выступает в качестве фильтра. Пища (главным образом бактерии) транспортируется между мембраной и ресничными рядами в буккальную впадину.



Пища заглатывается путем фагоцитоза в области цитостома и транспортируется внутрь с помощью цитофаринкса. Когда пищеварительная вакуоль достигает определенной величины, она отделяется от цитофаринкса, и в области цитостома образуется новая вакуоль. Свободные вакуоли начинают перемещаться в эндоплазме по более или менее правильной круговой траектории.

Переваривание пищи осуществляется в полном соответствии с общей схемой, описанной ранее. Однако имеется одна особенность: в пищеварительной вакуоли с самого начала поддерживается очень низкое значение pH. У *Paramecium* после образования пищеварительной вакуоли с ней сливаются пузырьки с кислым содержимым (ацидосомы), а часть клеточной мембраны, ограничивающей вакуоль, удаляется. В результате вакуоль становится меньше и значение pH падает до 3. Теперь к вакуоли присоединяются лизосомы, но ее содержимое слишком закислено и не позволяет ферментам эффективно работать. Значение pH начинает расти, однако причины этого до сих пор неизвестны. Переваривание пищи осуществляется, когда уровень pH достигает 4,5 — 5. Эти же значения pH характерны для внутриклеточного пищеварения и у других изученных организмов. Наполненная неперевавшими остатками пищеварительная вакуоль перемещается к фиксированному месту экзоцитоза — **цитопроктору**, сливается с клеточной мембраной и выбрасывает содержимое. Остаточная мембрана вакуоли фрагментируется и образует мелкие пузырьки, которые перемещаются в район цитостома, чтобы принять участие в формировании новой пищеварительной вакуоли.

Около 15 % видов инфузорий — паразиты, еще большее число форм — экто- и эндокомменсалы. Многие суктории являются комменсалами, но среди них есть и настоящие паразиты. Хозяевами могут быть разные животные, в том числе рыбы, млекопитающие, различные беспозвоночные и даже другие инфузории. *Endosphaera*, например, паразитирует внутри тела перитрихи *Tetrahymena*. Комменсалы брюхохоресничная *Kerona* и кругоресничная *Trichodina* поселяются на поверхности тела гидры (*Hydra*). Виды рода *Balantidium* являются эндокомменсалами или эндопаразитами кишки насекомых и многих позвоночных. *Balantidium coli* (Trichostomatia) поселяется в кишечнике свиней и передается с помощью цист, выделяемых с фекалиями. Иногда этих инфузорий находят у человека, где они вместе с бактериями становятся причиной эрозии слизистой кишечника и вызывают болезненные явления. Другие трихостомы, в частности обитающие в кишечном тракте жвачных, могут рассматриваться как мутуалисты. Подобно жгутиконосцам-симбионтам термитов и тараканов, некоторые из них заглатывают и разлагают целлюлозу растений, идущих на корм их хозяевам. Продукты расщепления используются хозяином.

Ряд инфузорий несет в себе симбиотические водоросли. Наиболее известная из них *Paramecium bursaria*, эндоплазма которой служит пристанищем для зеленых зоохлорелл. Лишенный рта морской вид *Mesodinium* также содержит симбиотические водоросли.

### Экскреция

Экскреция у инфузорий связана главным образом с решением задачи регуляции объема тела. Сократительные вакуоли обнаружены и у морских, и у пресноводных видов, однако у последних они чаще выбрасывают свое содержимое. У некоторых видов единственная сократительная вакуоль расположена на заднем конце тела, но многие инфузории имеют не одну, а несколько вакуолей. У *Paramecium* по одной вакуоли имеется на обоих концах тела. Вакуоли всегда приурочены к самому внутреннему слою эктоплазмы и опорожняются через одну или две постоянные поры, которые пронизывают пелликулу. Спонгиом представляет собой сеть трубочек неправильной формы, которые опорожняются в вакуоль либо непосредственно, либо через специальные собирательные каналы.

### Ядерный диморфизм

В отличие от представителей большинства других классов простейших инфузории обладают ядрами двух типов: **микронуклеусами и макронуклеусами** (явление гетерокариоза). Микронуклеус, в котором сохраняется полная копия генома, большую часть времени неактивен, исключение составляет лишь период деления клетки. Гены

макронуклеуса активно транскрибируются для обеспечения постоянно протекающих в клетке процессов синтеза. Каждая клетка содержит от 1 до 20 диплоидных микронуклеусов. Количество полиплоидных макронуклеусов варьирует в более широких пределах: и если одни инфузории имеют всего один макронуклеус, то у других их может быть очень много. Количество ядер обоих типов определяется видовой принадлежностью инфузории.

Макронуклеус иногда называют вегетативным ядром, потому что он не участвует в реализации полового процесса. В то же время он контролирует процессы клеточной дифференцировки и необходим для нормального осуществления метаболизма. Содержание ДНК в макронуклеусе превышает содержание ДНК в микронуклеусе в сотни, а иногда и тысячи раз из-за многократно повторяющихся дупликаций, которые имеют место в процессе трансформации микронуклеуса в макронуклеус. Однако многие последовательности ДНК микронуклеуса (до 98 % у *Stylonychia*) элиминируются в ходе формирования макронуклеуса. Более того, ДНК макронуклеуса организована не в форме целых хромосом, а обычно образует короткие фрагменты, размеры которых иногда соответствуют одному гену. Некоторые из этих фрагментов в результате амплификации представлены миллионами копий. Макронуклеусы содержат много ядрышек, в которых синтезируется рибосомальная РНК. Амплификация генов в макронуклеусе и большое количество ядрышек, вероятно, увеличивают скорость синтеза белков, которые должны использоваться в сборке сложных и многочисленных органелл инфузорий. Макронуклеусы имеют самую разнообразную форму. У *Paramecium* крупный овальный или бобовидный макронуклеус немного сдвинут вперед от середины тела. Длинные макронуклеусы *Stentor* и *Spirostomum* похожи на нитку бус. Нередко макронуклеус имеет вид длинного и относительно узкого тела, изогнутого самым причудливым образом: то в виде буквы С, как у *Euplotes*, то в виде подковы, как у *Vorticella*. Необычная форма многих макронуклеусов, вероятно, может рассматриваться, как своего рода адаптация, облегчающая взаимодействие ядра и практически любого участка цитоплазмы этих крупных клеток.

### Бесполое размножение

В отличие от жгутиконосцев, делящихся в продольном направлении, бесполое размножение инфузорий осуществляется путем поперечного деления надвое, при котором плоскость деления проходит поперек кинет. У многих сидячих инфузорий, например у *Vorticella*, *Dendrocometes*, агамное размножение осуществляется в форме почкования. Микронуклеус делится путем закрытого митоза. Деление макронуклеуса представляет собой амитоз и обычно осуществляется за счет формирования простой перетяжки. Когда в клетке присутствует несколько макронуклеусов, они перед делением у некоторых видов сначала объединяются в единое крупное ядро.

### Половое размножение

Половое размножение у инфузорий — это непосредственный обмен генами без предварительной «упаковки» их в яйцеклетку или спермий. Чтобы его осуществить, две совместимые в половом отношении клетки плотно соединяются определенными участками поверхности, плазмалемма каждой клетки в зоне контакта исчезает, после чего и происходит взаимный обмен генами. Этот процесс известен под названием **конъюгация**, а две соединившиеся инфузории называются **конъюгантами**. Конъюганты могут находиться в таком состоянии несколько часов. В конъюгации участвует только микронуклеус, макронуклеус во время полового процесса дегенерирует.

Основные события, ведущие к обмену генами между двумя конъюгантами, относительно постоянны и сходны у всех видов. После двух мейотических делений микронуклеуса образовавшиеся ядра, за исключением одного, дегенерируют, а оставшееся ядро затем делится еще раз и дает начало двум гаплоидным гаметическим микронуклеусам, которые генетически идентичны. Один является стационарным, тогда как другой мигрирует в конъюганта-партнера. Когда мигрирующее ядро оказывается в партнере, оно сливается с его стационарным ядром, и образуется зиготическое ядро ( $2n$ ), или **синкарион**. Вскоре после слияния ядер две инфузории расходятся. Каждая из них теперь называется **эксконъюгантом**.

В обоих эксконъюгантах синкарион митотически делится, чтобы в клетке восстановилось специфичное для вида число ядер. Эти события обычно (но не всегда) включают деления клетки. Например, у видов, в норме имеющих один макронуклеус и один микронуклеус, синкарион делится один раз. Одно из ядер образует микронуклеус; другое становится макронуклеусом. В данном случае нормальное число ядер восстанавливается без каких-либо делений клетки.

У *Paramecium caudatum*, также имеющей по одному ядру каждого типа, синкарион делится трижды, образуя восемь ядер. Четыре становятся микронуклеусами, а оставшиеся четыре — макронуклеусами. Три микронуклеуса дегенерируют. Оставшийся микронуклеус делится во время каждого из двух последующих делений клетки, и каждая из четырех клеток, образующихся в результате этих делений, получает один макронуклеус и один микронуклеус. У тех видов, которые имеют большое количество ядер обоих типов, клеточные деления в этот период не происходят; синкарион делится лишь столько раз, сколько нужно для образования соответствующего числа макро- и микронуклеусов.

У некоторых более специализированных инфузорий конъюганты немного меньше, чем неконъюгирующие особи, а иногда два партнера конъюгирующей пары очень сильно различаются по своим размерам. Такие макро- и микроконъюганты встречаются у *Vorticella*, что можно рассматривать как адаптацию видов, ведущих прикрепленный образ жизни, к осуществлению конъюгации. Макроконъюгант остается прикрепленным, тогда как микроконъюгант, имеющий вид маленького колокольчика, отделяется от своего стебелька и плавает вокруг. При контакте подвижного микроконъюганта с прикрепленным макроконъюгантом обе особи соединяются друг с другом. Синкарион образуется только в макроконъюганте из гаплоидных ( $n$ ) «гаметических» ядер, сформировавшихся в каждом из конъюгантов. Связь между конъюгантами постоянна и фатальна для микроконъюганта, который погибает, отдав свое ядро-«гамету». У сидячих прикрепленных *Suctoria* конъюгация протекает между двумя близко расположенными особями, которые наклоняются навстречу друг к другу.

Периодичность, с которой осуществляется конъюгация, варьирует. Иногда она повторяется каждые несколько дней, иногда полностью отсутствует. Впрочем, вполне возможно, что в последнем случае ее пока просто не удалось наблюдать. У некоторых видов период «незрелости» инфузорий, в течение которого осуществляется только деление, предшествует периоду, во время которого клетки способны к конъюгации. Известно, что конъюгацию индуцируют или оказывают на нее влияние разнообразные факторы: температура, свет и наличие питательных веществ.

У некоторых инфузорий половой процесс приводит к своего рода омоложению, что необходимо для осуществления дополнительных раундов бесполого размножения. Например, у некоторых видов *Paramecium* количество бесполой популяции ограничено и не превышает 350. В отсутствие конъюгации они вымирают. Половой процесс восстанавливает способность к бесполому размножению.

Большинство инфузорий способно образовывать покоящиеся цисты в ответ на неблагоприятные условия, такие как недостаток пищи или высыхание. Инцистирование позволяет видам выживать во время периодов холода и засухи и обеспечивает возможность распространения с помощью ветра или животных, к которым случайно прикрепляются цисты.

#### **Тип Alveolata. Подтип Apicomplexa=Sporozoa (Споровики)**

Около 5 000 видов споровиков широко распространены и являются обычными паразитами таких животных, как черви, иглокожие, насекомые и позвоночные. В зависимости от видовой принадлежности споровики могут быть как полостными, так и внутриклеточными паразитами. У некоторых видов можно наблюдать и то и другое на разных стадиях жизненного цикла. К споровикам относится и возбудитель малярии — самого опасного паразитарного заболевания человека, а также сходных изнурительных заболеваний домашнего скота.

Аpicomlexa названы так потому, что подвижные инфекционные стадии (спорозоиты, мерозоиты) несут в передней части клетки **апикальный комплекс**, с помощью которого они прикрепляются к клетке хозяина или проникают в нее. Полностью развитый апикальный комплекс включает расположенные перед коноидом 1 или 2 полярных кольца, от 2 до 20 ампуловидных структур секреторной природы — роптрий и многочисленные ограниченные мембраной трубочки — производные аппарата Гольджи, или микронемы. Коноид открыт с обоих концов и окружен полярными кольцами, от которых берут начало субпелликулярные микротрубочки. Считается, что микронемы содержат ферменты, используемые для проникновения в клетку хозяина. Функции других компонентов неясны.

У споровиков нет ресничек, но их микрогаметы несут жгутики. Псевдоподии также отсутствуют. Инфекционные стадии используют скользящий способ движения, что может быть результатом микроскопических ундулирующих движений пелликулы. Поры, одна или более, участвующие в процессе питания и называемые **микропорами**, расположены на боковой стороне клетки. Пелликула споровиков состоит из наружной мембраны и двух расположенных под ней дополнительных мембран. Две внутренние мембраны фактически представляют собой «стенки» уплощенной альвеолы, которая полностью покрывает субпелликулярную цитоплазму за исключением трех «разрывов». Один расположен на самом переднем конце тела — там, где залегает апикальный комплекс, второй находится сбоку (это и есть микропора) и третий — на самом заднем конце тела, где осуществляется экзоцитоз.

Сложные жизненные циклы споровиков, особенно тех видов, которые реализуются с участием не одного, а нескольких животных-хозяев, трудны для изучения. Однако типичный, «базовый», жизненный цикл достаточно прост. Половые и бесполое стадии в таком цикле гаплоидны; исключение составляет лишь зигота. Подвижная инвазионная стадия называется **спорозоитом**. Гаплоидный спорозоит попадает в тело хозяина, питается за его счет, растет и дифференцируется в **гамонта** (клетку, продуцирующую гаметы). Обычно мужской и женский гамонты объединяются парами, окружаются общей оболочкой (цистой) и каждый внутри цисты в результате множественного деления дает начало большому количеству гамет. Полностью сформированные гаметы сливаются и образуют диплоидные зиготы, каждая из которых секретирует вокруг себя защитную оболочку. С этого момента они называются **спорами**. Внутри споры ядро зиготы претерпевает мейоз, чтобы восстановить гаплоидный набор хромосом, а затем митоз, с образованием восьми клеток, которые дифференцируются в спорозоитов. Из оболочки споры спорозоиты высвобождаются после того, как ее проглотит хозяин. В этом жизненном цикле фаза **гамогонии** (образование гамет) начинается с момента объединения гамонтов и заканчивается копуляцией гамет. Фаза **спорогонии** включает мейотическое деление зиготы, последующие митозы и дифференцировку спорозоитов внутри споры.

Этот базовый тип жизненного цикла можно проиллюстрировать примером грегарины (Gregarineae) *Monocystis lumbrici*, которая паразитирует в семенных мешках дождевого червя *Lumbricus terrestris*. Черви заражаются, когда они поглощают почву, содержащую споры. В мускулистом желудке червя из спор выходят спорозоиты, которые сначала попадают в кровеносную систему, но в конечном счете оказываются в семенных пузырьках. Здесь они проникают в расположенные на стенках семенных мешков фороциты — специальные клетки, которые питают формирующиеся сперматоциты хозяина. За счет последних и осуществляется развитие паразитов. Через некоторое время увеличившиеся в размерах спорозоиты покидают клетки хозяина и, оказавшись в полости семенного мешка, трансформируются в гамонтов (трофозоитов), длина которых составляет около 200 мкм. Мужской и женский гамонты прикрепляются к воронкам семяпроводов червя, объединяются в пары (сизигии) и инцистируются. Внутри цисты образуется множество гамет каждого пола. Гаметы сливаются попарно, образуя зиготы. Каждая зигота в свою очередь одевается защитной оболочкой и становится спорой. В конечном счете, в каждой споре формируются

восемь спорозоитов. Либо циста, либо освободившиеся из нее споры выходят по семяпроводам в почву, где и сохраняются до тех пор, пока не будут проглочены следующим хозяином.

Другие грегарины, полостные или внутриклеточные паразиты, обитают в кишечнике и других органах беспозвоночных, главным образом аннелид и насекомых. Некоторые достигают в длину 10 мм. Тело питающейся грегарины — трофозои́та — удлинено, а его передний конец иногда несет крючки, одну или несколько присосок, простой филамент или шаровидное вздутие. Все это используется для закоривания паразитов в клетках хозяина.

По сравнению с грегаринами вызывающий малярию *Plasmodium* и родственные ему формы (*Nematozoea* и *Coccidia*) представляют собой мелкие организмы. Их половое размножение обычно осуществляется внутри клеток хозяина. Одни виды, как и грегарины, используют только одного хозяина, но многим для завершения своего жизненного цикла требуются два хозяина.

У этих паразитов к описанному выше основному жизненному циклу добавляется один или несколько раундов множественного деления (шизогонии). Каждый из этих дополнительных раундов, которые называются **мерогонией**, приводит к образованию подвижных **мерозоитов**, способных заражать новые клетки хозяина. Типичный жизненный цикл такого типа включает спорозои́та, который инвазирует клетку хозяина, растет и превращается в амeboидного трофозои́та. Трофозоит претерпевает мерогонию и дает начало мерозоитам, напоминающим спорозоитов. Мерозоиты заражают другие клетки хозяина, в которых они претерпевают очередной раунд мерогонии или превращаются в гамонтов — с их появления начинается гамогония. Каждый женский гамонт превращается в одну макрогамету; мужские гамонты путем множественного деления дают начало множеству двужгутиковых микрогамет. После оплодотворения зигота одевается защитной оболочкой и становится ооцистой. В процессе спорогонии образуются спорозоиты. Сначала инцистированная зигота претерпевает мейоз, а затем делится путем митоза, давая начало нескольким защищенным дополнительной оболочкой спорам. Спорозоиты дифференцируются позже внутри каждой споры.

Наиболее хорошо известны кровяные споровики — это четыре вида *Plasmodium*, которые вызывают малярию, страшный бич человечества. Исходно ограниченная тропиками Старого Света малярия была завезена в Новый Свет европейскими колонистами. Считается, что в настоящее время в мире каждый год заражается около 300 млн человек (1 из 50), а ежегодная смертность составляет примерно 1% от числа инфицированных. При отсутствии лечения это заболевание может долго тянуться, протекать очень тяжело и иметь летальный исход. Малярия сыграла очень важную, но не всегда признаваемую роль в истории человечества. Само название в буквальном смысле слова означает «плохой воздух»: раньше полагали, что причиной заболевания служит зловонный воздух болот и трясин. Хотя малярия была известна с древних времен, возбудитель, вызывающий заболевание, был открыт только в 1880 г., когда Луи Лаверан, врач французской армии в Северной Африке, обнаружил паразита *Plasmodium* в клетках крови больного малярией. В 1887 г. Рональд Росс, британский военный врач в Индии, установил, что переносчиком является комар.

Малярийный паразит попадает в хозяина-человека при укусе комара *Anopheles*, который впрыскивает слюну и спорозоитов в капилляры кожи. Спорозоиты током крови переносятся в печень, где они внедряются в клетки этого органа и становятся трофозои́тами. После периода развития трофозоиты размножаются бесполым способом путем мерогонии, образуя тысячи мерозоитов. Эти мерозоиты заражают новые клетки печени хозяина и претерпевают еще один раунд мерогонии. Приблизительно через неделю мерозоиты покидают клетки печени. Оказавшись в кровеносном русле, они внедряются в эритроциты. Внутри эритроцита мерозоиты превращаются в трофозои́тов, которые увеличиваются в размерах и снова претерпевают мерогонию. Мерозоиты, которых становится все больше и больше, снова заражают другие эритроциты. Через несколько дней развитие паразитов

синхронизируется. Это приводит к тому, что сформированные мерозоиты начинают покидать эритроциты тоже практически одновременно — поступление свободных паразитов в кровь приобретает пульсационный характер. Периодическое появление в кровеносном русле множества мерозоитов вместе с фрагментами клеток и побочными продуктами их метаболизма вызывает у заболевшего озноб и лихорадку — типичные симптомы малярии. Серьезные осложнения связаны с утратой инфицированными эритроцитами эластичности, что может приводить к закупорке капилляров. Во время пребывания в эритроцитах хозяина трофозоит поглощает гемоглобин. Он фагоцитирует его через свои микропоры.

В конечном счете часть мерозоитов из числа проникших в эритроциты трансформируются в гамонтов (гаметоциты), которые, однако, не объединяются в пары подобно тому, как это имело место у грегаринов. Гаметогенез осуществляется только после того, как гамонты в эритроцитах будут проглочены комаром. В желудке комара, выпившего кровь зараженного малярией человека, гамонты выходят из эритроцитов, и каждый самостоятельно дает начало гаметам. Образующаяся после копуляции гамет зигота превращается в подвижную, обладающую апикальным комплексом клетку (оокинету), которая проникает в стенку желудка и инцистируется на его наружной поверхности. В результате спорогонии внутри цисты образуется несколько тысяч спорозоитов, которые выходят в гемоцель комара и мигрируют в его слюнные железы. При нападении комара на следующую жертву они будут инъецированы в ее кровь вместе со слюной.

Паразиты, относящиеся к близкому таксону *Coccidia*, вызывают заболевания домашних животных. Виды рода *Eimeria*, например, поражают цыплят, индеек, свиней, овец и рогатый скот.

Два других таксона, представители которых также являются паразитами и образуют споры — *Microsporidia* и *Myxosporidia*, раньше считались близкими родственниками споровиков. Сейчас микроспоридий либо относят к грибам, либо помещают у основания древа эукариот, поскольку у них нет и, возможно, никогда не было жгутиков, митохондрий и аппарата Гольджи. Микоспоридии, которых сейчас называют *Mycozoa*, — это многоклеточные организмы, обладающие книдами (стрекательными капсулами). В настоящее время их относят к таксону многоклеточных животных *Cnidaria* (кораллы, актинии и медузы).

### **Амебоидные простейшие (Ameboid Protozoa)**

На теле амебоидных простейших, которых традиционно относят к таксону *Sarcodina* (подтип), за счет перетекания цитоплазмы постоянно образуются выросты, легко изменяющие свою форму. Их называют псевдоподиями. К этой группе относятся хорошо известные амёбы, а также таксоны, включающие многие другие морские, пресноводные и почвенные организмы, способные формировать псевдоподии. Псевдоподии используются для захватывания добычи, а у бентосных форм и для локомоции. Возможно, амебоидное движение должно рассматриваться как примитивный признак эукариотных клеток. Если это так, то именно симплезиоморфная простота организации амебоидных простейших не позволяет объединить их в монофилетический таксон. Некоторые таксоны, входящие в состав этой парафилетической или, что более вероятно, полифилетической сборной группы, являются монофилетическими, а другие — нет. Таксоны, названия которых сопровождаются надстрочной пометкой, обозначающей их возможный ранг, вероятно, монофилетичны, тогда как группы, в названии которых подобная пометка отсутствует, скорее всего являются сборными.

Амебоидные протисты по большей части асимметричны, но некоторые, имеющие скелет, обладают радиальной симметрией. Как правило, мелкие формы имеют одно ядро, тогда как крупные часто многоядерные. У представителей одного таксона — фораминифер — встречаются, как и у инфузорий, гетерокариотические ядра. Амебоидные организмы имеют относительно слабо специализированные органеллы и соответственно занимают место среди самых просто организованных простейших. В то же время их скелетные структуры, которые встречаются у большинства видов, достигают такой сложности и

разнообразия, которые встречаются лишь у немногих организмов. Три основные группы амёбидных простейших — это амёбы (*Caryoblasta*, *Heterolobosa* и *Amoebozoa*), фораминиферы (*Foraminifera*) и *Actinopoda* (*Radiolaria*, *Acantharea* и *Heliozoa*).

### Амёбы

Амёбы могут быть голыми, но иногда их тело заключено в раковинку. Голые амёбы, к которым относится и обычная *Amoeba*, живут в море, в пресной воде и даже в тонкой пленке воды, покрывающей частицы почвы. Форма тела, хотя и меняется постоянно, у каждого конкретного вида характеризуется только ему присущими особенностями. Некоторые очень крупные амёбы, такие, как *Pelomyxa palustris* или *Chaos carolinense*, могут достигать 5 мм в длину и являются многоядерными клетками. Цитоплазма амёб разделена на более плотную прозрачную наружную эктоплазму и относительно жидкую внутреннюю эндоплазму. Наиболее обычны у амёб две формы псевдоподий. Для многих амёб характерны **лобоподии** — широкие псевдоподии с закругленными и тупыми концами. В основном они круглые в поперечном сечении, а в их образовании принимают участие и экто-, и эндоплазма. **Филоподии**, которые встречаются у многих мелких амёб, представляют собой тонкие, прозрачные, иногда ветвящиеся выросты, но их узкие веточки никогда не соединяются между собой и не образуют сети.

У раковинных амёб (*Testacea*), обитающих главным образом в пресной воде, влажной почве и мхах, радиально- или билатерально-симметричная раковинка секретируется цитоплазмой. Основу раковинки составляет органический матрикс, который соединяет чужеродный материал или секретируемые клеткой кремниевые частицы. Амёба прикрепляется к внутренней стенке раковинки с помощью тонких цитоплазматических выростов. Псевдоподии, которые в зависимости от видовой принадлежности амёбы могут быть либо лобоподиями, либо филоподиями, выступают из отверстия в раковинке. У *Arcella*, одной из наиболее обычных пресноводных амёб, белковая раковинка коричневого или соломенного цвета имеет форму уплощенного купола с отверстием посередине на нижней стороне. У *Euglypha* органическая раковинка несет перекрывающиеся друг друга кремниевые чешуйки. *Diffugia* имеет раковинку, построенную из посторонних минеральных частиц. Амёба сначала их заглатывает, а затем выводит их из клетки путем экзоцитоза и встраивает в органический матрикс.

Обычно морские виды лишены сократительных вакуолей; пресноводные виды имеют одну или даже несколько вакуолей. По крайней мере у более крупных видов голых амёб сократительные вакуоли начинают формироваться и заполняются жидкостью в передней части клетки, а опорожняются на заднем ее конце.

### Класс **Rhizopoda** – Корненожки

Характерные признаки: клетки не имеют постоянную форму, при движении и питании образуются по мере необходимости клеточные выросты, которые могут принимать различный вид и размеры. У некоторых представителей клетки могут быть покрыты раковинками различной природы. Общее количество видов более 2000. Класс делится на 3 отряда: **Amoebina**, **Testacea**, **Foraminifera**.

Отряд **Amoebina** Представители: *Amoeba proteus* – голая амёба, обитает в пресных, богатых органикой, водоёмах. Клетка покрыта тонкой эластичной мембраной позволяющей току цитоплазмы. Цитоплазма делится на 2 слоя – эктоплазму и эндоплазму. Эктоплазма наружный более плотный слой, эндоплазма, более зернистая и менее плотная внутренняя часть цитоплазмы. В клетке имеется ядро, вакуоли, митохондрии и др. Размножаются митотическим делением. Кишечные амёбы: *Entamoeba coli* – симбиотическая не причиняющая вред амёба, живущая в задней кишке млекопитающих. *E.histolytica* – дизентерийная амёба. Живёт в толстой кишке человека, почти округлая очень подвижна, размеры около 20-30 мкм, распространяются при помощи цист через фекалии хозяина. Симптомы болезни- кровавый понос(колит). Болезнь носит название – амёбиаз. 10-30% людей заражены дизентерийной амёбой, но не все болеют. Заболевание проявляется редко.

Питаются бактериями, но неизвестна причина, когда амеба проникает в эпителий и соединительную ткань и начинает питаться эритроцитами.

Отряд **Testacea**. Клетки покрыты раковинками.

Отряд **Foraminifera**. Обитают в морской воде.

#### Класс **Radiolaria** – Лучевики

Форма тела геометрически правильная, различной формы, имеется внутренний скелет. Исключительно морские животные ведут планктонный образ жизни. Встречаются на всех глубинах, многочисленны в теплых морях. Размеры от 40-50 мкм до 1 мм и более. Характерная черта – скелет, центральная капсула с многочисленными порами. Цитоплазма – внутрикапсулярная гомогенная и плотная с ядром(иногда многоядерны). Внекапсулярная цитоплазма зернистая, менее плотная, пенистая и более толстая, имеются жировые и слизистые включения. Наконец самый наружный слой тонкий и сетчатый. Форма тела шарообразная, через поры в капсуле отходят большое количество лучей. Лучи 3х типов: длинные без анастомозов с центральной скелетной нитью (аксоподии), лучи начинающиеся из глубины внекапсулярной цитоплазмы, лучи начинающиеся из наружного слоя цитоплазмы. Два последних луча участвуют в улавливании пищи. В цитоплазме есть симбионты (зооксантеллы) снабжающие клетку хозяина кислородом. У многих видов есть минеральный скелет, состоящий из  $\text{SiO}_2$  и  $\text{SrSO}_4$  (акантарии). Скелет выполняет 2 функции – защита и парение в воде. Скелет также образует выросты геометрически правильной формы. Из скелетных остатков за многие тысячелетия образуются полудрагоценные камни (опал, яшма, халцедон).

В класс входят 4 отряда:

отряд **Spumellaria** представитель- *Thalassicola muleata*

отряд **Nasselaria** представитель – *Medusetta craspedota*

отряд **Acantharia** представитель – *Acantometra elastica*

отряд **Pheodaria** представитель- *Anlacantha scolymantha*

#### Класс **Heliozoa** – Солнечники

Очень похожи, на представителей класса Лучевики. Отличаются от них отсутствием центральной капсулы. Цитоплазма делится на эктоплазму и эндоплазму. Много лучей различной длины, аксоподии с осевой нитью (псевдоподии). Эктоплазма вакуолизована примерно на 1/6 часть. Эндоплазма мелкоячеиста с пищевыми включениями. Все представители многоядерны. Обитают в основном в пресных водоёмах. Хищники, питаются в основном инфузориями и коловратками. Делятся на сидячих (имеется скелет-окись кремния) и свободноживущих. Размножаются простым делением на два и сложным половым путем. Представители: *Actinospherum eichorni*, *Clathrulina elegans*.

#### Филогения простейших

Выявлять филогенетические связи между разными таксонами простейших весьма трудно, однако благодаря использованию ультраструктурных (микроанатомических) и молекулярных методов (рис. 3.36) в этой области наблюдается определенный прогресс. Обычно считается, что таксоны, в которые группируются амебоидные организмы (и некоторые жгутиконосцы), представляют собой примитивные группы, хотя в настоящее время их связи между собой неясны. Было выделено по крайней мере пять монофилетических таксонов. Один из них — это Euglenozoa, в который входят эвгленовые и кинетопласты. Другой — это Chlorophyta, включающий Volvocida, зеленые водоросли и многоклеточные зеленые растения. Инфузории, динофлагелляты и Apicomplexa образуют еще один монофилетический таксон — Alveolata. Основанием для его выделения послужили общие признаки — обладание альвеолами и митохондриями с тубулярными кристами. Для понимания процесса эволюции животных наиболее интересным монофилетическим таксоном является группа Opisthokonta, у представителей которой жгутик на подвижных клетках всегда располагается сзади. Для них также характерно сходство в последовательностях некоторых генов. В этот таксон включены сестринские группы



Choanoflagellata и Metazoa (многоклеточные животные), а также Fungi и, возможно, Microsporidia. Есть еще один опистхоконтный таксон — это бывшая группа простейших Mухosporidia, которую теперь относят к многоклеточным как Mухozoa.

#### Вопросы самоконтроля

1. В чём особенности строения клеток Retortamonada и Axostylata?
2. Наиболее общие признаки представителей Alveolata.
3. Почему Dinoflagellata называют панцирными жгутиконосцами?
4. Почему Ciliata принято считать наиболее высокоорганизованными простейшими?
5. У каких простейших происходит конъюгация и в чем его биологический смысл?
6. Все представители Apicomplexa паразиты, а какие ещё общие признаки объединяют их в один таксон?
7. Какие одноклеточные отнесены к Ameboid Protozoa, какие признаки общие, какие их различают?

#### 4-ТЕМА: ПОДЦАРСТВО METAZOA(МНОГОКЛЕТОЧНЫЕ). ТИПЫ PORIFERA (ГУБКИ) И PLASOZOA (ПЛАСТИНЧАТЫЕ)

##### План:

1. План строения
2. Онтогенез и филогенез
3. Возникновение и эволюция многоклеточных
4. Тип Placozoa – Пластинчатые
5. Тип Porifera – Губки

##### План строения

Metazoa — это многоклеточные гетеротрофные подвижные эукариоты. Их тело поляризовано, т.е. строение переднего и заднего концов тела различно. Через них можно провести воображаемую переднезаднюю ось, направление которой совпадает с направлением движения организма (локомоторная ось). В отличие от простейших многоклеточные — обычно крупные организмы.

##### Клетки, Ткани и Скелеты

Тело многоклеточных животных построено из функционально специализированных клеток. Все клетки одного типа выполняют одну или во всяком случае ограниченное число функций. У простейших, напротив, реализация всех жизненных функций присуща одной-единственной клетке. Клетки Metazoa не распределены случайно по телу, а сгруппированы и образуют специализированные «слои», которые называются **тканями**. Тело многоклеточного организма образовано как минимум двумя тканями, что, по крайней мере, на одну больше, чем у любого колониального простейшего. Например, соматические клетки колониального простейшего Volvox в совокупности составляют единственный слой, который можно уподобить ткани. Некоторые виды колониальных воротничковых жгутиконосцев могут иметь два «тканевых» слоя, но Choanoflagellata — это сестринский таксон Metazoa.

У многоклеточных имеются два основных типа тканей — эпителиальная и соединительная. Наиболее просто устроенные многоклеточные и ранние стадии развития многих примитивных беспозвоночных обладают только этими двумя тканями. Таким образом, эпителиальная и соединительная ткани могут рассматриваться как первичные (исходные) типы тканей Metazoa. Обе они составляют основу функциональной организации животных.

**Эпителий** состоит из клеток, которые прилегают друг к другу и образуют слой, покрывающий тело животного или выстилающий внутреннюю полость. Эпителий, который одевает тело снаружи (эпидермис), обычно несет на внешней поверхности секретируемый

им внеклеточный матрикс (ВКМ), или **кутикулу**. В самом простом виде кутикула представляет собой лишь тонкий покров, состоящий из гликопротеинов. Эпителиальные клетки покоятся на **базальной мембране** (базальной пластинке)— тонком плотном фиброзном внеклеточном матриксе. При этом они связаны друг с другом и с базальной мембраной с помощью специальных **молекул, обеспечивающих клеточную адгезию**. Хотя существует много таких белков, они относятся к нескольким обособленным классам. Один из них — интегрины. Эти белки связывают клетки с базальной пластинкой. Другой класс — кадгерины, обеспечивающие связь клеток друг с другом. Эпителиальные клетки обычно несут реснички или жгутики. Одна клетка может нести один жгутик или большое количество ресничек. Считается, что наличие одного жгутика — архаичный признак, поскольку он встречается у представителей всех примитивных таксонов многоклеточных, нескольких апоморфных групп и, главное, у Choanoflagellata, сестринском таксоне Metazoa.

Клетки **соединительной ткани** не прилегают друг к другу плотно. Они рыхло лежат во внеклеточном матриксе. Внеклеточный матрикс, который может иметь больший или меньший объем, состоит главным образом из геля, образованного протеогликанами и пронизанного белковыми фибриллами. Наиболее распространенным белком является коллаген. Возможно, это самый важный структурный белок у животных. У человека, например, на долю коллагена приходится одна четвертая часть всего имеющегося в теле белка. Фибриллы коллагена в составе соединительной ткани обычно выполняют опорную функцию. Во внеклеточном матриксе имеются специальные участки, где клетки могут прикрепляться, особые «пути», по которым они перемещаются, и, главное, поддерживаются подходящие условия для дифференцировки клеток. Благодаря этим свойствам роль внеклеточного матрикса оказывается весьма значительной. Он во многом определяет структуру тканей и их стабильное функционирование в теле многоклеточного животного.

И внутренний, и наружный внеклеточные матриксы могут модифицироваться и формировать скелет. **Скелет** — это любая структура, которая поддерживает тело и передает усилия мышечного сокращения. Скелеты обеспечивают защиту от хищников, повреждений, инфекции или неблагоприятных воздействий окружающей среды. Скелеты многоклеточных — это обычно принципиально новые структуры, имеющие тканевую природу, в отличие от «скелетов» растений или грибов, которые формируются из уже существующих клеточных стенок отдельных клеток. **Экзоскелет** — утолщенная кутикула, которая становится твердой благодаря поперечным сшивкам, связывающим входящие в ее состав белки (как у насекомых), или отложению минеральных веществ в органическом матриксе (как у крабов). Сходным образом весь внутренний внеклеточный матрикс соединительной ткани или только его часть могут приобрести жесткость за счет формирования поперечных сшивок между белками (как в хряще) или благодаря секреции минерального вещества (как в кости). В этих случаях образуется **эндоскелет**. Большинство многоклеточных имеют либо эндоскелет, либо экзоскелет, но встречаются животные, у которых есть и тот и другой.

### Размножение и развитие

Многоклеточные обладают и половым, и бесполом размножением. Бесполое размножение осуществляется путем фрагментации, деления, почкования или партеногенеза. **Фрагментация** имеет место в тех случаях, когда тело животного беспорядочно распадается на несколько частей. **Деление** — это более упорядоченный процесс, при котором тело делится вдоль продольной или поперечной оси. После фрагментации или деления дочерние организмы регенерируют недостающие части. При **почковании** происходит почти полное формирование дочерней особи, прежде чем она обособится от материнского тела. **Партеногенез** (= девственное размножение) — это развитие новой особи из неоплодотворенного яйца или другой тотипотентной клетки.

Многоклеточные также размножаются половым путем. Это диплоидные организмы, у которых мейоз протекает в процессе образования гаплоидных гамет — мужского **спермия** и женской **яйцеклетки**. Обе эти клетки специализированы и характеризуются полярностью. При **оплодотворении** в результате слияния спермия и

яйцеклетки восстанавливается диплоидность и образуется поляризованная **зигота**, или оплодотворенное яйцо. Главная ось зиготы проходит через **анимальный и вегетативный полюса**. В большинстве случаев анимальный полюс соответствует апикальному концу яйца, бывшему месту расположения жгутика и воротничка из микроворсинок, которые деградируют при дифференцировке яйца.

Зигота митотически делится, в результате чего образуется многоклеточный **эмбрион** — стадия развития многоклеточного организма, которую он проходит, прежде чем примет узнаваемую форму личинки или неполовозрелой (ювенильной) особи. Ранние деления зиготы называются **дроблением**, а образующиеся клетки — **бластомерами**. Первые две плоскости деления зиготы обычно параллельны анимально-вегетативной оси (меридиональны): сначала образуются два, а затем четыре бластомера. Такое полное дробление называется **голобластическим**.

Яйцеклетки представителей разных таксонов содержат различное количество желтка, различно и его распределение в них. Желток увеличивает размер яйца и может препятствовать дроблению, поэтому его количество и распределение сильно влияют на характер дробления и форму эмбриона. **Микролецитальные яйца** — это мелкие клетки, в цитоплазме которых равномерно распределено небольшое количество желтка. Такие яйца обычно претерпевают голобластическое **равномерное** дробление, в результате которого образуются бластомеры одинакового размера. **Мезолецитальные яйца** — клетки средних размеров с умеренным количеством желтка, сосредоточенного в вегетативном полушарии. Они претерпевают голобластическое, но **неравномерное** дробление. У этих эмбрионов бластомеры анимального полушария (**микроммеры**) меньше, чем содержащие желток бластомеры вегетативного полушария (**макроммеры**). **Макролецитальные яйца** крупные, изобилуют желтком, а соотношение площади поверхности и объема у них невыгодное, т. е. низкое. В отличие от обычного голобластического дробления неполное, или **меробластическое**, дробление осуществляется только на определенном участке поверхности яйца. Борозды дробления в этом случае не рассекают яйцо целиком, а сначала имеют вид неглубоких и узких складок мембраны. В результате цитоплазма образующихся бластомеров не полностью изолирована от лежащей под ними массы желтка. Позднее мембраны замыкаются вокруг бластомеров, и на поверхности, содержащей практически весь желток крупной клетки, образуется небольшая и тонкая клеточная шапочка, или **бластодиск**. Поскольку бластодиск тонкий и плоский, он обеспечивается питательными веществами за счет их диффузии из желтка снизу. Необходимые для дыхания зародыша газы поступают снаружи. Макролецитальные яйца и меробластическое дробление встречается у кальмаров, осьминогов, некоторых рыб, птиц и рептилий. Другой тип неполного дробления, который называется **поверхностным**, характерен для макролецитальных яиц насекомых и многих других членистоногих.\*

На ранних стадиях развития эмбрионы обычно представляют собой однослойный шар из клеток, носящий название **бластула**, который может быть либо полым (целобластула), либо цельным, лишенным просвета (стерробластула). После периода интенсивного деления бластомеров часть образующихся клеток перемещается внутрь бластулы. Этот процесс, именуемый **гастроуляцией**, приводит к формированию двуслойной **гастрюлы**. Гастроуляция — первое событие в **морфогенезе**, т.е. в процессе постепенного превращения более или менее однородного эмбриона в сложное многослойное взрослое животное (особь). У большинства животных (возможно, это не относится к губкам) в процессе гастроуляции обособливаются два первичных зародышевых листка — наружная **эктодерма** и внутренняя **энтодерма**. Между экто- и энтодермой залегает студенистый внеклеточный матрикс — **бластоцель**. Эктодерма, энтодерма и матрикс, заполняющий бластоцель, — это эмбриональные предшественники тканей взрослого организма. На более поздних стадиях развития эктодерма становится эпидермисом, одевающим тело снаружи, а энтодерма — внутренней выстилкой кишечника. Бластоцель — это непосредственный предшественник соединительной ткани. После стадии гастрюлы строение развивающегося

эмбриона постепенно усложняется (в частности, образуются органы), и он постепенно приобретает строение, характерное для конкретного вида животных.

События, которые разворачиваются на протяжении развития любой особи от зиготы до состояния взрослого организма, составляют **онтогенез** последнего. Поскольку онтогенез представляет собой последовательную цепочку событий и адаптации эмбриональных стадий развития в конечном счете также влияют на успех размножения взрослых особей, в результате естественного отбора модифицируются и онтогенез, и половозрелые особи многоклеточных. Одним из обычных изменений онтогенеза можно считать появление личинки.

**Личинка** — это особая стадия развития, характеризующаяся присущими только ей признаками. Она существует определенный период времени, живет независимо от взрослого животного, отличается от него своим строением и занимает отдельную экологическую нишу. Онтогенез животных, включающий личиночную стадию, называется **непрямым развитием**. Многие водные беспозвоночные, в первую очередь морские, во взрослом состоянии живут на дне, т.е. являются **бентосными организмами**, а их **планктонные** личинки парят или активно плавают в толще воды. Обе стадии развития связаны в единый **двухфазный жизненный цикл**. Личинка морфологически отличается от молодых и половозрелых животных. Это следствие ее адаптации к собственной экологической нише, а не к нише, которую занимает взрослый организм. Таким образом, в конце периода своего развития личинка должна обнаружить местообитание, пригодное для взрослой особи, **осесть** на этом участке и затем изменить строение на строение молодого (ювенильного) неполовозрелого животного. Данное превращение называется **метаморфозом**. Характер и глубина метаморфоза варьируют от постепенного добавления новых структур и незначительной трансформации тканей до полной перестройки тела молодой особи, осуществляющейся за счет недифференцированных **эмбриональных резервных клеток**, имеющихся в теле личинки. Процесс, в результате реализации которого молодая особь формируется из эмбриональных резервных клеток личинки, напоминает почкование. Глубина метаморфоза постепенного, «взрывного» (катастрофического) или промежуточного зависит от того, насколько серьезно различаются строение личинки и строение взрослой особи.

Личинки водных беспозвоночных могут быть планктонными или, реже, бентосными. Продолжительность личиночной стадии варьирует. Существование личинки может быть коротким (несколько часов) или долгим (от нескольких месяцев до года и более). Короткоживущие личинки, обычно питающиеся запасом материнского желтка, который переносится из яйца в энтодерму эмбриона, называются **лецитотрофными** (питающимися желтком). Большинство долгоживущих личинок в самом начале своего свободного существования являются лецитотрофными, но вскоре у них формируется функционирующая кишка, и личинка переходит к питанию планктоном. Таких личинок называют **планктотрофными**.

Животные с непрямым развитием, в жизненном цикле которых есть планктотрофная личинка, обычно производят много микрولةцитарных яиц. Поскольку личинки кормятся в другом местообитании (в толще воды), они не конкурируют за пищу с живущими на дне взрослыми особями. Кроме того, если они живут долго, то могут расселяться на большие расстояния. Однако длительное пребывание личинок в планктоне увеличивает риск быть съеденными хищником или погибнуть по каким-то другим причинам. Большое количество продуцируемых яиц перекрывает эти потери. Многоклеточные животные с непрямым развитием, чей жизненный цикл включает планктонную лецитотрофную личинку, обычно образуют меньше яиц, чем виды с планктотрофными личинками, но каждое яйцо имеет большие размеры и содержит много желтка. Поскольку развивающаяся из такого яйца личинка получает фиксированное количество пищи, продолжительность ее жизни относительно невелика, но при этом она хорошо обеспечена запасами необходимой энергии. Более того, непродолжительное пребывание личинки в

планктоне существенно уменьшает риск быть съеденной, хотя при этом возможно только ограниченное расселение. У животных, имеющих **прямое развитие**, личиночная стадия отсутствует — из яиц непосредственно развиваются ювенильные особи. Непрямое развитие с планктонной личинкой и наружное оплодотворение считаются для животных примитивными признаками.

Все животные в процессе эволюции приобретают специальные адаптации, которые повышают вероятность оплодотворения и выживания эмбрионов. Повышение вероятности оплодотворения достигается в первую очередь за счет синхронного созревания половозрелых особей (мужские и женские гаметы образуются и выходят во внешнюю среду одновременно) и пространственной сопряженности этих событий (гаметы выбрасываются поблизости друг от друга). Синхронное образование и выброс гамет запускаются главным образом сигналами, поступающими из окружающей среды, такими как температура, свет, прилив или отлив. Сближение источников гамет в пространстве достигается несколькими путями. **Гермафродитизм**, наличие и мужских, и женских гонад в одной особи, является обычной адаптацией в тех случаях, когда плотность популяции низка или когда взрослые особи ведут прикрепленный образ жизни. В этих условиях благодаря гермафродитизму любая оказавшаяся поблизости особь может стать потенциальным партнером. У большинства гермафродитов чаще осуществляется перекрестное оплодотворение, нежели самооплодотворение (селфинг), поскольку самооплодотворение ограничивает генетическое разнообразие и повышает вероятность экспрессии вредных рецессивных аллелей. **Гонохоризм** противоположен гермафродитизму, так как в этом случае вид представлен разнополыми особями — самцами и самками.

Многие адаптации способствуют выживанию потомства. К числу наиболее важных относится, несомненно, обеспечение материнским организмом яиц и эмбрионов питательными веществами и физической защитой. Самый короткий период родительской защиты характерен для **яйцекладущих** видов, у которых откладка яиц осуществляется до или сразу же после оплодотворения. Самки **живородящих видов**, обладающих внутренним оплодотворением, **вынашивают** эмбрионы, и во внешнюю среду выходит в той или иной степени сформированное потомство — личинки или молодь. Эмбрионы живородящих видов получают питательные вещества либо **матротрофным** (непосредственно от матери, например через плаценту), либо **лецитотрофным** (из желтка, запасенного в яйце) способом. **Вынашивание яиц** имеет место в тех случаях, когда откладываемые материнской особью яйца остаются на ее теле или снова оказываясь внутри тела.

### Онтогенез и филогенез

В отличие от простейших для многоклеточных характерен онтогенез — отрезок времени, на протяжении которого в результате роста и дифференцировки образующихся клеток зигота превращается в многоклеточное тело взрослого организма. Онтогенез многоклеточных представляет собой цепочку последовательно сменяющих друг друга стадий развития, многочисленные варианты которых являются объектом естественного отбора. Это создает практически неограниченный потенциал для возникновения новых форм. Рассмотрим в качестве примера жизненный цикл кольчатого червя, включающий взрослую бентосную форму и планктонную личинку. Случайные изменения привели к появлению половозрелых личинок или молодежи, которые размножаются, так и не достигнув стадии взрослого организма. Такой вариант онтогенеза был поддержан естественным отбором, и появилась возможность использовать новую экологическую нишу. Новый вид оказался похожим на личинок или молодежь предковой формы, а не ее взрослых особей. Еще один любопытный пример можно найти у зубатых китов (дельфинов, касаток, кашалотов). Процесс морфогенеза зубов может осуществляться с небольшими вариациями. Среди вариантов были такие, при которых один резец рос либо быстрее, либо дольше других резцов. Это привело к образованию похожего на рог единорога огромного бивня, что имело адаптивное значение. Наличие бивня превратилось в важный половой признак, который поддерживался естественным отбором. В результате появился новый вид китов — нарвал с

одним зубом, сильно превосходившим по величине такой же зуб предковой формы. В приведенных примерах с кольчатыми червями и с китами возникновение вариантов в первую очередь связано как с изменением момента начала осуществления тех или иных событий в онтогенезе, так и с изменением продолжительности сроков их реализации. У кольчатых червей достижение половой зрелости сместилось на более ранние этапы жизненного цикла, у китов происходило увеличение или скорости развития зачатка, или сроков реализации этого процесса.

Подобные изменения временных характеристик тех или иных событий в развитии рассматриваются как проявление феномена **гетерохронии**. Гетерохрония может проявляться на любой стадии развития и затрагивать любой элемент тела, включая и его размеры, поэтому она часто становится основой как для радикальных, так и для более умеренных эволюционных преобразований. Гетерохрония проявляется в двух главных формах, отличающихся друг от друга соотношением признаков, свойственных предкам и их потомкам. Если признаки вида-потомка соответствуют признакам, свойственным лишь определенным стадиям развития предка, такой тип гетерохронии называется **педоморфозом**. Описанный выше пример с кольчатым червем — это и есть пример педоморфоза. С другой стороны, если признак у потомка развит сильнее, чем у предка, такая гетерохрония называется **пераморфозом**. Огромный бивень нарвала — это пример пераморфоза. Педоморфоз часто приводит к тому, что потомки меньше и анатомически проще своих предков. Небольшой размер тела и короткий период воспроизводства (из-за усеченной программы развития) характерны для многих видов, которые заселили места обитания с быстро и непредсказуемо меняющимися условиями, например временные водоемы. Встречаются подобные виды и в планктонном сообществе. Педоморфоз обычен среди симбионтов, таких как некоторые паразитические усоногие рачки. У этих раков непедоморфная, но сильно измененная самка хорошо приспособлена к активному поглощению питательных веществ из тела хозяина, что позволяет ей производить тысячи потомков, необходимых для заражения новых хозяев. По сравнению с самкой педоморфный самец — это карлик, своими размерами немногим превышающий личинку, правда, достигшую стадии половой зрелости. Самец паразитирует на самке, и его единственная функция состоит в том, чтобы произвести сперму для оплодотворения яиц. Поскольку самец имеет крошечные размеры, он не конкурирует с самкой за питательные вещества, получаемые от хозяина, что дает ей возможность тратить больше энергии и необходимых веществ на формирование яиц. Наконец, педоморфные потомки животных, имевших большие размеры тела, освоили новые местообитания. У кольчатых червей (полихет) гетерохрония позволила педоморфным потомкам, обладающим малыми размерами тела, заселить мельчайшие заполненные водой пространства между песчинками и войти в состав так называемого интерстициального сообщества.

Пераморфоз обычно приводит к появлению организмов, которые превосходят своих предков по размерам тела и сложности строения. На протяжении всей этой главы мы неоднократно подчеркивали, что главное направление эволюции многоклеточных — приобретение больших размеров тела. Решению подобной задачи и связанному с этим увеличению сроков начала периода воспроизводства должно способствовать постоянство окружающей среды или хотя бы предсказуемость ее изменений. Примерами подобных местообитаний могут служить глубины моря, морской шельф и коралловые рифы.\*

Однако нужно помнить о том, что в пределах каждого из этих двух вариантов на основе точного анализа характера гетерохронных изменений можно выделить по три «субварианта». В случае с кольчатыми червями закладка и формирование функционирующей гонады на личиночной стадии жизненного цикла предковой формы — типичный пример педоморфоза. Однако формирование гонады на этой ранней стадии развития могло быть результатом прогенеза, при котором сохраняется нормальная, свойственная предкам форма скорости развития, но при этом очень рано достигается состояние половой зрелости. Начало размножения подавляет дальнейшее развитие

соматических, т. е. не участвующих в репродукции, частей тела. В случае неотении явно пониженная скорость дифференцировки соматических структур сочетается с обычной, присущей предковым формам протяженностью процесса развития до момента наступления половой зрелости. Это означает, что начало периода репродуктивной активности значительно опережает формирование организма и приходится на относительно ранние этапы его развития. И наконец, третьей формой пedomорфного развития является задержка дифференциации сомы (постсмещение). Темп развития и его продолжительность в данном случае такие же, как и у предковой формы, но начало дифференцировки соматических структур откладывается на более поздние сроки. Результатом этого становится достижение половой зрелости при сохранении ювенильного тела.

### **Возникновение и эволюция многоклеточных** **Происхождение многоклеточных**

Большинство зоологов сходится в том, что у многоклеточных и некоего одноклеточного организма был общий предок. Классическая **колониальная теория**, согласно которой Metazoa произошли от колонии жгутиконосцев, — это наиболее широко принятая гипотеза среди современных зоологов. Существует и альтернативная, **синцитиальная теория** в соответствии с которой многоклеточные развились из многоядерного, но одноклеточного плазмодия, похожего на слизевиков или, возможно, на ресничных простейших. Позже вокруг каждого ядра за счет мембран сформировались клеточные границы. Синцитиальную теорию поддерживает ряд фактов. Прежде всего это развитие таких организмов, как слизевики и насекомые (*Drosophila*), у которых вслед за ранней многоядерной стадией следует целлюляризация (обособление клеточных территорий) и образуется многоклеточное тело. Однако филогенетический анализ, основанный на морфологических данных, генных последовательностях и особенностях развития большинства животных, противоречит синцитиальной теории и поддерживает колониальную теорию. По этим причинам ниже мы рассмотрим только колониальную теорию.

Согласно современной версии **колониальной теории**, далекий предок многоклеточных (простейшее) представлял собой небольшую сферическую колонию, образованную одним слоем поверхностно расположенных жгутиковых клеток, которые служили для передвижения и питания. Колония сформировалась из одной клетки в результате неоднократно повторявшихся митотических делений. Образующиеся дочерние клетки не отделялись друг от друга. Их окружал снаружи и удерживал вместе белковый внеклеточный матрикс, в который они были погружены. Студенистый внеклеточный матрикс занимал также большую часть внутреннего объема сферы. Подобно существующим ныне воротничковым жгутиконосцам (хоанофлагеллятам) каждая клетка несла один жгутик, окруженный воротничком. Несколько лишенных жгутика клеток, но тем не менее способных давать начало жгутиковым клеткам и гаметам, свободно располагались во внеклеточном матриксе под поверхностным слоем. Целый ряд фактов говорит в пользу именно такой модели строения жгутиковых колониальных предков. Клетки, имеющие воротничок из микроворсинок и несущие один жгутик (или одну ресничку), широко распространены у многоклеточных. Более того, у низших многоклеточных, в первую очередь у губок, медуз, актиний и кораллов, ресничные клетки всегда несут только одну ресничку. И молекулярные, и морфологические данные указывают на то, что воротничковые жгутиконосцы и многоклеточные являются сестринскими таксонами. Наличие внеклеточного матрикса, к которому клетки прикрепляются и в котором они могут свободно перемещаться, характерно практически для всех многоклеточных. Специализация клеток, проявляющаяся в формировании яиц и спермиев, возникла и у некоторых колониальных жгутиконосцев, таких как образующий сферические колонии *Volvox*.

Хотя *Volvox* и не является многоклеточным животным, его можно рассматривать как некий аналог предка Metazoa. На его примере можно продемонстрировать, как из одноклеточного предка, в данном случае из клетки, подобной хламидомонаде (*Chlamydomonas*), возник многоклеточный организм. Сам *Volvox* не является предком

Metazoa. Это — автотрофный организм, а его клетки похожи на растительные. Анализ последовательности рРНК указывает, что многоклеточность у вольвокса возникла всего 50 — 75 млн лет назад — слишком поздно для того, чтобы он мог быть предком многоклеточных, которые появились по крайней мере 600 млн лет назад. Таким образом, многоклеточность у вольвоксовых формировалась параллельно с многоклеточностью Metazoa и, по крайней мере, еще четырех групп: грибов, бурых водорослей, красных водорослей и зеленых растений.

Вероятнее всего, истинным сестринским таксоном Metazoa, как уже упоминалось выше, являются Choanoflagellata. Среди ныне существующих воротничковых жгутиконосцев колонии *Proterospongia haeckeli* очень похожи на гипотетического предшественника многоклеточных животных. Колонии этого вида состоят из несущих жгутик воротничковых клеток, образующих поверхностный слой и погруженных в студенистый внеклеточный матрикс. Делящиеся безжгутиковые клетки располагаются глубже в толще матрикса. Поверхностный слой клеток и внеклеточный матрикс, содержащий отдельные свободные клетки, по сути дела являются предшественниками двух первичных тканей многоклеточных — эпителиальной и соединительной, описанных ранее в этой главе. По своему тонкому строению воротничковые клетки хоанофлагеллят практически идентичны воротничковым клеткам (хоаноцитам), обнаруженным у многоклеточных губок. И клетка воротничкового жгутиконосца, и хоаноцит губок имеют один жгутик, окруженный воротничком из микроворсинок, а базальная часть жгутика несет две симметрично расположенные лопасти, построенные из мастигонем. В обоих случаях жгутик заякорен в клетке с помощью микротрубочек, которые расходятся от кинетосомы.

Гипотетическое первое многоклеточное животное — протометазойный организм (protometazoan), возможно, отличался от преметазойного организма (premetazoan) в нескольких Отношениях. Во-первых, находившиеся на его поверхности клетки, вероятно, тесно примыкали друг к другу или контактировали между собой, что облегчало межклеточную коммуникацию и обеспечивало непрерывность пограничного барьера между наружной окружающей средой и внеклеточным матриксом, находившимся внутри организма. Во-вторых, тесная связь прилегающих друг к другу клеток практически исключала наличие внеклеточного матрикса в промежутках между клетками. Благодаря этому внеклеточный матрикс оказался разделенным на наружный и внутренний слои, каждый из которых в дальнейшем приобрел независимые функции. В-третьих, возникла поляризация тела вдоль переднезадней оси. И наконец, в-четвертых, разделение слоев и поляриность тела способствовали специализации клеток.

#### Тип Placozoa – Пластинчатые

В 1883 г. в Австрии в одном из морских аквариумов обнаружили маленькое многоклеточное существо, на первый взгляд напоминавшее крупную амёбу. Этот организм получил название *Trichoplax adhaerens*. С тех пор его неоднократно находили в разных морях и разводили в лабораторных культурах.

Уплощенное тело *Trichoplax* достигает 2—3 мм в диаметре, но всего лишь 25 мкм в толщину. Наружный слой клеток очень похож на однослойный эпителий, в частности, потому, что между соседними клетками имеются типичные клеточные контакты. Однако этот клеточный слой не подстилает базальная пластинка, характерная для всех эпителиев.

Клетки на верхней (дорсальной) поверхности тела плоские. Они моноцилиарны, т.е. несут по одной ресничке и, как правило, содержат по одной крупной округлой липидной капле. Нижняя (вентральная) поверхность тела обращена к субстрату, по которому ползает *Trichoplax*. Одевающий его клеточный слой образован железистыми и несущими микроворсинки моноцилиарными клетками. Поскольку эти клетки высокие и узкие, реснички расположены близко друг к другу и образуют плотный ресничный покров, с помощью которого осуществляется локомоция. Пространство между верхним и нижним слоями клеток заполнено соединительной тканью. Она представлена водянистым внеклеточным матриксом, в котором залегает сеть волокнистого синцития. Его можно



рассматривать как четвертый тип клеточных образований в теле Placozoa. Многочисленные ядра **волокнистого синцития** отделены друг от друга внутриклеточными перегородками (септами), а не мембранами. Подобные септы характерны для синцитиев стеклянных губок и грибов. Полагают, что волокнистый синцитий сократим; он содержит актин (можно предположить, что и миозин тоже) и микротрубочки.

По форме тела и способу перемещения *Trichoplax* внешне напоминает крупную амёбу. Медленно скользя по субстрату, он постоянно меняет очертания. Дорсальная и вентральная поверхности тела *Trichoplax* дифференцированы, а вот постоянные передний и задний концы тела не выражены. В результате этот организм может менять направление движения, не поворачиваясь. При попытке начать ползти в двух противоположных направлениях одновременно *Trichoplax* может «разорваться» на две части.

*Trichoplax* питается водорослями и другими находящимися на субстрате пищевыми веществами. Пищеварение внеклеточное; более того, оно происходит вне тела *Trichoplax*, между его вентральной поверхностью и субстратом. Во время питания этот пластинчатый организм часто изгибается, приподнимая над субстратом центральную часть своего пластинчатого тела, при этом образуется замкнутый «карман», в котором и переваривается пища. Продукты пищеварения поглощаются клетками вентральной поверхности.

*Trichoplax* размножается преимущественно бесполым путем, либо, как упоминалось выше, в результате фрагментации, либо почкованием. Более или менее округлые почки образуются на дорсальной поверхности, однако включают все типы клеточных элементов, в том числе вентральные ресничные клетки, а также соединительную ткань. Отделившись, покрытые жгутиками почки уплывают. Достоверного описания полового процесса у *Trichoplax* пока нет. В лабораторных условиях у *Trichoplax* были отмечены яйца. Содержащие их организмы вздутые, округлые и не прикреплены к субстрату. Очевидно, яйца образуются из клеток вентральной поверхности, которые дедифференцируются и погружаются в глубь тела. Пока что никто не сумел продемонстрировать сперматозоиды у *Trichoplax*. Если наличие яиц и сперматозоидов будет доказано, то число типов специализированных клеток в составе тела Placozoa возрастет до шести. Содержание ДНК в организме *Trichoplax* существенно ниже, чем у других животных.

Таксон Placozoa был учрежден специально для *Trichoplax adhaerens*. Как и губки, этот организм, возможно, представляет собой раннюю эволюционную линию Metazoa, хотя наличие имеющего вид сеточки волокнистого синцития и внеорганизменное пищеварение заставляют вспомнить о грибах. Placozoa — действительно очень просто устроенные многоклеточные, имеющие всего четыре типа клеток. Маленькое плоское тело делает возможным транспорт за счет простой диффузии, так что необходимости в сложной циркуляторной системе нет. В некоторых отношениях Placozoa — промежуточное звено между губками и прочими многоклеточными. Они похожи на гипотетический протометазойный организм, перешедший к ползающему образу жизни на дне. Соответственно у него дифференцировались верхняя и нижняя поверхности тела. Моноцилиарные клетки *Trichoplax* напоминают воротничковые, только воротнички у них редуцировались до обычных микроворсинок, что может быть связано с перемещением по субстрату и отказом от питания с помощью фильтрации. По сравнению с губками наружный слой клеток Placozoa — шаг вперед на пути к приобретению настоящего эпителия, в полной мере развитого у книдарий. Вентральный участок клеточного слоя напоминает пищеварительный кишечный эпителий других животных.

Проблема отсутствия у Placozoa поляризации тела в переднезаднем направлении остается нерешенной. Если подобная поляридность была характерна для протометазоев, то можно предположить, что Placozoa (по крайней мере, взрослые особи) ее утратили. Возможно, в этом предположении есть рациональное зерно, ибо и у губок передний и задний концы тела выражены только на личиночных стадиях, а личинок Placozoa пока еще никто не наблюдал. В заключение необходимо добавить, что данные анализа последовательности 18S

pРНК также свидетельствуют о необходимости поместить Placozoa между губками и кишечнополостными.\*

### Тип Porifera – Губки

Губки — неотъемлемый элемент многих подводных пейзажей; их яркая окраска и причудливая форма сразу бросаются в глаза. При взгляде на губок, прикрепленных к коралловым рифам, стенкам морских гротов или плавающим предметам и часто вытянутых в вертикальном направлении, невольно вспоминаются сталактиты и сталагмиты в известняковых пещерах на суше. Но в отличие от сталактитов по насыщенности и разнообразию раскраски губки могут поспорить с цветами, которые изображал на своих полотнах Ван Гог. При наблюдении за губками в тропических морях порой бывает трудно представить, что эти неподвижные, неправильной формы и часто разветвленные организмы относятся к животным. Тем не менее, несмотря на внешнее сходство с растениями, губки на самом деле являются животными. Просто они, как и растения, добывают и концентрируют содержащуюся в воде пищу, используя почти всю поверхность тела. Однако в отличие от растений, улавливающих с помощью листьев и корней необходимые для фотосинтеза свет,  $\text{CO}_2$  и воду, губки захватывают взвешенные в морской воде органические пищевые частицы. Среди более высоко организованных многоклеточных также встречаются организмы, перешедшие в процессе эволюции к питанию взвешенными в воде частицами, но губки освоили этот способ питания первыми и успешно используют его до сих пор. В этой главе рассматриваются морфологические и функциональные особенности организации и разнообразие этих странных, но очень интересных животных.

В процессе эволюции губки приобрели многоклеточное тело, идеально приспособленное к **добыванию пищи путем фильтрации**: они отделяют взвешенные в воде пищевые частицы, прогоняя воду через особое сито. Уникальность организации губок проявляется в том, что они беспрерывно перестраивают тело для тонкой «настройки» своей системы фильтрационного питания. Эта постоянная перестройка тканей осуществляется подвижными амeboидными клетками, которые изменяют положение, перемещаясь по всему телу губки. При этом они способны трансформироваться, т.е. переходить из одной формы в другую, изменяя характер своей дифференцировки. Присутствие **способных к реорганизации тканей и тотипотентных клеток** заставляет предполагать, что губки — переходная форма между колониями простейших и остальными многоклеточными, у которых специализация тканей и клеток, как правило, более постоянна. В связи с таким промежуточным эволюционным положением группу Porifera обычно рассматривают как сестринский таксон по отношению к остальным Metazoa (Eumetazoa).

Название таксона Porifera (= несущие поры) говорит о том, что на поверхности их тела располагаются многочисленные поры. Вода, поступающая в организм через поры, далее проходит по системе выстланных жгутиковыми клетками каналов, а губка извлекает из этого потока пищевые частицы. Взрослые губки — сидячие, крепленные организмы, хотя некоторые из них в весьма ограниченной степени способны перемещаться или совершать движения отдельными участками тела. В хорошо развитой соединительной ткани обычно формируется сложный и часто весьма изящный скелет. Размер тела губок варьирует от нескольких миллиметров до одного метра и более в диаметре и в высоту (как, например, у *бочонковидной губки Spherospongia vesparium*). Тело может быть радиально-симметричным (шар, конус, цилиндр), но чаще всего оно асимметрично. Обычно губкам присущ **недетерминированный**, или неограниченный, рост: верхний предел увеличения размеров тела, характерный для многих видов животных, фактически отсутствует. Их тело может быть массивным (как булыжник или валун), подниматься вверх и ветвиться, или же стелиться в виде корки — это зависит от видовой принадлежности губки и условий среды, в которых она обитает. Многие губки окрашены в красный, пурпурный, зеленый, желтый или оранжевый цвета, однако часто встречаются и более скромные формы — коричневые и серые. Яркая окраска обусловлена присутствием клеточных пигментов или эндосимбионтов.

Всего описано около 8 000 видов губок. Подавляющая их часть — морские организмы, обычные везде, где есть подходящий для прикрепления прочный субстрат: скалы, раковины моллюсков, затопленные бревна, коралловые рифы. Некоторые виды используют в качестве субстрата песок и ил. Большая часть губок предпочитает относительно мелководные участки моря, однако представители ряда таксонов, включая почти всех стеклянных губок, живут на большой глубине. Около 150 видов освоили пресные водоемы.

### Строение

Строение губок, тело которых идеально приспособлено к питанию путем фильтрации, может соответствовать одному из трех вариантов: асconoидному, сикconoидному или лейкconoидному. Тело губок, для которых характерен наиболее простой, **асconoидный** тип строения, представляет собой полый цилиндр, прикрепленный основанием к субстрату. Поверхность тела покрыта одним слоем плоских клеток, который носит название **пинакодерма**. **Атриум**, или спонгоцель (внутренняя полость губки), выстлан одним слоем жгутиковых клеток — **хоанодермой**. Стенка «цилиндра» пронизана многочисленными порами — **остиями**. Более крупное отверстие, или **оскулюм**, расположено на верхнем неприкрепленном конце тела губки. Жгутиковая хоанодерма создает однонаправленный ток воды; вода поступает в организм через остии, попадает в атриум и выходит через оскулюм. Система, по которой циркулирует вода в организме губки, называется **водоносной системой**.

Все асconoидные губки — мелкие организмы; их цилиндрические тела, как правило, не превышают 1 мм в диаметре. Представители рода *Leucosolenia* имеют вид отдельных трубок, которые, иногда соединяясь своими основаниями, собраны в пучки, а виды *Clathrina* образуют трубчатую сеть. Асconoидный тип строения накладывает ограничения на размер губки, поскольку увеличение диаметра тела в этом случае нарушает оптимальное соотношение площади поверхности и объема. Объем воды, прогоняемой через атриум асconoидной губки, зависит от площади поверхности жгутиковой хоанодермы. В процессе роста объем увеличивается быстрее, чем площадь поверхности, поэтому объем тела скоро начинает превышать функциональные возможности хоанодермы, работающей как насос. Таким образом, достижение больших размеров потребовало от губок изменения строения.

Одно из таких эволюционных нововведений — **сикconoидный** тип строения — позволяет увеличить площадь поверхности тела и сократить объем атриума за счет появления глубоких трубчатых впячиваний стенки тела, образующихся как на наружной, так и на внутренней ее поверхностях. Чередующиеся впячивания стенки тела губки можно наглядно представить, вложив навстречу друг другу пальцы одной руки между пальцами другой и вообразив, что пальцы и есть эти полые каналы.

Направленные от центра наружу впячивания хоанодермы называются **жгутиковыми каналами** (или **камерами**). Идущие от наружной поверхности в глубь тела впячивания пинакодермы называются **приводящими каналами**. Приводящие каналы открываются в жгутиковые камеры многочисленными мелкими отверстиями — **прозопилиями**. Вода может поступать в приводящие каналы непосредственно или же через суженную остию. Таким образом, вода в водоносной системе сикconoидной губки обычно проходит следующий путь: остии → приводящие каналы → прозопилии → жгутиковые каналы → атриум → оскулюм. Подобный тип организации позволяет уменьшить объем атриума и увеличить площадь жгутиковой хоанодермы. Поэтому сикconoидные губки, как правило, крупнее асconoидных; их диаметр колеблется от одного до нескольких сантиметров. Сикconoидный тип организации имеют, например, такие хорошо известные губки, как представители родов *Grantia* и *Sycon*.

Губки **лейкconoидного** типа достигают наибольших среди Porifera размеров — от нескольких сантиметров до одного метра и более. Водоносная система лейкconoидных губок — это сложная сеть сосудов, пронизывающая массивное, лишенное крупных полостей тело.

Она включает небольшие сферические жгутиковые камеры, впадающие в них приводящие и отходящие от них отводящие каналы. Узкие **отводящие** (или выносящие) **каналы** и часто многочисленные оскулюмы сменили относительно объемный атриум и единственный оскулюм асconoидных и сиконоидных губок. Поступая в лейконоидную губку, вода проходит через остии на поверхности тела и попадает в приводящие каналы, а оттуда через прозопили — в жгутиковые камеры. Вода покидает каждую жгутиковую камеру через **апопили** и далее течет по отводящим каналам, которые, сливаясь друг с другом, постепенно увеличиваются в диаметре. Самые широкие отводящие каналы выбрасывают прошедшую через губку воду наружу через один или несколько оскулюмов.

Жгутиковые камеры лейконоидных губок очень многочисленны. Так, например, у *Microciona prolifera* на 1 мм<sup>3</sup> приходится примерно 10 000 камер. Каждая камера имеет диаметр от 20 до 39 мкм и содержит около 57 жгутиковых клеток (хоаноцитов). Благодаря этому у лейконоидных губок, с одной стороны, многократно увеличивается площадь жгутиковой хоанодермы, а с другой — сводится до минимума объем воды, который необходимо прогнать через тело губки.

Большинство морских губок, обитающих на мелководье, а также все пресноводные виды имеют лейконоидный тип организации. Лейконоидные губки достигают больших размеров, так как циркуляция воды в них децентрализована: любое увеличение размера приводит к появлению новых жгутиковых камер в достаточном для «вентиляции» новообразованного объема количестве. Форма лейконоидных губок разнообразна: они бывают корковыми, подушковидными, ветвистыми, пальцевидными, плоскими, трубчатыми и похожими на вазы.

#### Стенка тела

У асconoидных губок стенка тела тонкая, у лейконоидных — толстая, а у сиконоидных губок она по толщине занимает промежуточное положение. Если же говорить не о количественных, а о качественных различиях в организации, то лишь стеклянные губки (Hexactinellida) принципиально отличаются от всех остальных (Demospongiae и Calcareae). У обыкновенных и известковых губок (соответственно Demospongiae и Calcareae — к этим двум группам относится большинство видов Porifera) стенка тела состоит из отдельных клеток, в то время как у стеклянных губок она представляет собой синцитий. **Синцитий** — это обширный участок многоядерной цитоплазматической массы, ограниченный единой поверхностной мембраной и не разделенный на отдельные клетки.

#### Клеточная стенка тела

Тела обыкновенных и известковых губок (вместе они составляют группу Cellularia) состоят из клеток, образующих ткани двух разных типов — эпителиоидную и соединительную. **Эпителиоидная** ткань напоминает эпителий, но лишена характерных для эпителия межклеточных контактов и гемидесмосом и не подстлана базальной пластинкой. Эпителиоидные ткани губок — это пинакодерма (**экзопинакодерма**, покрывающая наружную поверхность тела, и **эндопинакодерма**, выстилающая приводящие и отводящие каналы) и жгутиковая хоанодерма, выстилающая атриум у асconoидных губок или жгутиковые камеры у сиконоидных и лейконоидных губок. Слой соединительной ткани между пинакодермой и хоанодермой носит название **мезохил**. Он содержит густую волокнистую сеть, особенно хорошо выраженную у туалетных губок.

Пинакодерма в основном состоит из дифференцированных клеток двух типов. Подавляющее большинство клеток пинакодермы — **пинакоциты**. Эти уплощенные, похожие на чешуйки клетки, плотно пригнаны друг к другу краями и образуют своего рода клеточную «брусчатку», которая подобно коже одевает поверхность тела и выстилает приводящие и отводящие каналы. Как правило, пинакоциты лишены жгутиков. Исключение составляют губки родов *Plakina* и *Oscarella*, каналы которых выстланы жгутиковой эндопинакодермой. Гораздо более редкие, но тем не менее весьма важные клетки пинакодермы — **пороциты**. Они образуют остии у всех асconoидных и многих сиконоидных и лейконоидных губок, а также прозопили и апопили многих сиконоидных и лейконоидных

губок, хотя у других остии могут быть просто щелями между соседними пинакочитами, а прозопили — «отверстиями» в хоанодерме. Каждый пороцит окружает пору, диаметр которой регулируется сокращением цитоплазматических волокон. Таким образом, пороциты являются миниатюрными клапанами, организованными по типу сфинктеров.

Мезохил — единственный слой тела губки, который не омывается наружной водой. В этом плане только мезохил представляет собой внутренний компартмент тела. Будучи соединительной тканью, мезохил состоит из студенистого белкового матрикса, содержащего дифференцированные и недифференцированные клетки, а также скелетные элементы. Среди многочисленных клеток мезохила встречаются похожие на макрофаги **архециты** — крупные амебоидные клетки с хорошо заметным ядром и многочисленными большими лизосомами. Архециты тотипотентны; они могут дифференцироваться в клетки любого другого типа, встречающиеся у губок. Они способны также к фагоцитозу, участвуют в пищеварении и обеспечивают транспорт в организме губки. Амебоидные **лофоциты** внешне похожи на архециты, но, перемещаясь по мезохилу, они оставляют за собой коллагеновые нити, которые выделяются на заднем конце движущейся клетки. Таким образом, главная функция синтезирующих коллаген лофоцитов — пополнение и возобновление коллагеновых волокон в мезохиле. **Спонгоциты**, встречающиеся только у Demospongiae, также напоминают архециты, но выделяемый ими коллаген полимеризуется и образует спонгин, имеющий вид толстых скелетных волокон (подраздел «Скелет»). **Склероциты** формируют имеющиеся у многих губок минерализованные скелетные спиккулы (подраздел «Скелет»). **Миоциты** содержат актин и миозин и напоминают мышечные клетки. У некоторых обыкновенных губок эти клетки скапливаются в большом количестве вокруг оскулумов. Регулируя диаметр оскулума, они тем самым контролируют поток воды через губку. Наконец, **ооциты** и **сперматоциты** — это предшественники половых клеток. В мезохиле они претерпевают гаметогенез и дают начало яйцам и сперматозоидам.

Хоанодерма состоит из **хоаноцитов**, или воротничковых клеток, т.е. жгутиковых клеток, имеющих воротничок. Именно они генерируют поток воды через тело губки. Каждый хоаноцит несет один жгутик, окруженный воротничком, состоящим из длинных микроворсинок. Воротничок имеет форму цилиндра или усеченного перевернутого конуса. У многих видов губок (например, *Microciona sp.* и *Grantia compressa*), а может быть и у всех, базальная часть жгутика хоаноцитов, как и у воротничковых жгутиконосцев, несет мастигонемы, собранные в две симметрично расположенные лопасти.

#### Синцитиальная стенка тела

У стеклянных губок (Hexactinellida) отсутствует типичная пинакодерма, которая одевает тело и выстилает водоносную систему у всех остальных губок, имеющих клеточную организацию. Живая ткань стеклянных губок представляет собой трехмерную, напоминающую паутину сеть, образованную многочисленными тяжами. Она называется **трабекулярным** синцитием, или трабекулярной сетью. Мембраны, которые обычно ограничивают отдельные клетки, отсутствуют, так что в пределах синцития цитоплазма непрерывна и не разделена на изолированные клеточные территории.

Нет у стеклянных губок и клеточной хоанодермы; вместо нее имеется еще один синцитий, **хоаносинцитий**. Над его поверхностью выступают обособленные **воротничковые тела**, причем у каждого из них есть воротничок и жгутик, а вот ядро отсутствует. Каждая группа воротничковых тел занимает отдельный карман, напоминающий жгутиковый канал сиконидных губок и окруженный трабекулярной сетью. Воротничковые тела возникают в процессе формирования кармана как выросты всего одной содержащей ядро стволовой клетки — хоанобласта. Внутри каждого тяжа трабекулярного синцития, образуя своего рода «ось», тянется мезохил. Последний содержит пучки коллагеновых волокон, спиккулы, а также клеточные элементы — склероциты, архециты и, вероятно, половые клетки. У *Rhabdocalyptus dawsoni* клетки мезохила соединены с трабекулярным синцитием посредством тонких выростов и, значит, в какой-то мере являются его частью. В то же время у *Dactylocalyx pumicens* эти клетки автономны и не связаны с синцитием. Таким

образом, у стеклянных губок можно наблюдать уникальное сочетание клеточных и синцитиальных элементов.

В целом стеклянные губки имеют сиконоидную организацию, но водоносная система, в которой есть и приводящие, и отводящие каналы, напоминает лейконоидный тип. Вода в теле стеклянной губки проходит следующий путь: отверстия на поверхности тела, которые ведут внутрь трабекулярной сети → приводящие каналы → камеры с воротничковыми телами → отводящие каналы → атриум → оскулюм.

### Фильтрация

Объем воды, который прогоняет через себя губка, поражает воображение. В среднем каждые 5 с губка прокачивает количество воды, равное объему своего тела. Поскольку вода несжимаема, ее объем на входе должен быть в каждый момент равен объему на выходе. С наибольшей скоростью вода течет в области оскулюма, а с наименьшей — через жгутиковые камеры, так как эти два участка водоносной системы губки имеют соответственно наименьшую и наибольшую общую площадь сечения. Однако многие губки при необходимости могут снижать общую скорость движения воды или даже полностью останавливать поток, чтобы избежать попадания ила внутрь организма. Это достигается за счет регуляции диаметра оскулюма с помощью сократимых миоцитов, закрывания остий (иногда посредством трубковидных пороцитов) или же регуляции биения жгутиков хоаноцитов. Последнее характерно, например, для стеклянных губок, у которых нет ни миоцитов, ни пороцитов.

Ток воды создается биением жгутиков хоаноцитов. Каждый жгутик совершает ундулирующие движения в одной плоскости. Расположенные на нижнем участке жгутика в области воротничка лопасти из мастигонем, возможно, помогают «выкачивать» из него воду. По меньшей мере у одного вида (*Trochospongula pennsylvanicus*) плоскость биения жгутика хоаноцитов каждые несколько секунд немного смещается, так что в конечном счете она поворачивается на 360°. Жгутики и воротнички хоаноцитов направлены в противоположную от остий сторону у асиконоидных губок или от прозопилей — у сиконоидных и лейконоидных губок. Волна проходит по жгутику от его основания к вершине, создавая ток воды в сторону отводящих каналов и оскулюма.

У многих губок оскулюмы расположены на вершине своего рода «вытяжных труб» — специальных трубчатых выростов, сильно возвышающихся над основной массой тела, поверхность которого несет остии. Скорость течения омывающей губку воды в зоне, где находятся оскулюмы, обычно выше, чем в придонном слое, у основания губки. Интенсивное движение воды над «вытяжными трубами» создает область пониженного давления непосредственно в оскулюмах по сравнению с давлением в остиях. В результате возникает ток воды из области высокого давления в область низкого давления, т. е. от остий к оскулюмам. Многие губки обитают в местах, где течения весьма значительны, поэтому дополнительно возникающий градиент давления в водоносной системе усиливает ток, создаваемый работой жгутиков. В свою очередь это позволяет губкам экономить энергию.

### Скелет

Большинство губок, какой бы разной ни была их форма, подвергается воздействию более или менее сильных течений и поддерживает тело с помощью хорошо развитого скелета. Как правило, это эндоскелет, элементы которого находятся в мезохиле, но встречается и экзоскелет, покрывающий тело целиком или только отдельные его участки. Жесткость (ригидность) скелета широко варьирует у разных видов. Отличается она и у губок одного вида, но обладающих разной формой тела. Скелетом мягких корковых форм, таких, как *Oscarella* и *Halisarca*, является студенистый мезохил, пронизанный лишь тонкими коллагеновыми волокнами. Более распространен вариант, когда матрикс мезохила укреплен минеральными спикулами, или спонгином, или и тем и другим вместе. Хотя спикулы в основном залегают в мезохиле, их концы могут свободно выдаваться за пределы экзопинакодермы, в определенной мере обеспечивая защиту губки. Такие выступающие спикулы часто защищают оскулюмы, а иногда и остии.

Спикулы в той или иной степени укрепляют мезохил. Это зависит от их количества, ориентации и степени слияния или переплетения друг с другом. В самом крайнем варианте скелет, построенный из спикул, может представлять собой жесткую, хрупкую, трехмерную решетку или каркас, как у стеклянной губки *Euplectella aspergillum* или известковой губки *Minchinella sp.* Реликтовая губка *Vaceletia crypta* (Sphinctozoa) имеет многокамерный известковый экзоскелет. Относящиеся к Demospongia коралловые губки («sclerosponges») выделяют массивный базальный, состоящий из  $\text{CaCO}_3$  экзоскелет, который поддерживает их тело. Однако наряду с этим в их мезохиле, как и у других обыкновенных губок, образуются спикулы, состоящие из кремнезема.

У некоторых губок нет спикул, зато они продуцируют органический спонгин. Обычно тело таких форм (например, туалетных губок Spongia, Hippospongia) можно легко сжать, оно эластичное и пористое («губчатое»). Большое количество спонгина делает скелет крепким, упругим, похожим на резину, как, например, у тропической губки *Chondrilla nucula*.

У большинства губок встречаются и спонгин, и спикулы. У некоторых видов рода *Haliclona* спонгин соединяет лишь кончики спикул таким образом, что скелет приобретает вид объемной решетки. В других случаях, наоборот, спикулы целиком погружены в спонгиновые тяжи. Иногда вместо спикул в спонгин бывает заключен инородный материал, например песчинки. Это наблюдается у тропической губки *Dysidea etheria* и у некоторых других видов. *Dysidea janiae* не формирует собственные спикулы, а использует известковый скелет своей симбиотической красной водоросли (*Jania*). Существование у губок спикул и спонгина обусловило большое разнообразие их скелетов, свойства которых варьируют в широких пределах: у одних форм скелеты эластичные и «губчатые», у других — жесткие и хрупкие.

Спикулы — это элементы скелета, построенные из кремнезема ( $\text{SiO}_2$ ) или углекислого кальция ( $\text{CaCO}_3$ ). Их состав, размер и форма используются в систематике губок на всех таксономических уровнях. Разработана детальная номенклатура спикул, в которой учитывается разнообразие их формы и размеров. Прежде всего спикулы подразделяются на два размерных класса: крупные — мегасклеры и мелкие — микросклеры. Мегасклеры обычно образуют основу скелетной конструкции, в то время как относительно мелкие микросклеры поддерживают пинакодерму, выстилающую систему каналов, или, концентрируясь в большом количестве, укрепляют стенку тела. Названия мегасклер основаны на числе осей спикулы или же на числе лучей или вершин. Часть слова «-аксонный» указывает на то, что речь идет о числе осей, «актинный» — о числе вершин. Например, моноаксонная спикула имеет одну ось, т.е. по сути представляет собой иглу или палочку, хотя при этом она может быть прямой или изогнутой, с заостренными, скругленными или крючковидными концами. Триахонные спикулы, или триаксоны, могут иметь либо три луча, либо шесть. У известковых губок склероциты формируют спикулы внеклеточно, у обыкновенных губок спикулы образуются в склероцитах внутриклеточно, а у стеклянных губок — внутрисинцитиально. В образовании одной спикулы у известковых губок, как правило, принимают участие от одного до нескольких склероцитов. Например, трехлучевая спикула формируется тремя склероцитами, потомками одной стволовой клетки — склеробласта. Все три клетки претерпевают деление, и каждая пара дочерних клеток синтезирует один луч спикулы. Три луча сливаются в основании. Затем парные склероциты начинают перемещаться по направлению к кончику луча; при этом одна из клеток удлиняет его, а вторая наращивает его в толщину. Формирование кремнеземной моноаксонной спикулы начинается вокруг органического волокна во внутриклеточном пузырьке. По мере того как спикула кристаллизуется и растет, клетка сначала удлиняется, а затем делится надвое, и каждая дочерняя клетка добавляет кремнезем к растущему кончику спикулы.

#### **Размножение. Бесполое размножение**

Бесполое размножение губок осуществляется путем фрагментации, почкования или образования зимующих пропагул (**геммул**). Фрагментация, как правило, происходит в

результате повреждения губки течениями, прибоем или хищниками. Оторвавшиеся куски выживают благодаря способности губки к регенерации. Фрагмент прикрепляется к субстрату и, перестраиваясь, превращается в нормально функционирующую губку. Крайнее проявление фрагментации — диссоциация губки на отдельные клетки или группы клеток. Это может быть достигнуто путем протиранья кусочка губки через мелкоячеистую ткань. Подобный эксперимент был впервые поставлен зоологом Г. В. Уилсоном в начале XX в. и с тех пор часто воспроизводился для изучения механизмов клеточного распознавания и моделирования морфогенеза.

Почкование у губок встречается относительно редко, но все же имеет место у небольшого числа видов. Например, есть данные, что у *Clathrina*, имеющей асconoидный тип строения, свободные концы трубок вздуваются и образуют почки, которые затем отделяются, прикрепляются к субстрату и дают начало новой губке. У некоторых видов *Tethya* почки образуются на особых стебельках. Губки, относящиеся к родам *Oscarella* и *Aplysilla*, по некоторым данным, формируют папиллы, затем папиллы отделяются и дают начало новым организмам.

Многие пресноводные и некоторые морские губки образуют сотни, а то и тысячи напоминающих споры геммул. Как правило, это происходит осенью. Осенние геммулы пресноводных видов могут входить в состояние **диапаузы**, при котором практически полностью подавляется их метаболическая активность. Для активизации таких геммул необходимо, чтобы они в течение определенного периода подвергались воздействию очень низкой температуры. Затем геммулы прорастают и дают начало новым губкам. Обычно это происходит весной. Пока геммула находится в диапаузе, она устойчива к экстремальным воздействиям окружающей среды, таким, как очень низкая температура, повышенная соленость и высыхание. Спонгиологи, т.е. биологи, изучающие губок, часто хранят в холодильнике банку с увлажненными геммулами. Когда им требуются новые губки для наблюдений или экспериментов, они проращивают геммулы, помещая несколько штук в емкость с водой из естественного местообитания.

Геммулы образуются в мезохиле погибающей губки вокруг группы богатых питательными веществами археоцитов. Спонгоциты формируют спонгиновую оболочку вокруг этой клеточной массы. Оболочка может быть инкрустирована спикулами, которые образуются в склероцитах. Она полностью покрывает клеточную массу; лишь на одном полюсе остается небольшое отверстие — **микропиле**. Сформированная геммула состоит из оболочки и находящихся внутри археоцитов, каждый из которых вскоре округляется и становится похож на эмбриональную клетку. Такие модифицированные археоциты называются **тезоцитами**.

Весной геммулы «прорастают»: периферические тезоциты дифференцируются в пинакодерму, которая, быстро разрастаясь, выступает наружу через микропиле, как надувающийся пузырь жевательной резинки. Этот «пузырь» пинакодермы соприкасается с субстратом и прикрепляется к нему. Затем через микропиле внутрь пузыря перемещаются остальные тезоциты, которые составляли центральную часть геммулы. После дифференциации они образуют внутренние структуры молодой губки. Наблюдения за развитием молодых губок из геммул позволили получить интересные данные, ставящие под сомнение возможность использования по отношению к губкам понятия «индивидуальность». В процессе прорастания тезоциты из разных геммул одной и той же губки или из геммул, принадлежащих разным экземплярам, но обязательно одного вида, могут объединяться. В этом случае из них развивается одна новая губка, обладающая своей «индивидуальностью».

#### **Половое размножение и развитие**

Губки, за редким исключением, — гермафродиты. Когда приходит время, одна губка выбрасывает наружу сперматозоиды, которые переносятся токами воды к другой губке, внутри которой происходит оплодотворение яиц. У яйцекладущих видов (например, *Cliona*) зиготы выводятся во внешнюю среду, где и протекает их развитие. Многим губкам



свойственно живорождение: зиготы остаются внутри материнского организма, который покидают уже сформированные личинки (иногда такие формы называют «личинкородящими»). Зародыши и личинки губок лецитотрофны.

Считается, что у губок нет половых органов (гонад). Половые клетки залегают в мезохиле либо небольшими группами (сперматозоиды), либо поодиночке (яйца). Сперматозоиды образуются из отдельных хоаноцитов или целых жгутиковых камер, которые погружаются в мезохил и окружаются тонкой клеточной стенкой, давая начало сперматоцисте. Яйца образуются из археоцитов или, как у некоторых известковых губок, — из дедифференцированных хоаноцитов. Обычно яйцо накапливает желток, фагоцитируя окружающие их питающие клетки, или клетки-«няньки». Яйцо и клетки- «няньки» иногда заключены в особый фолликул, имеющий клеточные стенки. Поскольку водоносная система одинаково снабжает все части тела, половые клетки довольно равномерно распределены по мезохилу, но при этом всегда находятся недалеко от канала или камеры, в пределах расстояния, на котором действует диффузия.

В период размножения стенка сперматоцисты разрушается, сперматозоиды попадают в отводящие каналы (или в атриум) и выбрасываются наружу через оскулюмы. Некоторые тропические виды (ныряльщики называют их «дымящими» губками) внезапно извергают из оскулюмов молочные облачка спермы. Возможно, одновременное высвобождение большого количества сперматозоидов характерно для большинства губок.

Когда выброшенные сперматозоиды оказываются рядом с другой губкой, токи воды заносят их в ее водоносную систему. Внутри губки сперматозоиды доставляются к поверхности хоанодермы или в жгутиковые камеры, где их фагоцитируют (но не переваривают!) хоаноциты. Хоаноцит, захвативший сперматозоид, теряет жгутик и воротничок и трансформируется в амeboидную клетку, которая называется **клеткой-носителем**. Она переносит головку сперматозоида (ядро) к яйцу. Когда клетка-носительница достигает ближайшего расположенного в мезохиле яйца, она либо «передает» ему ядро спермия, либо яйцо фагоцитирует эту клетку вместе с содержащимся в ней ядром спермия. В любом случае оплодотворение происходит внутри «яичника» губки.

Как правило, сперматозоиды губок лишены акросомы — структуры, которая у большинства других животных отвечает за проникновение спермия через мембрану яйцеклетки при оплодотворении. Вероятно акросома не нужна в тех случаях, когда ядро спермия попадает в яйцо путем фагоцитоза. У губки *Oscarella lobularis* спермин все же имеют акросому, что может свидетельствовать о существовании у этого вида обычного способа оплодотворения яйцеклетки. Впрочем, детали процесса размножения *O. lobularis* неизвестны.

Зигота претерпевает полное и равномерное дробление. Однако взаимное расположение образующихся бластомеров варьирует у разных видов губок. Весьма разнообразны и развивающиеся из зародыша личинки. Они носят названия целобластула, амфибластула, паренхимула и трихимелла. Личинка **целобластула** характерна для известковых губок, например видов рода *Clathrina* (Calcinea). Целобластула представляет собой полый шар, стенка которого состоит из одного слоя жгутиковых клеток. Пока личинка ведет планктонный образ жизни, некоторые ее клетки теряют жгутики, становятся амeboидными и мигрируют в бластоцель, так что он, в конце концов, полностью заполняется клетками. Полая целобластула превращается в лишенную полости стерробластулу.

Личинка **амфибластула** встречается у других известковых губок, например *Grantia*, *Sycon* и *Leucosotenia* (Calcaronea). Амфибластула представляет собой полый шар, состоящий из клеток двух типов: жгутиковых клеток на переднем полюсе личинки и безжгутиковых клеток с зернистой цитоплазмой на заднем полюсе. Когда личинка еще находится в мезохиле материнского организма, все жгутики обращены в бластоцель, однако между «зернистыми» клетками на заднем полюсе личинки вскоре образуется отверстие, через которое она выворачивается наизнанку. После инверсии жгутики оказываются на наружной поверхности личинки, которая таким образом приобретает способность плавать с

их помощью. На этой стадии личинка покидает материнский организм. Инверсия имеет место у тех губок, яйца которых образуются из хоаноцитов: после оплодотворения клетки делятся так, словно они должны образовать новые жгутиковые камеры, внутрь которых направлены жгутики. Обыкновенные губки *Oscarella*

и *Plakina* тоже имеют в развитии личинку типа амфибластулы, но она образуется вторично, уже после стадии паренхимулы.

Личинка **паренхимула** характерна для большинства обыкновенных губок. В этом случае зародыш развивается непосредственно в стерробластулу — клеточную массу без внутренней полости. Наружный слой в основном состоит из жгутиковых клеток, между которым изредка попадаются клетки, лишенные жгутиков и содержащие в цитоплазме множество везикул. Внутри личинки находятся дифференцированные клетки многих типов: склероциты, колленциты, пинакоциты, даже жгутиковые камеры, а также археоциты. Таким образом, паренхимулу в какой-то степени можно считать «почти готовой» молодой губкой, специализированной для плавания.

Личинка **трихимелла** — типичная стадия развития стеклянных губок. Трихимелла представляет собой стерробластулу с пояском жгутиковых клеток по экватору. Внутри она заполнена клетками, содержащими желток, склероцитами (со спикулами), клетками других типов и даже жгутиковыми камерами.

Все личинки губок лецитотрофны и, следовательно, живут относительно недолго. Как правило, выход личинок стимулируется светом и обычно происходит на рассвете. По истечении определенного периода, продолжительность которого варьирует от нескольких часов до нескольких дней, личинки оседают и начинают ползать по дну в поисках подходящего места для прикрепления. Обнаружив такое место, личинка прикрепляется, претерпевает метаморфоз и превращается в молодую губку. Ее строение несколько отличается у разных губок и определяется типом личинки. Поскольку метаморфоз сопровождается перегруппировкой клеток с образованием более или менее четко выраженных пластов, его часто сравнивают с гастрულიей у других многоклеточных. Однако и погружение клеток в полость личинки, что имеет место у многих губок при формировании стерробластул, также можно считать своего рода гастрულიей.

Непосредственно перед метаморфозом целобластулы, которая к этому моменту уже превратилась в стерробластулу, ее клетки дедифференцируются и образуют сплошную массу тотипотентных клеток. После прикрепления клеточная масса расплывается по субстрату. Клетки, расположенные на ее поверхности, дают начало пинакодерме, а залегающие более глубоко дифференцируются и дают начало всем остальным типам клеток, характерным для губок. В процессе перераспределения внутренних клеток щелевидные просветы между ними постепенно объединяются, образуя атриум.

Амфибластула оседает на субстрат и прикрепляется к нему передним, несущим жгутики концом. После прикрепления жгутиковые клетки теряют жгутики, мигрируют внутрь и образуют внутренние части губки. «Зернистые» клетки дают начало пинакодерме. Когда молодой организм начинает активно функционировать и питаться, он представляет собой миниатюрную асконоидную губку. Эта стадия называется **олиптус**.

Метаморфоз личинок, относимых к паренхимулам, протекает немного по-разному у разных видов. Обычно после прикрепления личинки ее внутренние клетки дифференцируются и перераспределяются. Из них образуется большая часть тела губки, если не вся она целиком. Естественно возникает вопрос: какова судьба жгутиковых клеток личинки в теле молодой губки? У вида *Mycale contarenii* жгутиковые клетки, как и следовало ожидать, превращаются в хоаноциты. У других видов (например, у некоторых пресноводных губок, а также у *Microciona prolifera*) жгутиковые клетки фагоцитируются археоцитами и соответственно не входят в число клеток, принимающих участие в формировании тела молодой губки. В любом случае, прежде чем приобрести лейконоидную организацию, молодая, только что претерпевшая метаморфоз губка часто характеризуется асконоидным

или сиконоидным строением, но имеет при этом толстые стенки. Ювенильные губки, находящиеся на этой стадии развития, носят название **рагон**.

В умеренных широтах губки живут от одного года до нескольких лет. Представители многих тропических видов (а также, возможно, глубоководные губки) могут жить очень долго, до 200 лет и более. Некоторые губки начинают размножаться половым путем только по достижении ими возраста в несколько лет, в то время как другие приступают к размножению в возрасте 2 или 3 недель. Некоторые коралловые губки (*Sclerospongia*) растут очень медленно, давая прирост около 0,2 мм в год. Если эта скорость роста постоянна, то возраст коралловых губок диаметром 1 м может достигать 5 000 лет.

### **Филогения Porifera**

Первые свидетельства в палеонтологической летописи о трех главных таксонах ныне живущих губок — Hexactinellida, Demospongiae и Calcarea — датированы кембрийским или ордовикским периодом. Две группы вымерших организмов — Archaeocyatha (кембрий) и Stromatoporida (от ордовика до мелового периода) также часто считаются губками. Представители таксона Archaeocyatha имели пористый известковый скелет в форме перевернутого полого конуса с радиальными септами и двойной стенкой. Представители Stromatoporida напоминали современных коралловых губок (*Sclerospongiae*). Они тоже обладали массивным базальным известковым скелетом с внутренними трубками, но в отличие от *Sclerospongiae* у них не было кремнеземных спикул. Губки, входящие в группу Sphinctozoa (в основном от ордовика до триаса), имели пористый известковый скелет с кольчатыми перетяжками, напоминающий нитку бус. Изучение современной реликтовой сфинктозойной губки *Vaceletia crypta*, относящейся к этому же таксону, позволяет сделать вывод о том, что мягкие ткани вымерших Sphinctozoa находились внутри скелета. Черты сходства в строении тканей *Vaceletia crypta* и обыкновенных губок дают основание относить эту губку к Demospongiae. Представители Archaeocyatha, Sphinctozoa, Stromatoporida, а также древние Demospongiae в кембрийских и мезозойских морях играли большую роль в образовании рифов. Это заставляет некоторых спонгиологов полагать, что основными тенденциями в эволюции губок были редукция присущих этим древним формам массивных скелетов, из которых формировались рифы и замена их скелетами из спикул. Низкая скорость роста ныне живущих губок с массивными скелетами по сравнению со скоростью роста кораллов могла быть причиной эволюционного заката рифообразующих губок. Этой гипотезе, однако, противоречит тот факт, что хоанофлагелляты, возможно, имеющие с губками общего предка, строят свой скелет из спикул, состоящих из двуоксида кремния. Систематика губок весьма противоречива даже в тех случаях, когда речь идет о таксонах самого высокого уровня. В последнее время коралловых губок (ранее самостоятельный таксон *Sclerospongiae*) включают в группу Demospongiae, что нашло отражение и в данной книге. Недавно было также предложено выделить два подтаксона — Symplesma (Hexactinellida) и Cellularia, поскольку это формально отражает существенную разницу между синцитиальной организацией Hexactinellida и клеточным строением Calcarea и Demospongiae.

### **Вопросы самоконтроля**

1. Какой план строения характерен для многоклеточных животных?
2. Какие процессы называются онтогенез и филогенез, есть ли у них схожесть?
3. Какие теории возникновения многоклеточных наиболее популярны, в чем их суть?
4. Особенности строения Porifera, основные таксоны.
5. Placozoa считаются наиболее примитивными многоклеточными, почему?

## **5-ТЕМА: EUMETAZOA (НАСТОЯЩИЕ МНОГОКЛЕТОЧНЫЕ). ТИПЫ CNIDARIA (КИШЕЧНОПОЛОСТНЫЕ) И STENOPHORA (ГРЕБНЕВИКИ)**

### **План:**

1. Характерные признаки Eumetazoa
2. Основные характерные признаки представителей типа Cnidaria
3. Класс Hydrozoa - гидроидные полипы
4. Класс Scyphozoa - сцифоидные медузы
5. Класс Anthozoa – коралловые полипы
6. Тип Stenophora (Гребневики)

### **Характерные признаки Eumetazoa**

Маргинальное положение губок и пластинчатых в животном мире в значительной степени связано с отсутствием у них кишки, мышц и нервов. Все эти особенности заставляют выделять губок и пластинчатых в таксон Parazoa. Его сестринский таксон — Eumetazoa — включает всех остальных животных.

Ткани и органы Eumetazoa - кишка, нервная система, мускулатура, гонады — расположены в том или ином порядке вдоль одной или нескольких ориентированных определенным образом осей тела. Этим Eumetazoa отличаются от губок, функциональные элементы которых — водоносная система и клетки мезохила — равномерно распределены по всему телу.

Свойственная Eumetazoa более высокая степень дифференциации по сравнению с губками проявляется не только на анатомическом уровне (в их теле можно выделить отличающиеся друг от друга части — органы), но и на тканевом и клеточном уровнях. Eumetazoa унаследовали от предков соединительную ткань, однако в процессе эволюции приобрели также эпителиальную ткань, которая позволила изолировать друг от друга внутренние отделы тела и осуществлять в них физиологическую регуляцию. Более того, некоторые эпителии дали начало мышечной и нервной тканям. Наличие всех этих тканей позволило представителям Eumetazoa в процессе последующей эволюции стать крупными, подвижными, сложно устроенными организмами. В этой главе речь пойдет об этих и других эволюционных новоприобретениях Eumetazoa.

Эпителиальная ткань — ключевое новшество, позволившее животным достичь невероятного разнообразия. Эпителий — это слой клеток, покрывающий поверхность тела и выстилающей внутренние полости. Он отделяет внешнюю среду от внутренней среды организма или отграничивает друг от друга внутренние отделы тела, имеющие разный химический состав. Кожа, выстилка кишки и многих других полостей тела — образования, которые представляют собой эпителии.

Эпителии играют важнейшую роль в физиологической регуляции внутренних внеклеточных отделов тела, например полости кишки. Организм настоящего многоклеточного животного — это совокупность изолированных компартментов. В каждом из них поддерживается определенный химический состав, связанный со специфической функцией данного конкретного компартмента. В желудке необходима иная химическая среда, нежели в кишечнике, а перикардальная полость должна отличаться от полости сердца. При независимой регуляции разные отделы могут в большей или меньшей степени специализироваться на выполнении определенных функций, что ведет в процессе эволюции к дальнейшему усложнению организмов. Такое разделение труда способствует поддержанию гомеостаза, который в конце концов позволил животным покинуть моря и колонизировать пресные воды и сушу — местообитания, требующие гораздо более сложной физиологической регуляции.

Функции эпителия базируются на четырех основных особенностях: его клетки образуют непрерывный слой, имеют апикально-базальную полярность, подостланы базальной пластинкой и соединены межклеточными контактами. Первая особенность эпителия — непрерывность — необходима для поддержания различной химической среды в прилегающих друг к другу участках тела (компартаментах).

Эпителий, одевающий тело настоящего многоклеточного животного, называется **эпидермисом**. Основная функция эпидермиса — барьерная. Изолируя тело от окружающей среды, эпидермис делает возможным внутреннюю регуляцию и поддержание гомеостаза.

**Кишка** (еще одно эволюционное новоприобретение Eumetazoa) — это выстланная эпителием полость внутри тела, специализированная на переваривании пищи и всасывании продуктов пищеварения. Почти все Eumetazoa имеют внутренний пищеварительный канал, который открывается наружу **ротовым отверстием**. Эпителий, выстилающий полость кишки, называется **гастродермисом**. Он граничит с эпидермисом в области рта.

**Полость кишки** изолирована от окружающей среды, что делает возможным питание крупными пищевыми объектами. Для большинства представителей Eumetazoa характерно **внеклеточное пищеварение**, которое и осуществляется в просвете кишечника. Для переваривания одного и того же количества пищи животным с внеклеточным пищеварением требуется меньшая площадь поверхности кишки, чем животным, у которых пища переваривается внутриклеточно. В процессе внеклеточного переваривания пищи секреторные клетки гастродермиса выделяют ферменты в просвет кишки. В этом ограниченном пространстве ферменты расщепляют (гидролизуют) пищу на мелкие частицы и молекулы, после чего другие клетки гастродермиса адсорбируют их.

Однако поглощение питательных веществ зависит от площади поверхности, где происходит всасывание. Всасывающая поверхность кишки у представителей Eumetazoa, как правило, велика. Часто это достигается за счет образования ветвей кишечника или складок на его стенке. У представителей нескольких таксонов Eumetazoa кишка также выполняет функции циркуляторной системы, обеспечивающей транспорт питательных и других веществ. Благодаря работе ресничек гастродермиса или связанных с ним мышц содержимое кишки в процессе переваривания постоянно перемешивается и транспортируется (иногда на значительные расстояния) к тканям и органам тела, где и происходит всасывание питательных веществ.\*

**Соединительная ткань** представляет собой особый компартмент в теле животного. Он расположен между эпидермисом и гастродермисом и может быть тонким или же весьма толстым. Иногда он образован только базальными пластинками эпидермиса и гастродермиса, а иногда к этим двум пластинкам добавляется менее структурированный ВКМ, который носит название **ретикулярного слоя**. Последний обычно содержит клетки разных типов, в том числе и фибробласты, которые секретируют его белковые компоненты. В целом все это образование несколько напоминает мезохил губок.

По определению, **соединительная ткань** обязательно включает и ВКМ, и клетки. Если клетки отсутствуют, то мы говорим не о соединительной ткани, а просто о слое ВКМ. Тем не менее этот средний слой тела скорее всего гомологичен у всех животных. Возможно, его стоило бы всегда называть компартментом соединительной ткани, даже если он формально не подпадает под точное определение ткани этого типа. Если мы соглашались с таким подходом, то компартментом соединительной ткани следует называть следующие структурные элементы тела: у губок — мезохил, у Placozoa — не имеющую названия полость, содержащую волокнистый синцитий; у эмбрионов Metazoa — бластоцель. Компартментом соединительной ткани у Hydra и актиний (Cnidaria) и гребневиков (Stenophora) является мезоглея, а соответствующий компартмент у высших животных просто называют соединительной тканью.

Подвижные амeboидные клетки, возникающие в эпителии и мигрирующие в бластоцель зародыша, называются **мезенхимой**, или мезенхимными клетками. Однако не существует какого-то одного термина, который обозначал бы все клетки, встречающиеся в компартменте соединительной ткани взрослых животных. Их называют просто «клетками соединительной ткани» или даже «мезодермальными клетками». Тем не менее мало кто из зоологов назовет мезодермой, скажем, клетки мезохила губок. Термин мезодерма обычно обозначает только клетки среднего слоя тела, которые образуются в определенном, хорошо идентифицируемом зародышевом слое, а именно в энтодерме.

Для многоклеточных животных характерны скелеты, имеющие тканевую природу. Скелетом может быть любая структура, которая позволяет телу сохранять определенную форму, поддерживает его, иногда выполняет защитную функцию и передает усилия, возникающие при сокращении мышц. Экзоскелет, например кутикула насекомого, находится на поверхности тела, а эндоскелет, например скелет губок, построенный из спикул, которые формируются клетками соединительной ткани, или кости позвоночных, — внутри тела. Представители Eumetazoa используют возможности обоих типов скелетов, в том числе своеобразную разновидность эндоскелета — заполненные жидкостью полости в теле животного.

Подвижность — характерное свойство животных. Даже те животные, которые проводят всю жизнь прикрепившись к скалам и другим объектам, например актинии, устрицы и морские желуди, могут совершать движения определенными частями тела. Даже взрослые губки в ограниченной степени способны к перемещению. Для движения животные используют две принципиально различные структуры: реснички и мышцы.

Все подвижные животные используют мышечные сокращения, даже если основная движущая сила генерируется ресничками. Удлинение и укорачивание тела или его части — это простая форма движения, которая обычно связана с изменением диаметра тела. Если тело или конечность удлиняются или укорачиваются только с одной стороны, то они сгибаются. Это позволяет сидячим животным, например актиниям, вытягиваться вверх, изгибаться по направлению к пище или втягиваться, защищаясь от хищников. Маленькие подвижные Eumetazoa, например личинки актиний, плавают за счет ресничек, но также могут сгибаться, а значит, поворачивать, используя мышечные сокращения. Это может показаться удивительным, но способность направленно поворачивать при движении вперед впервые появилась только у Eumetazoa. Вспомните, как «неуклюже» изменяет направление движения плывущая инфузория-туфелька, у которой отсутствуют мышцы, ответственные за поворот. Характерная для нее «реакция избегания» требует остановки и движения назад. Только после этого совершается поворот за счет биения ресничек и возобновляется движение вперед, но уже в новом направлении.

Движение, обусловленное сокращением всего тела у многоклеточных животных, стало возможным только после появления у них в процессе эволюции мышечных волокон — актиновых и миозиновых филаментов, расположенных по отношению друг к другу определенным образом. Сначала они залегали в базальной части эпителиальных клеток, которые несут и другие функции, помимо сокращения. Такие **эпителиально-мышечные клетки** характерны для гидры, актиний и некоторых других кишечнополостных, а также изредка встречаются у представителей и других таксонов Eumetazoa. Миоэпителиальные клетки похожи на эпителиально-мышечные, но их апикальные отделы укорочены и не выходят на поверхность эпителия. **Миоэпителиальные клетки** содержатся, например, в потовых и молочных железах, а также в радужной оболочке глаза человека. Настоящие мышечные клетки — **миоциты** — потеряли признаки эпителиальных клеток и переместились из эпителия в компартмент соединительной ткани. Они предназначены для выполнения единственной функции — сокращения.

Чтобы быстро реагировать на внешние стимулы, животные должны координировать движения своего тела. Это достигается благодаря согласованной работе мышц. Средством, позволившим решить такую задачу, стали дифференциация и последующая эволюция нейронов (нервных клеток). Эти процессы совершались одновременно и параллельно с формированием мышц и других эффекторов. **Нейроны** реагируют на стимулы и передают информацию в виде быстрой волны деполяризации (нервного импульса) по мембране нейрона (аксона) к клеткам и тканям мишеням (эффекторам). Основой для возникновения специализированных нейронов оказалась способность всех клеток регулировать концентрацию ионов по обе стороны от клеточной мембраны, в результате чего возникает разность в электрическом заряде на наружной и внутренней поверхностях мембраны (поляризация). Возникший электрический потенциал

измеряется и выражается в милливольтках. Нервный импульс (потенциал действия) представляет собой всего лишь утрату этой разности зарядов, т.е. деполяризацию мембраны, распространяющуюся по всей ее протяженности.

Когда потенциал действия достигает конца нейрона, он может быть передан следующему нейрону или непосредственно эффектору, например мышце, одним из двух способов. Если эти две клетки соединены щелевым контактом, потенциал действия передается второй клетке беспрепятственно и без временной задержки. Такие клетки образуют, электрическую пару. Если между клетками нет щелевого контакта, потенциал действия проводится за счет выделения первой клеткой химического нейротрансмиттера, который в результате диффузии по межклеточному пространству передается второй клетке. После короткой задержки на реализацию диффузии нейротрансмиттер инициирует новый потенциал действия у второй клетки. Такой химический контакт между двумя клетками называется **синапсом**. \*\*

Приобретение клетками способности выделять нейротрансмиттеры, например ацетилхолин или серотонин, и проводить потенциал действия предшествовало возникновению нейронов. Имеющиеся данные говорят о том, что нейроны, подобно миоцитам, образовались из эпителиальных клеток и затем переместились в компартмент соединительной ткани. Некоторые нейроны — поверхностно расположенные чувствительные клетки — остались в эпителии и сохранили признаки эпителиальных клеток. Другие расположились в основании клеточного пласта, образовали длинные отростки и стали связывать эффекторы с сенсорными клетками. Нейроны имеют два свойственных только им признака: во-первых, они сильно вытянуты в длину, что позволяет им проводить сигналы на значительные расстояния, и, во-вторых, они организованы в сети и своего рода электрические цепи, что в последующем сделало возможным возникновение центров обработки и распределения информации.

Тело представителей Eumetazoa дифференцировано на функционально специализированные части — структуры, служащие для захвата пищи, рот, кишку, гонады и другие органы. Совокупность этих частей, которую называют телом животного, представляет собой единую функциональную единицу. Тело окончательно формируется к концу периода индивидуального развития, когда образуется ювенильный организм. Дальнейшие изменения могут происходить за счет двух различных способов роста.

Если ювенильный организм растет только за счет общего увеличения размеров тела, он вырастает в крупную **одинокую взрослую особь**, или **унитарный организм**. Однако ювенильный организм может лишь немного увеличиться, а затем приступить к копированию самого себя путем вегетативного размножения (почкования). Если дифференцированные почки не отделяются от исходной особи, то рост происходит за счет добавления новых функциональных единиц, или модулей, каждый из которых похож на ювенильную особь и называется **зооидом**. Рост за счет добавления зооидов называется **модульным ростом**. Он приводит к образованию колонии.

Хотя и одиночный, и модульный рост ведут к образованию крупного тела, рост одиноких организмов сопровождается не пропорциональным, или **аллометрическим**, увеличением площади поверхности определенных участков тела: жабр, органов захвата пищи, выстилки кишки и т. п. В противном случае области тела, отвечающие за транспорт питательных веществ и газообмен, не справлялись бы с требованиями, которые налагает на них быстрое увеличение объема тела.

Модульный рост колониальных организмов, напротив, является пропорциональным, или **изометрическим**. При этом сохраняется характерное для мелкой ювенильной особи благоприятное отношение площади поверхности к объему ( $S:V$ ). Относительно большая площадь поверхности сохраняется потому, что рост происходит за счет добавления мелких зооидов, у каждого из которых соотношение  $S:V$  велико. Характерные для колониальных организмов большая площадь поверхности тела, разбросанные по телу многочисленные рты и органы захвата пищи, как и небольшой размер

зооидов, создают предпосылки для питания взвешенными в воде частицами (или фотосинтеза). Напротив, сопряженное с ростом увеличение кишки у унитарных организмов является адаптацией для питания крупной добычей. Одиночные животные тоже могут питаться взвешенными в воде частицами, но только в том случае, если площадь поверхности тех участков тела, которые участвуют в захвате пищевых частиц, увеличена.

Одиночный рост обычно характерен для подвижных организмов, которые для передвижения используют мускулатуру всего тела, хотя среди одиночных животных есть и такие, которые ведут практически прикрепленный образ жизни, например актинии. Крупное тело и мышечный способ локомоции в свою очередь требуют сложной нервной системы, которая может обеспечить получение необходимой информации с помощью сенсорных структур, интеграцию организма и контроль за совершаемыми движениями. Напротив, колониальные животные с мелкими зооидами и многочисленными осями тела обычно являются сидячими и прикрепленными организмами, хотя есть и подвижные формы. Плавающие колонии, например португальский военный кораблик, обычно являются планктонными формами, перемещающимися по воле ветра и течений. По локомоторной способности такие колонии не могут сравниться с унитарными организмами того же размера.

Рост и сопровождающее его усложнение организации у одиночных животных, как правило, осуществляются вдоль одной первичной оси тела, направление которой обычно совпадает с осью кишки. Колонии же часто растут в нескольких направлениях, и только в редких случаях одна из осей роста соответствует положению кишки ювенильной особи до начала почкования. Колония с модульным ростом может иметь вид плоского «коврика», от которого поднимаются зооиды, или же столона либо сети столон, несущих зооиды. Иногда сами связанные друг с другом зооиды образуют весьма разнообразные по форме конструкции: обширные сети, пучки, плотные корки и т.п. Поскольку модульный рост напоминает рост растений, многие колониальные организмы похожи на растения. Их можно легко перепутать с водорослями или мхами.

Модульный рост часто приводит к образованию крупного организма, однако структурная сложность его организации не превышает сложность отдельного зооида. Тем не менее некоторые колониальные животные достигли определенного уровня дифференцировки и функциональной интеграции. В этих редких случаях, например у португальского военного кораблика, дифференцировка осуществляется вдоль единственной оси колонии, так что последняя по этому признаку напоминает одиночную особь. Дифференцировка при модульном росте достигается за счет специализации зооидов, что приводит к их **полиморфизму**: зооиды отличаются друг от друга своим строением и функциями. Такие полиморфные зооиды сопоставимы со специализированными органами одиночного организма. Возникновение полиморфизма у колониальных форм — еще один пример реализации последовательности «репликация — специализация — интеграция», которая лежит в основе усложнения организации животных в процессе эволюции.

Как одиночные, так и колониальные животные способны к регенерации после повреждения тела. Однако унитарный организм до завершения регенерации может быть целиком «выведен из строя», если поврежден один из каких-либо жизненно важных органов. Напротив, у колонии, состоящей из многочисленных функционально сходных модулей, повреждение какой-то их части менее существенно, поскольку неповрежденные зооиды продолжают нормально функционировать. Одним из следствий такого различия является то, что колониальные животные обычно выживают после того, как их частично выедают хищники, в то время как одиночные животные после встречи с хищником, как правило, погибают.

### **Основные характерные признаки представителей типа Cnidaria**

Ярко окрашенные Cnidaria (книдарий, или стрекающие) с присущим им радиальным расположением органов можно сравнить с цветами, только украшают они моря и океаны. Лишь немногие представители этой группы (например, всем известная *Hydra*) освоили



пресные водоемы. К группе Cnidaria принадлежат как полипы — изящные пресноводные гидры, разноцветные актинии, скульптурные мадрепоровые кораллы, веерообразные горгонарии, ветвистые гидроиды, так и медузы, чьи полупрозрачные пульсирующие колокола напоминают бесплотные сердца.

Многие книдарий (достаточно вспомнить кораллы) образуют колонии, которые характеризуются модульным ростом. Размеры колоний достигают нескольких метров. Одиночные особи также могут быть весьма крупными, например медуза *Cyanea capillata* (до 2 м в диаметре) или актиния *Stichodactyla mertensii* с Большого Барьерного рифа в Австралии (1,25 м в поперечнике). Мадрепоровые кораллы с их массивными скелетами и фотосинтезирующими зооксантеллами — основа сообщества кораллового рифа, одной из самых удивительных экосистем на Земле. По количеству обитающих на них видов животных коралловые рифы немного уступают лишь тропическим лесам, однако по яркости красок, интенсивности биологических процессов, а также количеству представленных таксонов рифы дадут тропическим лесам сто очков вперед. На коралловых рифах разнообразие Cnidaria наиболее велико, но они также повсеместно распространены в морях на небольших глубинах, где прикрепляются к подводным предметам, зарываются в грунт или, будучи планктонными формами, парят в толще воды. Известно около 10 000 видов стрекающих, из них всего 20 — пресноводные. Долгое время книдарий (иногда вместе с гребневиками) называли кишечнополостными (Coelenterata), но теперь большинство зоологов не принимает это название. Ископаемые Cnidaria известны с докембрия, а начиная с кембрия их палеонтологическая летопись становится богатой и разнообразной.

Под личиной нежных и изящных созданий таятся беспощадные хищники: книдарий ловят и обездвиживают добычу и отпугивают агрессоров посредством жгучих или клейких нитей, выстреливаемых уникальными специализированными клетками — книдоцитами. Пострадавшему человеку кажется, что в его тело впились раскаленные иголки — ощущение, напоминающее ожоги крапивы. Это растение и дало название группе Cnidaria (от древнегреч. *cnid* — крапива). Обжигающие «укусы» книдарий, как правило, смертельны для жертвы. Соприкосновение с ядовитыми кубомедузами и некоторыми другими видами может оказаться фатальным даже для людей, хотя чаще всего ожоги, вызываемые книдариями, приводят лишь к легкому раздражению кожи.

Мешкообразное тело типичного представителя Cnidaria похоже на гастралу: стенка тела ограничивает выполняющую функцию кишки **гастральную полость**, или целентерон, которая открывается наружу ртом, окруженным одним или несколькими венчиками **щупалец**. Органы чувств, когда они есть, сосредоточены у оснований щупалец.

Тело представителей Cnidaria **радиально-симметрично** относительно одной **орально-аборальной** оси. Эта ось проходит через оральный конец тела, на котором располагается рот, и противоположный ему, аборальный конец. Организм называется радиальносимметричным, если разрез вдоль оси симметрии по любому диаметру дает зеркальные половинки, т.е. дифференцированные части (например, лепестки ромашки или щупальца актинии) располагаются вокруг оси по радиусам и равномерно распределены по всей окружности. Органы чувств и щупальца радиально-симметричных животных обращены во все стороны и, как расставленные вокруг крепости часовые, готовы предупредить любое нападение. Радиальная симметрия полезна, если обильные, но рассеянные в пространстве ресурсы (свет, планктон, а в случае цветов — насекомые-опылители) или опасность могут с одинаковой вероятностью появиться с любой стороны. Следовательно, радиальная симметрия полезна и большинству книдарий: ведь они не ищут добычу активно, а питаются лишь теми животными, которых принесло течением или которые случайно подплыли к ним слишком близко.

Две разные морфологические формы книдарий — медуза и полип — часто чередуются в одном жизненном цикле. **Полип** похож на цветок: цилиндрический удлинённый стебелек — **тело полипа** возвышается над аборальным **педальным диском** (подошвой). На противоположном конце «стебелька» расположен **оральный диск**, в центре

которого находится **манубриум**, или гипостом, — возвышение, несущее рот. По краю орального диска расположен венчик щупалец. Педальный диск и тело полипа (но не оральный конец) могут выделять хитиновый экзоскелет — **перидерму**, которая обеспечивает полипу защиту и прикрепление к субстрату. Как правило, полипы — прикрепленные, сидячие, бентосные животные с обращенным вверх ртом.

**Медуза** имеет форму зонтика или колокола. Оральная поверхность (диск) называется **субумбреллой**, а противоположная, аборальная сторона — **эксумбреллой**. Рот находится на кончике подвижного выроста — манубриума, похожего на слоновий хобот. Щупальца отходят от края колокола и окружают рот. Обычно медузы плавают за счет пульсации колокола; их рот обращен при этом вниз. «Студенистость» медуз связана с сильным развитием соединительной ткани (мезоглеи), толстый слой которой обеспечивает плавучесть. Тонкая мезоглея полипов часто образована лишь базальными пластинками эпидермиса и гастродермиса.

Стенка тела книдарий состоит из трех слоев, образованных разными тканями: наружного эпителия, или **эпидермиса**; внутреннего эпителия, или **гастродермиса**, выстилающего гастральную полость и соединяющегося с эпидермисом в районе рта; **мезоглеи** — студенистого внеклеточного матрикса, залегающего между двумя эпителиальными слоями. Мезоглея, напоминая мезохил губок, часто содержит амeboидные клетки и поэтому может считаться соединительной тканью, хотя большая часть клеток тела книдарий все же приурочена к эпителиям. Как эпидермис, так и гастродермис содержат книдоциты, а также мышечные, нервные, железистые, интерстициальные и ресничные клетки, но специфические функции этих клеток могут различаться в зависимости от их принадлежности к тому или иному эпителию. Чувствительные клетки приурочены к эпидермису, половые клетки — к гастродермису.

Многие представители Cnidaria образуют колонии, которые могут состоять из зооидов-полипов, зооидов-медуз (медузоидов) или зооидов обоих типов. Некоторые крупные таксоны (кораллы, гидроидные полипы, сифонофоры) представлены главным образом колониальными видами. Почти бесконечное разнообразие колоний можно свести к трем основным типам: столоний, колоний с ценосарком и ветвящиеся колонии.

**Столонийная колония** похожа на ус земляники. Она состоит из распластанного по субстрату и прикрепленного к нему столона (неразветвленного или ветвящегося в одной плоскости), от которого через определенные промежутки отходят вертикальные неветвящиеся зооиды. **Столон** — это трубкообразный вырост стенки тела, куда заходит гастральная полость; обычно столон одет перидермой. Большинство видов, для которых характерен столонийный тип колоний, представлены мелкими и незаметными формами.

У некоторых колоний зооиды отходят от поверхности сплошной, имеющей тканевую структуру массы, называемой **ценосарком**. Ценосарк соединяет зооиды и обеспечивает прикрепление колонии к субстрату. Перидерма локализована только в нижней, соприкасающейся с субстратом поверхностью ценосарка; мадрепоровые кораллы вместо перидермы выделяют минеральный скелет. Внешний вид ценосарка варьирует от тонкой, напоминающей мембрану пленки, как, например, у *Hydractinia* и большинства мадрепоровых кораллов, до толстой мясистой массы, в которую зооиды погружены почти полностью, за исключением оральных концов, что характерно для мягких кораллов *Alcyonacea*. Между верхней и нижней поверхностями ценосарка, одетыми эпидермой, залегает сеть полых, выстланных гастродермой трубок — **гастродермальных каналов** (часто их называют **солениями**). Пронизывая мезоглею, они связывают гастральные полости зооидов. Гастродермальные каналы напоминают столон, зажатые между верхним и нижним слоями своеобразного «сэндвича», на который похож ценосарк. Около поверхности колонии от гастродермальных каналов могут отпочковываться новые зооиды. Однако в отличие от столон гастродермальные каналы лишены эпидермиса и перидермы, они образованы лишь гастродермисом, ограничивающим просвет канала.

Описанные выше колонии имеют довольно простое строение: зооиды располагаются на столонах, как лампочки на рождественской гирлянде, или же поодиночке отходят от ценосарка. Когда зооиды закладываются не только на столонах и ценосарке, но и на других зооидах, образуются, как правило, гораздо более сложные, поднимающиеся вверх **ветвящиеся колонии**, напоминающие густую траву, отдельные кусты, а то и целые заросли кустарников, или перья птиц. В случае **почкования с ограниченным ростом** почкующегося полипа первый зооид вырастает до определенного предела, а затем на нем образуется чуть ниже венчика щупалец новый зооид. Полностью сформировавшись, он достигает той же длины, что и первый, но находится при этом выше него. Затем на втором зооиде образуется третий, и так, шаг за шагом, колония растет и поднимается над субстратом. Ветви такой колонии состоят из последовательно соединенных «сегментов», каждый из которых является телом одного зооида. Такое ветвление характерно для колоний некоторых гидроидных полипов, например *Obelia*, которые прикрепляются к субстрату столонами.

В отличие от колоний, формирующихся путем почкования с ограниченным ростом, у некоторых книдарий основу кустистой колонии составляет стебелек одного **аксиального (осевого) полипа**, который растет в длину более или менее неограниченно. Рот такого удлинённого аксиального полипа открывается на растущем конце, часто на значительном расстоянии от подошвы. По мере роста аксиального полипа на его удлиняющемся теле образуются «латеральные» зооиды. Они закладываются последовательно снизу вверх в зоне, расположенной под основанием щупалец, так что молодые зооиды оказываются ближе к оральному концу аксиального полипа, а более старые — ближе к его педальному концу. Иногда один из «латеральных» зооидов сам превращается в аксиального полипа: он удлиняется и на нем закладываются его собственные «латеральные» зооиды. Такое **аксиальное почкование** характерно для колоний многих групп книдарий, например кораллов «оленьи рога» (*Acropora cervicornis*), морских перьев (Pennatulacea), морских перьев рода *Renilla*, многих гидроидных полипов и сифонофор. Кустистые колонии с аксиальным почкованием прикрепляются к субстрату посредством столон или ценосарка.

По разнообразию скелетов полипы книдарий превосходят даже губок. Экзоскелет в виде тонкой кутикулы, представленной хитиновой перидермой, часто встречается у одиночных полипов и мелких колоний, однако гидры и большинство актиний его лишены. Мадрепоровые кораллы выделяют твердый известковый экзоскелет; у рифообразующих видов его диаметр может быть более 1 м, масса — до нескольких тонн. Горгонарии подобно губкам используют эндоскелет — залегающие в мезоглее известковые спикеры и роговые органические волокна. Иногда полипы, например крупный, высокий и изящный гидроидный полип *Tubularia*, поддерживают тело за счет осевого тяжа, образованного сильно вакуолизированными клетками. Актинии и некоторые полипы, включая обыкновенную гидру, не имеют твердого скелета. Единственный способ поддержания формы тела у таких организмов — это давление жидкости в гастральной полости, т.е. гидроскелет. Изредка полипы собирают инородные частицы (песчинки и обломки ракушек) и используют их для защиты или «укрепления» тела. Так поступают колониальные книдарии *Zoanthida*, транспортирующие собранные частицы в мезоглею. Обломки раковин, прикрепляющиеся у некоторых актиний к поверхности тела, тоже, вероятно, играют не только защитную, но и опорную роль.

У медуз опорную функцию выполняет лишь мезоглея. Она не только определяет общую форму тела, но и, будучи упругим гелем, возвращает исходную форму после деформации, вызванной сокращением мышц при плавании.

У книдарий существуют два принципиально различающихся варианта организации мускулатуры: один используется полипами, другой — медузами. Мышцы полипов представлены двумя слоями: эпидермальный мышечный слой обычно образован продольно ориентированными мышечными волокнами, а гастродермальный — кольцевыми. В функциональном отношении кольцевые и продольные мышцы выступают как

антагонисты. Мышечные волокна обоих слоев гладкие. Главный элемент мускулатуры медуз — кольцевая **корональная** поперечнополосатая мышца, расположенная под поверхностью субумбреллы. Ее антагонистом служит упругая мезogleя.

Мускулатура книдарий в основном представлена эпителиально-мускульными клетками эпидермиса и гастродермиса, однако у представителей Anthozoa и Scyphozoa некоторые из этих клеток покинули эпителиальные слои, погрузились в мезogleю и превратились в миоциты, «настоящие» мышечные клетки.

Нервная система книдарий состоит, как и у всех Eumetazoa, из поверхностно расположенных чувствительных нейронов, получающих информацию из окружающей среды; двигательных нейронов (мотонейронов), активирующих эффекторы (например, мышцы или книдоциты); вставочных нейронов (интернейронов), связывающих чувствительные нейроны и мотонейроны. Однако вставочные нейроны не только связывают рецепторы и эффекторы, но и образуют сети и ганглии, контролируя интенсивность и качество проведения сигнала. Этот контроль выражается в присущих книдариям рефlekсах и сложном поведении. Чувствительные нейроны книдарий, как правило, биполярны: на одном конце имеется рецепторный дендрит, на другом — передающий аксон. Вставочные нейроны и мотонейроны могут быть биполярными или мультиполярными. Мультиполярный нейрон обычно несет несколько дендритов и один аксон.

Связанные друг с другом нейроны книдарий образуют две сложные двухмерные **нервные сети**. Одна сеть залегает в основании эпидермиса, а другая — в основании гастродермиса. Пронизывающие мезogleю отростки нервных клеток связывают сети друг с другом. Связи между нейронами в пределах каждой сети осуществляются за счет синапсов. Нервная сеть похожа на карту города: импульсы могут распространяться по сети в любом направлении, как машины по городским магистралям. Это возможно потому, что синапсы некоторых нейронов проводят импульс в обоих направлениях (как улицы с двусторонним движением), а если какой-то синапс проводит импульс только в одном направлении, то обязательно есть другой, который проводит его в противоположном (как две улицы с противоположно направленным односторонним движением). Вызванные точечным стимулом импульсы обычно расходятся по сети, как круги по воде от брошенного камешка. Иными словами, для нервных сетей характерна **диффузная проводимость**.

Уникальная черта книдарий, определившая их эволюционную судьбу, — это наличие книдоцитов. **Книдоцит**, сенсорная и в то же время эффекторная клетка, играет ключевую роль в захвате добычи и защите. Внутри книдоцита находится **книда** (стрекательная капсула, книдоциста) — заполненная жидкостью мембранная капсула. Она содержит свернутую полую стрекательную нить, стенка которой является продолжением стенки капсулы. Когда книдоцит получает определенную стимуляцию, нить быстро выстреливается из капсулы наружу, выворачиваясь при этом наизнанку. В зависимости от типа книды выстреленная нить пронзает покровы жертвы (после чего в ранку поступают токсины), вызывая ощущение ожога, а иногда и паралич, приклеивается к добыче или субстрату, или же выполняет иные задачи. Книдоциты часто несут одну чувствительную ресничку, и, казалось бы, их можно считать независимыми сенсорно-эффекторными клетками. Как правило, книдоциты разбросаны по всему эпидермису, но их плотность особенно велика на щупальцах и других структурах, приспособленных для защиты или захвата добычи, в непосредственной близости от рта. Скопления книдоцитов в определенных участках гастродермиса помогают обездвижить проглоченную добычу.

Существуют три основных типа книд — нематоциты, спироциты и птихоциты, находящиеся соответственно в книдоцитах трех типов: нематоцитах, спироцитах и птихоцитах. Толстостенные **нематоциты** встречаются у представителей всех групп Cnidaria; на поверхности их вывернутой нити часто имеются шипы. Место, через которое выбрасывается нить из книдоцисты, может быть прикрыто откидной крышечкой — **оперкулумом** (Scyphozoa и Hydrozoa); когда она откидывается, нить «выскакивает» наружу, как чертик из табакерки. У Anthozoa место для выброса нити прикрыто тремя откидными

створками. Чувствительная ресничка нематоцита является механорецептором. Она может быть неподвижной и ригидной, и тогда называется **книдоцилем**, или, наоборот, подвижной, и входит в состав **ресничного конуса**. Все обжигающие и ядовитые книды относятся к нематоцистам, но есть и неядовитые нематоцисты, выполняющие иные функции. Всего описано по меньшей мере 30 типов нематоцист.

**Гастральная полость** представляет собой выстланный гастродермисом «мешок», который открывается наружу ртом. Гастральная полость крупных полипов часто разделена перегородками, увеличивающими площадь гастродермиса. Пищеварительная система медуз, возникающая в результате специализации отдельных участков единой гастральной полости, состоит из центрального **желудка** и отходящих от него **радиальных каналов**, которые в свою очередь впадают в проходящий по краю зонтика **кольцевой канал**. Соответственно она называется **гастроваскулярной системой**. У большинства полипов и медуз узкие ответвления пищеварительной системы заходят во все щупальца. Полость пищеварительной системы — многофункциональный компартмент, принимающий участие во внеклеточном пищеварении, распределении питательных веществ, выделении и размножении, а также играющий роль гидроскелета.

Питание хищных книдарий начинается, когда жертва касается щупалец или иных ловчих придатков. Выброшенные нити книд ранят и парализуют добычу, а иногда даже запускают процесс пищеварения, впрыскивая в пойманное животное протеолитические ферменты. Жидкость, истекающая из тела жертвы, стимулирует глотательные движения хищника: книдарий реагируют на аминокислоты (особенно глутатион) тем, что открывают рот и заталкивают внутрь прикрепленное к кончикам щупалец животное. Манубриум тоже может захватывать добычу, когда он длинный и подвижный, как хобот слона. Когда жертва проглочена, **железистые клетки** гастродермиса, продуцирующие ферменты, выделяют их (в основном протеазы) в пищеварительную полость, где пища переваривается внеклеточно до состояния питательного раствора и мелких частичек. Эпителиально-мускульные, половые и другие клетки гастродермиса фагоцитируют частицы и поглощают питательный раствор, циркулирующий по пищеварительной полости. В процессе внутриклеточного пищеварения расщепляются липиды и углеводы, а также завершается переваривание белков.

Как правило, внеклеточная фаза пищеварения занимает немного времени, а поглощение питательного раствора гастродермисом происходит за 8 —12 ч. Завершение стадии внутриклеточного пищеварения требует нескольких дней. Непереваренные остатки пищи, обычно скрепленные слизью в фекальную массу, выбрасываются наружу через рот.

У многих книдарий в клетках гастродермиса находятся симбиотические водоросли. Подобно некоторым пресноводным губкам некоторые виды пресноводных гидр, а также актинии (например, *Anthopleura*) содержат зеленые **зоохлореллы**, однако для большинства морских книдарийны желто-коричневые **зооксантеллы**. Зоохлореллы и зооксантеллы снабжают хозяев первичным продуктом фотосинтеза, иногда обеспечивая до 90 % их потребности в пище. В обмен симбиотические водоросли получают питательные вещества, CO<sub>2</sub> и «место под солнцем» — размещенную в благоприятных условиях освещенности среду обитания. Щупальца и стенка тела в целом представляют собой своего рода «жабры», через поверхность которых осуществляется газообмен. Ток воды около поверхности тела, создаваемый ресничными клетками эпидермиса, способствует этому процессу.

Книдарий обладают удивительной способностью заживать раны и регенерировать утраченные участки тела. Лишившись орального конца тела, *Hydra* восстанавливает рот и отращивает щупальца. Если живых актиний *Aiptasia pallida* анатомировать и закрепить булавками в препаровальной ванночке, а после наблюдений вернуть в аквариум, они залечат повреждения в течение нескольких дней. Медузы (а также планулы) тоже способны восстанавливать поврежденные и утраченные участки тела. Бесполое размножение широко распространено среди книдарий. Возможно, оно характерно для всех представителей этой группы и встречается как у полипов, так и у медуз, но более обычно для полипов.

Бесполое размножение может осуществляться в форме поперечного (редко) или продольного деления (часто), почкования и фрагментации. Anthozoa демонстрируют все формы бесполого размножения, полипы Scyphozoa образуют почки и делятся в поперечном направлении, а для полипов Hydrozoa характерно только почкование. Некоторые гидроидные медузы также способны делиться. Как правило, взрослые особи книдарий раздельнополы, но в некоторых таксонах (например, среди мадрепоровых кораллов) встречаются гермафродитные виды. Половые клетки имеют энтодермальное происхождение. Они обычно дифференцируются и растут в гастродермисе, и лишь у некоторых Hydrozoa позднее мигрируют в эпидермис. Зрелые особи выметывают половые продукты в воду, где происходит оплодотворение (наружное оплодотворение — примитивная черта). В результате полного дробления зиготы формируется бластула. В процессе гастрюляции у зародыша образуются эктодерма и энтодерма, которые позднее превращаются соответственно в эпидермис и гастродермис. Бластоцель замещается мезоглеей, а бластопор (когда он есть) становится ртом и анусом одновременно. У всех Cnidaria гастрюляция, осуществляющаяся в виде инвагинации или ингрессии, протекает на анимальном полюсе зиготы в отличие от высших билатеральных животных, у которых этот процесс всегда реализуется на вегетативном полюсе.

Дальнейшее развитие приводит к образованию планктонной личинки — **планулы**. Она покрыта ресничным эпидермисом, а в клетках гастродермиса часто содержится большое количество желтка. Удлиненно-овальная планула плавает аборальным (вегетативным) концом вперед. После недолгого планктонного периода она оседает на дно, прикрепляется аборальным концом к субстрату и превращается в молодую особь.

Особенности развития современных коралловых полипов (Anthozoa) позволяют предполагать, что примитивный жизненный цикл предковых форм книдарий включал две стадии — стадию обитавшего на дне и прикрепленного к субстрату взрослого полипа и планктонную личинку — планулу, которая превращалась в молодого полипа. У коралловых полипов встречаются как планктотрофные, так и лецитотрофные личинки, причем последние часто снабжены большим количеством желтка. Планулы некоторых Anthozoa содержат зооксантеллы. Эти трофические адаптации позволяют планулам многих коралловых полипов существовать на личиночной стадии достаточно долго, чтобы успеть расселиться на большие расстояния. Напротив, все личинки Scyphozoa и Hydrozoa — лецитотрофные и, как правило, не содержат зооксантелл, поэтому их личиночная жизнь коротка, а возможность широкого расселения ограничена. Вероятно, именно поэтому в группах Scyphozoa и Hydrozoa появилась медуза — новое планктотрофное поколение, образующееся в результате почкования полипа.

Вклинившись в жизненный цикл между полипом и планулой, медуза не только обеспечивает широкое расселение, но также берет на себя функцию полового размножения, которую до этого выполнял полип. Так как медуза самостоятельно питается, она сама обеспечивает энергетические затраты на половое размножение и продукцию яиц, освобождая от этого полипа. Энергия, ранее направлявшаяся на формирование половых продуктов, теперь может быть использована полипом для интенсификации вегетативного размножения или модульного роста. И то и другое дает полипам возможность быстро заселять пригодные для прикрепления поверхности. Таким образом, приобретение жизненного цикла, включающего планктонное половое поколение — медузу и бентосное бесполое поколение — полипа, позволяет распределить энергетические затраты на половое и бесполое размножение между двумя разными фазами жизненного цикла, которые занимают разные экологические ниши и соответственно используют разные энергетические ресурсы. У коралловых полипов отсутствует поколение медузы, и широкое распространение у них симбиотических водорослей, возможно, как раз и связано с тем, что они пытаются получить дополнительную энергию, используя продукты фотосинтеза зооксантелл и зоохлорелл. Именно поэтому в группах Scyphozoa и Hydrozoa появилась медуза — новое планктотрофное поколение, образующееся в результате почкования полипа.

### Класс Hydrozoa - Гидроидные полипы

Разнообразие представителей таксона Hydrozoa, включающего около 3 000 видов, очень велико. Основная масса видов — это колониальные Medusozoa. В жизненном цикле гидроидных могут быть представлены либо полипы, либо медузы, но очень часто полипоидное и медузоидное поколения закономерно чередуются друг с другом. Hydrozoa — единственные книдарий, в состав колоний которых могут входить как зооиды-полипы, так и зооиды-медузы. К колониальным формам относятся виды, чьи ветвящиеся колонии напоминают водоросли, — пелагический *португальский военный кораблик* и рифообразующие *жгучие и розовые кораллы*. Исключительно одиночные формы представлены несколькими морскими медузами и пресноводной гидрой (*Hydra*). Hydrozoa — единственный таксон Cnidaria, содержащий пресноводные виды, тогда как Anthozoa и Scyphozoa представлены исключительно морскими формами.

У представителей Hydrozoa в отличие от прочих книдарий, нематоциты залегают только в эпидермисе. Однако функциональное и морфологическое разнообразие их стрекательных клеток весьма велико. Всего в настоящее время известно около 30 разновидностей нематоцист, из которых у Hydrozoa встречаются 23. Глютинанты, например выстреливают клейкие нити и в функциональном отношении напоминают спироцисты Anthozoa. Самый распространенный тип нематоцист гидроидных полипов — в той или иной степени ядовитые пенетранты.

Хотя для жизненных циклов представителей Hydrozoa в целом характерно наличие и полипа, и медузы, у многих видов одно из этих поколений (обычно медуза) подавлено или совсем отсутствует. Очевидно, что в последнем случае оставшееся поколение (обычно полип) становится половым. Когда в жизненном цикле есть и полип, и свободно плавающая медуза, последняя является половым поколением, а полип — бесполом. Однако у многих видов медуза, образующаяся как почка на полипе, не отделяется от последнего, а остается прикрепленной к нему. По сути дела, такая специализированная медуза становится гонадой полипа, а полип соответственно — половым поколением. Иногда прикрепленные к полипу медузы очень похожи на свободно плавающих медуз, иногда же их медузоидные признаки сильно редуцированы, хотя и заметны.

У пресноводной гидры нет никаких следов присутствия медузоидного поколения, кроме гонад. Изучением почти безграничного разнообразия жизненных циклов представителей Hydrozoa занимаются и начинающие биологи, и эксперты, изучающие книдарий. Все Hydrozoa по особенностям строения, присущим их медузам, отдельным полипам и колониям в целом, очень четко распадаются на две принципиально различающиеся группы, что, возможно, отражает очень глубокое расхождение внутри этого таксона. Гидромедузы могут быть либо высокими и по форме напоминать пулю, либо плоскими и блюдцеобразными. Гидрополипы могут быть покрыты перидермой либо частично, либо целиком. Хотя эти четко различающиеся варианты строения можно обнаружить у представителей самых разных групп Hydrozoa, однако наиболее отчетливо отмеченные выше различия проявляются при сравнении двух таксонов: Anthoathecatae и Leptothecatae. В приведенном далее кратком обзоре организации Hydrozoa эти разные варианты строения обозначены как А-формы и L-формы. В разделах, посвященных разнообразию и филогении Hydrozoa, это фундаментальное разделение будет проанализировано с эволюционных позиций.

#### Полипы

Как правило, зооиды Hydrozoa очень мелкие. Зачастую они не превышают 1 мм в высоту и доли миллиметра в диаметре. Из-за незначительных размеров гидрополипы имеют относительно большую площадь поверхности и маленький объем, особенно по сравнению с коралловыми полипами. Возможно, именно поэтому у гидрополипов нет гастродермальных септ и несущих нематоциты мезентериальных (или гастральных) нитей, характерных для представителей таксонов Anthozoa и Scyphozoa.

*Hydra* — одиночный гидрополип, имеющий рот, манубриум, щупальца, собственно тело и педальный диск. Однако большинство Hydrozoa представлено колониальными формами. Видоизмененный полип в составе колонии напоминает цветок на стебле. Стройный «стебелек» обычно называется **ножкой**, а «цветок» — **гидрантом**. Гидрант имеет хорошо развитый манубриум (гипостом), который может быть пальцевидным, коническим, вздутым, или низким и округленным. У представителей многих видов вздутый манубриум или участок тела, залегающий непосредственно под ним, — желудочный, или гастральный, отдел, выполняют функции желудка. Венчик не имеющих полости щупалец (у *Hydra* они полые) окружает основание манубриума, иногда еще один (дистальный) венчик окружает край рта на свободном конце манубриума. У других видов, например у представителей рода *Halocordyle* (также известного под названием *Pennaria*), щупальца разбросаны по всей поверхности манубриума. **Головчатые (булавовидные)** щупальца обычно короткие и заканчиваются шаровидным вздутием. **Нитевидные** щупальца длинные и тонкие. Таким образом, гидрант имеет рот, манубриум, щупальца и желудочный отдел.

### Медузы

Гидромедузы закладываются как боковые почки на гидрантах или на других участках колонии. Если гидромедузы формируются на гидрантах, они никогда не развиваются за счет преобразования и поперечного деления орального конца полипа, как это происходит у стробилирующих сцифополипов. Исключение, возможно, составляют медузы представителей группы Trachylina. Даже полностью сформированные взрослые особи гидромедуз, как правило, очень мелкие (от 1 мм до 2 — 3 см), хотя встречаются и более крупные формы, например *Aequorea aequorea* (диаметр колокола до 20 см) и представители рода *Rhacostoma* (50 см).

Тело медуз, относящихся к А-формам, имеет вид высокого колокола и похоже на перевернутый тюльпан, медузы L-форм напоминают неглубокие блюда. По краю субумбреллы проходит плоская складка — **велум (парус)**. Это своеобразная «ирисовая диафрагма», которая увеличивает мощность реактивной струи воды, выбрасываемой из полости зонтика плывущей медузой. Велум функционально идентичен веляриуму кубомедуз, но отличается от него анатомически. Обе структуры представляют собой складку эпидермиса и мезоглеи, выступающую внутрь колокола в виде «полочки». Однако в веляриум кубомедуз заходят гастродермальные каналы, а в велуме гидромедуз их нет. В велуме залегает поперечнополосатая кольцевая мышца. Такая же мышца связана и с субумбреллой (кольцевая корональная мышца). Иннервирующие эти мышцы нейроны нервного кольца передают потенциалы действия по щелевым контактам, а не с помощью химических синапсов. Щелевые контакты позволяют избежать задержек, связанных с передачей сигнала по синапсам, и приводят к одновременному сокращению волокон корональной и велярной мышц.

В центре колокола располагается свисающий вниз манубриум, который может быть длинным или, наоборот, коротким, трубчатым или четырехгранным. На свободном конце манубриума находится рот, ведущий в манубриальный канал. Аборальный конец канала слегка расширен и образует желудок. От желудка отходят четыре радиальных канала одинаковой длины, которые простираются до края колокола. У представителей некоторых видов радиальных каналов может быть больше четырех, а у крупных видов рода *Aequorea* каналы весьма многочисленны. Радиальные каналы соединяются с кольцевым каналом, который проходит по краю тела и обычно снабжает питательными веществами полые щупальца. Циркуляция жидкости в каналах может осуществляться за счет биения ресничек или сокращений мышц.

Гидромедузы обычно имеют четыре щупальца, по одному на конце каждого радиального канала, однако у некоторых видов медузы вообще лишены щупалец, у других же, наоборот, щупальца представлены в большом количестве. На краю колокола находятся статоцисты или глазки. Как правило, у представителей одного вида имеются либо те, либо



другие. Статоцисты обычно залегают между основаниями щупалец медуз, относящихся к L-формам; глазки присущи медузам А-форм и залегают они в основании щупалец. В отличие от Anthozoa и Scyphozoa мезоглея гидромедуз и гидрополипов не содержит ни амебоидных, ни каких-либо других клеток.

Половые клетки Hydrozoa развиваются из энтодермальных *i*-клеток. Затем они или остаются в гастродермисе или же мигрируют в эпидермис, собираются вместе и образуют гонады. Таким образом, у разных представителей Hydrozoa в зависимости от видовой принадлежности гонады залегают либо в гастродермисе, либо в эпидермисе. Как правило, гонады медуз А-форм расположены на манубриуме, а гонады медуз L-форм — на нижней стороне радиальных каналов. Независимо от положения гонад гаметы выметываются наружу. У гидромедуз гонады, локализованные в гастродермисе, в процессе формирования постепенно выпячиваются в эпидермис, а потом и прорывают его.

### Колонии

Большинство Hydrozoa, в жизненном цикле которых имеется полипоидная стадия, — колониальные формы. В состав колоний часто входят как зооиды-полипы, так и зооиды-медузы. Прикрепленные бентосные колонии называются **гидроидами**. Пелагические колонии, как правило, принадлежат сифонофорам. Гидроиды внешне напоминают водоросли. Они поселяются и быстро растут на скалах, камнях, дамбах, стенках доков, на раковинах моллюсков и корпусах кораблей, составляя важный компонент так называемого сообщества обрастателей.

В таксоне Hydrozoa встречаются столонияльные колонии, колонии с неносарком и ветвящиеся колонии. В первом случае зооиды возникают непосредственно на столоне (гидроризе). Столоны часто образуют столонияльную сеть. Представители некоторых таксонов, для которых характерны колонии со столонами, например жгучие кораллы (*Millepora spp.*), выделяют массивный известковый экзоскелет (кораллум) вокруг столонияльных сетей и втянутых зооидов и участвуют в формировании коралловых рифов. Зооиды колоний с ценосарком, например *Hydractinia*, по одиночке выдаются над поверхностью ценосарка, а внутри соединены гастродермальными каналами. У представителей рода *Hydractinia* ценосарк формируется в результате слияния столонив столонияльной сети. Ветвящиеся колонии имеют вид простых или несущих боковые веточки **стволов** (гидрокаулюсов), на которых располагаются многочисленные зооиды. У бентосных форм гидрокаулюсы отходят от распростертых на субстрате и прикрепленных к нему столонив, а у пелагических сифонофор ствол образует главную (локомоторную) ось тела, ориентированную по направлению движения колонии. Ствол сильно отличается у колоний, относящихся к А- и L-формам. Ствол колонии А-форм, например гидроидов *Halocordyle* или *Eudendrium*, или сифонофор, представляет собой тело осевого полипа, для которого характерен более или менее недетерминированный рост. На нем последовательно закладываются новые зооиды. У колоний L-форм, для которых характерен ограниченный рост отпочковывающихся полипов, ствол состоит из «вставочных секций», каждая из которых представляет собой один зооид.

Перидерма может покрывать гидрант до оснований щупалец, формируя характерную для L-форм бокаловидную **теку** (гидротеку), или заканчиваться у А-форм на уровне прикрепления гидранта к ножке. Таким образом, гидрополипы L-форм имеют гидротеку, а А-формы ее лишены. Если гидротека имеется, гидрант может втягиваться в нее для защиты. При втягивании тело гидранта сокращается в продольном направлении, а щупальца складываются над оральным концом. Иногда, например у представителей рода *Sertularia*, специальная шарнирная крышечка (оперкулум) закрывает вход в гидротеку, когда гидрант прячется внутрь.

Колонии Hydrozoa могут быть мономорфными или полиморфными. **Мономорфная** колония, например у представителей рода *Halocordyle*, состоит только из **гастрозооидов** — типичных питающихся гидрантов, описанных выше. Мономорфные колонии производят свободно плавающих медуз, которые образуются из **медузоидных**

**почек.** В состав **полиморфных колоний** входят гастрозооиды и постоянно прикрепленные зооиды по крайней мере еще одного типа. Это могут быть видоизмененные гидранты, видоизмененные медузы, или и те и другие. Широко распространенный тип зооида, представляющего собой видоизмененную медузу, — это **гонофор**. На гонофорах, т. е., по сути дела, на недоразвитых медузах, формируются функционирующие гонады, но при этом они лишены некоторых или почти всех остальных характерных для медуз признаков. Почки, дающие начало свободным медузам, и гонофоры могут закладываться либо на гастрозооидах, либо на каких-то других частях колонии. Однако часто они формируются на специализированных зооидах — **гонозооидах**. Гонозооиды отличаются от типичных гастрозооидов тем, что у них в той или иной степени редуцированы щупальца, рот и манубриум.

Такой пальцевидный гонозооид с латеральными медузоидными почками называется **бластостилем**. У L-форм (*Obelia*, *Orthopyxis*) бластостиль покрыт текой (**гонотекой**). Бластостиль и одевающая его гонотека в совокупности образуют так называемый **гонангий**. В состав колоний, у которых полиморфизм выражен еще сильнее, помимо гастрозооидов и несущих гонофоры гонозооидов, входят еще и **дактилозооиды** — полипы, обеспечивающие защиту колонии или ловлю добычи. Дактилозооиды не имеют ни рта, ни щупалец, зато несут батареи нематоцитов и зачастую способны сильно сокращаться. Ловчие дактилозооиды захватывают добычу с помощью нематоцист, а затем передают ее рту гастрозооида. Дактилозооиды A-форм длинные и стройные (например, у представителей рода *Hydractinia*). Дактилозооиды L-форм — **нематофоры** — гораздо короче. Разнообразие зооидов в составе колонии не исчерпывается перечисленными выше типами. Другие специализированные зооиды, особенно зооиды сифонофор, будут описаны в разделе, посвященном разнообразию Hydrozoa. именно поэтому в группах Scyphozoa и Hydrozoa появилась медуза — новое планктотрофное поколение, образующееся в результате почкования полипа.

У некоторых видов *Obelia* из медузоидных почек развиваются свободно плавающие медузы. Покинув бластостиль, медузы растут, достигают половой зрелости и выметывают гаметы. Планктонные зиготы развиваются и дают начало личинкам — планулам, которые оседают на субстрат, претерпевают метаморфоз и превращаются в первичного полипа. За счет почкования последнего образуется колония. У видов, обладающих гонофорами (прикрепленными, недоразвитыми медузами), гаметы могут поступать в воду, однако часто яйца оплодотворяются внутри материнского организма. Эмбриональное развитие завершается там же, и во внешнюю среду выходит личинка планула (например у *Eudendrium*). После короткого периода планктонного существования она оседает на субстрат и превращается в полипа. У других Hydrozoa, например у представителей рода *Tubularia*, у планулы, отсутствует период активной жизни: прежде чем покинуть гонофор, она развивается в **актинулу**. Актинула, которая может ползать по субстрату или вести планктонный образ жизни, укорочена вдоль орально-аборальной оси и имеет венчик из четырех или более стройных щупалец, манубриум и рот. Уплощенное тело — характерная черта медуз, однако в других отношениях актинула скорее напоминает полипа. Природа актинул, по-видимому, действительно дуалистична и поразному проявляется у разных видов. У полипов *Tubularia* актинула ведет бентосный образ жизни и трансформируется в полипа, а у *Aglaura hemistoma* и *Liriope tetraphylla* (Trachylina), в жизненном цикле которых полипоидное поколение вообще отсутствует, планктонная актинула непосредственно превращается в ювенильную медузу. Вегетативное (бесполое) размножение путем почкования широко распространено среди относящихся к A-формам одиночных полипов, таких, как *Hydra*, и некоторых свободно плавающих медуз. Бесполое размножение медуз Aequorea (L-форма) осуществляется путем деления.

#### **Класс Scyphozoa - Сцифоидные медузы**

К таксону Scyphozoa (сцифоидные медузы) относятся исключительно морские организмы. В его состав входят кубомедузы (Cubomedusae), ставромедузы (Stauromedusae),

дискомедузы (Semaestomea), корономедузы (Coronatae) и корнеротые (Rhizostomeae) медузы. Таксон Scyphozoa включает всего 200 видов. Неспециалисты обычно называют «медузами» именно представителей Scyphozoa, так как благодаря своим большим размерам они хорошо заметны. Возможно, и вам приходилось, прогуливаясь по пляжу, видеть выброшенные на песок их студенистые тела или наблюдать, как сцифоидные медузы парят в толще воды или, ритмично пульсируя, плавают у ее поверхности.

### Строение и функции

Маленькие, напоминающие воронку полипы представителей Scyphozoa называются **сцифистомами**. В зависимости от вида сцифистомы могут быть одиночными или колониальными. Тело полипа, расширенное на оральном конце, резко сужается примерно посередине. От середины до pedalного диска тело полипа совсем узкое. Сцифистомы обычно достигают нескольких сантиметров в высоту, но редко превышают 2 мм в диаметре. Они прикрепляются к субстрату хитиновой перидермой. Перидерма может покрывать или только нижнюю часть, или все тело полипа. Четырехлучевая симметрия полипов Scyphozoa выражается в наличии четырех септ в гастральной полости. Они равноудалены друг от друга и разделяют гастральную полость на четыре части. Септы имеют наибольшую ширину в месте прикрепления к оральному диску, сужаются в аборальном направлении и совсем исчезают, немного не доходя до pedalного конца полипа. В отличие от коралловых полипов септы сцифистом не несут мезентериальных нитей, но в каждой септе имеется **септальная** (субумбреллярная) **воронка**, образующаяся в результате инвагинации орального диска. Начинаясь на поверхности орального диска, воронка заходит глубоко в толщу септы, где слепо заканчивается. Эпителиально-мышечные клетки, выстилающие каждую из четырех воронок, образуют продольные мышцы-ретракторы. Полипы Scyphozoa в отличие от коралловых полипов лишены глотки и орального сфинктера.

Медузы Scyphozoa встречаются во всех океанах. Диаметр их зонтика обычно составляет от 2 до 40 см, но встречаются и еще более крупные медузы, например *Suaresia papilionata*, достигающая 2 м в поперечнике. Внешний вид сцифоидных медуз зачастую весьма необычен, особенно когда гонады и другие внутренние органы, ярко окрашенные в темнооранжевый, розовый или иные насыщенные цвета, просвечивают сквозь прозрачный или слегка окрашенный колокол. Четырехлучевая симметрия часто хорошо прослеживается в строении специализированного манубриума. Он может быть квадратным в сечении или же удлиннен и разделен на четыре **ротовые лопасти**, которые тянутся за зонтиком плывущей медузы как вымпелы на мачтах старых парусных судов. Щупальца, расположенные по краю зонтика, иногда собраны в четыре или восемь групп, но часто они просто равномерно распределены по его периметру.

Четыре септы, расположенные на одинаковом расстоянии друг от друга, делят пищеварительную полость на центральный желудок и четыре **желудочных кармана**. Толстые септы, сохранившиеся от полипа в почти неизменном виде, содержат открывающиеся на оральную поверхность упоминавшиеся ранее септальные воронки. В непосредственной близости от них находятся четыре пары гонад, которые, как и у коралловых полипов, залегают на поверхности септ. В воронках создается, по всей видимости, ресничками, ток воды. Возможно, благодаря этому гонады снабжаются кислородом. Свободные края септ несут пучки тонких, нитевидных **гастральных нитей**. Свободный конец каждой нити свешивается в желудок. Гастральные нити напоминают книдожелезистые тяжи и аконции представителей Anthozoa. Они несут нематоциты и выделяющие ферменты железистые клетки и играют важную роль в обезвреживании и переваривании добычи. У некоторых сцифоидных медуз от желудка отходят радиальные каналы. Неоднократно ветвясь, они образуют в толстом слое мезоглеи **гастроваскулярную систему**. Радиальные каналы часто соединяются с кольцевым каналом, проходящим по краю зонтика. Реснички гастродермиса прогоняют содержащуюся в гастроваскулярной системе жидкость по определенному пути. Если желудок можно считать «сердцем» этой системы, то одни радиальные каналы — «артерии», уносящие жидкость от желудка, а другие — «вены»,

приносящие жидкость обратно в желудок. Толстый слой мезоглеи содержит амебоциты, которые, возможно, несут функцию фибробластов.

Край тела медузы часто фестончатый и подразделен на широкие, плавно закругленные лопасти (**лаппеты**), которые способствуют изгибанию сокращающегося зонтика. По краю последнего, на равных расстояниях друг от друга, в выемках между лопастями расположены органы чувств — **ропалии**. Ропалии — настоящие органы; они образованы производными гастродермы, мезоглеи и эпидермы. Сенсорные структуры ропалия включают статоцист гастродермального происхождения и механорецептор, вероятно, также хеморецептор, а иногда еще и фоторецептор. Хотя по сравнению с органами чувств человека ропалии кажутся примитивными, они успешно обеспечивают медузу разнообразной информацией. Ропалии регистрируют направление силы тяжести (чувство равновесия), распространяющиеся в воде колебания (слух), химические сигналы (запах) и положение источника света. Полученная сенсорная информация поступает в расположенный у основания ропалия ганглий. Здесь она обрабатывается, и соответствующие сигналы передаются в нервную сеть и нервное кольцо. Ганглии, расположенные у основания ропалиев, имеют пейсмейкерные нейроны, на частоту импульсов которых влияет полученная от ропалия информация. За счет этого осуществляется контроль над скоростью и направлением плавания. Субумбреллярные локомоторные мышцы представлены поперечнополосатой кольцевой (корональной) мышцей и радиальными мышцами.

Взрослые сцифоидные медузы питаются мелкими животными, особенно рачками, а многие поедают также других медуз. Некоторые медузы питаются рыбой, но, с другой стороны, мальки многих рыб держатся рядом с представителями определенных видов сцифоидных медуз, находя у них защиту. Медленно плавающая или плавно погружаясь в толщу воды, медуза захватывает добычу, которая контактирует щупальцами или манубриумом. Щупальца могут подгибаться или сокращаться, подтягивая добычу ближе к манубриуму. У полипов и медуз Scyphozoa нематоциты залегают в эпидермисе, а у медуз также в гастродермисе (в гастральных нитях).

Как правило, полипы Scyphozoa (сцифистомы) представляют собой бесполое поколение жизненного цикла, а медузы — половое. Рост колониальных видов и бесполое размножение одиночных форм сцифистом происходит путем почкования. Почки закладываются на теле полипа или, например у *Aurelia*, на столоне. В соответствующее время года под влиянием гормональных изменений и факторов окружающей среды на сцифистомах бесполом путем образуются молодые медузы. Этот процесс называется **стробилиацией**. На оральном конце стробилирующей сцифистомы закладывается дисковидная медуза. Позднее она отделяется от **стробилы** в результате образования поперечной, кольцевой перетяжки. Только что отделившаяся свободно плавающая ювенильная медуза называется **эфирой**. Эфира имеет небольшой диаметр и сильно изрезанный край зонтика, лопасти которого при плавании совершают энергичные взмахи. В зависимости от вида на сцифистоме образуется одна медуза (монодисковая стробилиация) или много медуз (полидисковая стробилиация). У форм с полидисковой стробилиацией, например у видов рода *Aurelia* и других распространенных представителей Scyphozoa, совокупность расположенных одна над другой развивающихся эфир напоминает стопку блюдец. На вершине стробилы находятся эфиры, которые начали формироваться прежде других и которые соответственно отделяются от нее первыми. После завершения стробилиации сцифистома продолжает существовать как самостоятельный полип до следующего года, когда снова начинается процесс стробилиации, и на ней снова образуются эфиры. Сцифистома может жить от одного года до нескольких лет.

Большинство сцифомедуз раздельнополы. У медузы имеется восемь гастродермальных гонад, по одной гонаде на обеих поверхностях каждой из четырех септ. Как правило, гаметы выметываются через рот, но некоторые медузы вынашивают яйца на поверхности тела. Из зигот развиваются личинки планулы. После недолгого периода

свободного плавания планулы оседают на субстрат, прикрепляясь к нему передним концом, претерпевают метаморфоз и превращаются в полипов.

### **Класс Anthozoa – Коралловые полипы**

К Anthozoa, или коралловым полипам, которых иногда называют «животными-цветами», относятся исключительно морские организмы: актинии, кораллы, горгонарии и морские перья. Коралловые полипы — не только «строители», но и «декораторы» коралловых рифов: эти животные причудливой формы зачастую ярко окрашены в изумрудные, рубиновые и аметистовые тона.

Anthozoa — самый крупный таксон книдарий, объединяющий более 6 000 одиночных и колониальных видов. В жизненном цикле коралловых полипов отсутствует медузоидное поколение. Полипы размножаются как половым, так и бесполом способом, однако вторая форма размножения характерна не для всех видов. По сравнению с полипами других таксонов книдарий представители Anthozoa — довольно крупные организмы (от 0,5 см до 1 м в диаметре). Объем тела коралловых полипов весьма изменчив, так как в большинстве случаев они способны сильно расправляться и столь же сильно сокращаться. Мезоглея коралловых полипов содержит амёбоциты и, следовательно, является настоящей соединительной тканью. Anthozoa — единственный таксон книдарий, у представителей которого встречаются все три типа книд: нематоциты, спироциты и птихоциты.

### **Строение полипа**

Тело полипа имеет форму цилиндра, увенчанного широким оральным диском. В центре орального диска находится овальный или щелевидный рот, окруженный венчиком щупалец. У одиночных особей основание цилиндра часто расширено и представляет собой **педальный диск** (подожву), которым животное прикрепляется к субстрату.

Рот ведет в трубчатую **глотку**, которая свешивается внутрь полипа и открывается в гастральную полость внутренним глоточным отверстием. Глоточная трубка сплюснута, поэтому внутреннее глоточное отверстие и рот имеют вид удлиненных щелей. От двух противоположных «углов» рта (а иногда только от одного) вниз вдоль глотки проходят покрытые ресничками желобки — **сифоноглифы**. Наличие сплюсненной глотки с сифоноглифами придает коралловому полипу двухлучевую, или бирадиальную симметрию. В процессе индивидуального развития глотка образуется как впячивание стенки тела (стомодеум) в районе бластопора. Таким образом, рот личинки погружается внутрь тела и становится отверстием, которым глотка открывается в гастральную полость. В стенке тела некоторых актиний имеются поры, **цинклиды**, через которые жидкость, содержащаяся в гастральной полости, может выбрасываться наружу.

Гастральная полость разделена на радиально расположенные участки, или камеры, вертикальными перегородками — **септами** (мезентериями). Септа представляет собой складку, состоящую из двух слоев гастродермиса и залегающего между ними слоя мезоглеи. **Полные септы** соединяют стенку тела и глотку, прирастая к последней. Септы, которые не доходят до глотки, называются **неполными септами**. Септы изнутри прирастают не только к глотке, но и к педальному и оральному диску. Щупальца представляют собой полые выросты стенки тела между местами присоединения двух соседних септ к оральному диску. Количество септ обычно связано с размером тела. У крупных полипов септ много (192 и больше), у мелких — мало, однако у взрослого кораллового полипа их не бывает меньше шести. Число и расположение септ — важные признаки, используемые в классификации Anthozoa. Нижний участок свободного края септ изогнут и утолщен. Такие вздутые края септ называются **мезентериальными нитями**, или септальными филаментами. На поперечных срезах видно, что каждая мезентериальная нить состоит либо из одной, либо из трех лопастей. Средняя лопасть трехлопастной нити называется **книдожелезистым тяжем** и несет книдоциты (в основном нематоциты) и железистые клетки, выделяющие ферменты. Две боковые лопасти, **жгутиковые тяжи**, густо покрыты жгутиками. Рабочие удары жгутиков гонят воду по направлению к центральной оси тела. Если мезентериальная

нить состоит из одной лопасти, то ее средняя часть несет книдоциты и железистые клетки, а жгутики сконцентрированы на боковых поверхностях.

У некоторых актиний от септ отходят **аконции** — длинные, скрученные нити, свободно лежащие в гастральной полости и обычно вооруженные многочисленными книдами. Каждая аконция представляет собой продолжение книдожелезистого тяжа трехлопастного септального филамента, обособившееся от края септы. Стремительный поток воды, возникающий при внезапном сокращении тела, выносит за собой свободные концы аконции наружу через рот, венчик сократившихся щупалец и цинклиды (если последние имеются). Многочисленные представители Anthozoa, лишенные аконций, например мадрепоровые кораллы, при сокращении тоже выбрасывают свободные края септ, вместе с мезентериальными нитями наружу через рот или другие отверстия в стенке

тела. Аконции и мезентериальные нити используются для защиты, захвата добычи и внеорганизменного пищеварения.

### **Питание и внутренний транспорт**

Большинство коралловых полипов — хищники-оппортунисты. Они не заняты активными поисками добычи, а ловят тех животных, которые сами активно или пассивно проплывают мимо и касаются их орального диска и щупалец. После того как крупная жертва поймана и обездвижена (за счет совместного действия слизи, спироцист и нематоцист), щупальца подгибаются к оральному диску и заталкивают ее в рот. Иногда края рта вытянуты наподобие губ, что помогает захватывать добычу. Небольшие пищевые объекты, прежде всего мелкие обитатели планктона, транспортируются ресничками к кончикам щупалец, которые затем нагибаются и погружаются в рот. Последний может открываться очень широко, чтобы вместить крупную добычу. Во рту пища окружается слизью и затем медленно продвигается вниз по глотке. Заглатывание осуществляется за счет биения ресничек и перистальтических движений стенки глотки. В гастральной полости пищевая масса соприкасается с книдожелезистыми тяжами мезентериальных нитей. Внеклеточное пищеварение инициируется выстреливанием нематоцист и секрецией железистыми клетками пищеварительных ферментов (главным образом протеаз и липаз). Нематоцисты могут парализовать активную добычу, впрыскивая в нее ферменты или токсины. В результате этой первой фазы пищеварения образуется мелкодисперсная пищевая кашка, которая постоянно перемещается по гастральной полости и фагоцитируется клетками гастродермиса, в том числе гаметами. Циркуляция жидкости в гастральной полости осуществляется благодаря работе жгутиков, покрывающих жгутиковые тяжи мезентериальных нитей и отдельных жгутиковых клеток, разбросанных по гастродермису.

Как правило, коралловые полипы дополняют свой рацион продуктами фотосинтеза зооксантелл или, что бывает реже, зоохлорелл. Иногда в их тканях присутствуют оба типа этих симбиотических водорослей. Количество водорослей особенно велико в клетках гастродермиса щупалец и орального диска, но иногда они встречаются также в клетках стенки тела и септ.

### **Размножение и рост**

Бесполое размножение, широко распространенное у коралловых полипов, осуществляется самыми разными способами. Наиболее обычны деление, фрагментация и почкование полипов. У некоторых кораллов бесполом путем образуются и личинки — планулы.

У коралловых полипов одинаково часто встречаются и раздельнополые, и гермафродитные формы. Гонады, представляющие собой простые скопления половых клеток, расположены на септах непосредственно за мезентериальными нитями. Гаметы имеют энтодермальное происхождение. Зрелые гаметы попадают в гастральную полость и, как правило, выбрасываются наружу через рот. Оплодотворение наружное, за исключением живородящих видов", у которых оно происходит в гастральной полости. Из зиготы развивается личинка планулы; она часто несет хорошо заметный пучок сенсорных ресничек на переднем (аборальном) конце тела. Планулы большинства видов — планктонные

лецитотрофные организмы. Встречаются также планктотрофные планулы, питающиеся путем фильтрации. Пищевые частицы прилипают к клейким слизистым тяжам, которые свешиваются изо рта и тянутся за плывущей личинкой. Метаморфоз обычно начинается с ранней закладки щупалец, септ и глотки еще до того, как личинка осядет на субстрат и прикрепится к нему своим аборальным концом.

### Филогения Cnidaria

К таксону Cnidaria относятся три большие группы: Anthozoa, Scyphozoa и Hydrozoa. Представители Anthozoa — кораллы и актинии; к Scyphozoa относятся, как правило, крупные медузы, к Hydrozoa — колониальные и одиночные полипы (*Hydra*), плавающие колонии сифонофор, обладающие массивным известковым скелетом жгучие гидрокораллы и, наконец, мелкие гидромедузы. Согласно традиционному взгляду на эволюционные отношения среди книдарий, можно выстроить ряд таксонов, от примитивных до более продвинутых: Hydrozoa → Scyphozoa → Anthozoa. Если это так, то характерный для Hydrozoa жизненный цикл «медуза планула → полип → медуза» приходится считать примитивным. В этом случае размножающаяся половым путем медуза должна рассматриваться как предковая взрослая стадия, планула — как ее личинка, а бесполой полип — как особь, остающаяся всю жизнь в ювенильном состоянии. Отсутствие стадии медузы у Anthozoa и сложность внутреннего строения их полипов по сравнению с полипами Hydrozoa рассматриваются как аутапоморфии Anthozoa.

Результаты современных молекулярных и морфологических исследований книдарий заставляют выстраивать эту эволюционную последовательность в обратном порядке: Anthozoa → Scyphozoa → Hydrozoa. В этом случае приходится предположить, что размножающийся половым способом полип был предковой взрослой особью, планула — его личинкой, а стадия медузы отсутствовала в первичном жизненном цикле (полип → планула → полип). На первый взгляд может показаться, что подобные построения имеют один вопиющий недостаток: хотя полипы имеются у представителей всех трех классов книдарий, полипы примитивных Anthozoa устроены наиболее сложно, а продвинутые гидрополипы — исключительно просты. Поскольку мы обычно связываем прогрессивную эволюцию с усложнением организации, необходимо попытаться как-то объяснить это вторичное упрощение полипов книдарий. По-видимому, одно из лучших объяснений этого противоречия дает анализ отношений между размерами тела и сложностью его организации.

Самые крупные и сложно устроенные полипы встречаются у Anthozoa, а самые мелкие и наиболее просто устроенные — у Hydrozoa. Более того, сложность организации коралловых полипов проявляется главным образом в наличии у них гастродермальных складок (септ), которые отходят от стенки тела в гастральную полость. Септы увеличивают площадь поверхности гастродермиса и уменьшают объем гастральной полости в точном соответствии с гипотезой, обсуждавшейся в связи с анализом отношения площади поверхности и объема. Таким образом, если коралловые полипы имеют большие размеры, то их строение должно быть и более сложным. Рассуждая сходным образом, можно заключить, что маленькие полипы Hydrozoa, имеющие более благоприятное отношение «площадь поверхности—объем», избавлены от необходимости формировать складки стенки тела, и соответственно их морфологическая эволюция могла идти в сторону упрощения.

### Вопросы самоконтроля

1. Какие животные организмы считаются Eumetazoa?
2. По каким характерным признакам организмы объединены в таксон Cnidaria
3. Полип и медуза что общего и в чем различие этих морфо-биологических форм организмов Cnidaria ?
4. Как возникли колониальные Cnidaria их устройство?
5. Основные таксоны и представители Cnidaria
6. Особенности организмов входящих в таксон Stenophora

## 6-ТЕМА: BILATERIA (БИЛЛАТЕРИАЛЬНЫЕ). ТИП PLATYHELMINTHES (ПЛОСКИЕ ЧЕРВИ). КЛАССЫ TURBELLARIA (РЕСНИЧНЫЕ ЧЕРВИ) И TREMATODA (СОСАЛЬЩИКИ).

### План:

1. Общая характеристика билатеральных
2. Общая характеристика плоских червей
3. Класс: Turbellaria-ресничные черви
4. Класс: Trematoda – Сосальщики

### Общая характеристика билатеральных

Подавляющее большинство животных на Земле, в том числе наиболее знакомых, — двусторонне-симметричные организмы. Bilateria — огромный таксон, включающий плоских червей, моллюсков, ракообразных, насекомых, иглокожих и хордовых. В этом списке упоминается лишь малая толика таксонов двусторонне-симметричных животных, ибо названы только основные группы. В отличие от губок, книдарий и гребневиков билатерии демонстрируют ни с чем не сравнимое разнообразие и способность адаптироваться к самым разным условиям среды. На данный таксон приходится более 99 % всех видов животных. Они широко распространены и процветают в морских и пресных водах, на суше и в воздухе, а недавно один вид — *Homo sapiens* — вышел в космическое пространство. Размах размеров тела взрослых Bilateria очень велик: самые маленькие не превышают 100 мкм (такие организмы сравнимы с крупными простейшими), а самые крупные достигают 15 м (гигантские кальмары), иногда и более 30 м (голубой кит). Как правило, микроскопические формы устроены очень просто (некоторые из них в своем эволюционном развитии остановились на тканевом уровне организации), тогда как у большинства крупных организмов есть не только много органов, но и сложные системы органов. Большой размах размеров тела и высокий уровень сложности организации свойственны как одиночным, так и колониальным формам. У последних усложнение строения достигается за счет полиморфизма зооидов. Только билатериям свойственно социальное поведение. Оно независимо возникло у насекомых и позвоночных и в значительной мере обусловило их эволюционный успех. Заложенный очень давно потенциал социальной организации был востребован 10 000 лет назад, когда люди стали заниматься сельским хозяйством и таким образом вступили в симбиотические отношения с растениями и животными. Так появилась цивилизация.

Животное обладает **билатеральной (двусторонней) симметрией**, если при рассечении его по **мидсагиттальной**, т. е. проходящей по средней линии тела плоскости, левая и правая половины являются зеркальным отражением друг друга. Еще одна особенность билатерально-симметричных животных заключается в том, что полярность их тела выражена вдоль двух перпендикулярных осей — **переднезадней** (голова—хвост) и **дорсовентральной** (спина—брюхо). Еще одно направление, вдоль которого

проявляется полярность, — проксимально-дистальное. Отсчет в этом случае всегда ведется от мидсагиттальной плоскости вправо и влево. В эволюционном отношении тождество левой и правой половин тела означает, что строгая билатеральная симметрия представляет собой исходное состояние, а отступление от нее, например увеличение правой или левой клешни манящего краба, требует нового эволюционного стимула и дополнительной генетической информации.

Чтобы сформулировать гипотезу об адаптивном значении билатеральной симметрии, для сравнения рассмотрим радиально-симметричных книдарий. Тело большинства книдарий, как бентосных полипов, так и пелагических медуз, ориентировано вертикально, вдоль одного или нескольких градиентов, которыми характеризуется среда их обитания: «поверхность—дно», «субстрат — вода», направление солнечного света или направление действия силы тяжести. Их тело поляризовано вдоль этих градиентов. У



полипов структуры, отвечающие за питание, расположены сверху, а образования для прикрепления — снизу. У медуз плавательный колокол ориентирован вверх, а органы, с помощью которых добывается и заглатывается пища, направлены вниз. В то же время в горизонтальной плоскости окружающая организм среда со всех сторон более или менее однородна. Поэтому и органы равномерно распределены по окружности тела. Это — отличительный признак радиальной симметрии.

Как только в процессе эволюции появились переднезадняя и дорсовентральная оси и определились их новые генетические детерминанты, неизбежно должна была возникнуть новая геометрия тела, характеризующаяся наличием двух зеркальных половин — правой и левой, причем каждая из них обладает своей собственной полярностью вдоль проксимально-дистального направления.

Предпосылки для перехода от радиальной симметрии к билатеральной возникали уже у представителей отдельных таксонов кишечнополостных и гребневиков, у которых проявляются элементы двусторонней симметрии. Гребневики, относящиеся к таксонам Lobata и Beroida, в поисках добычи чаще плавают не вдоль вертикально ориентированного градиента окружающей среды, а перпендикулярно ему. Плоские гребневики (Platyctenida) и морские перья *Renilla* ползают по дну, т.е. в плоскости, перпендикулярной градиенту «субстрат — вода». Парусник *Velella* и португальский военный кораблик *Physalia* (Cnidaria) перемещаются по поверхности моря в направлении, перпендикулярном вертикально ориентированному градиенту вода—воздух.

В противоположность большинству подвижных кишечнополостных и гребневиков, которые в поисках пищи и партнеров полагаются на случай, билатерии активно ищут пищу, партнеров и убежище, используя для этих целей скопления сенсорных органов и ганглий на переднем конце тела. Такая концентрация нервной ткани и органов чувств в передней части тела называется **цефализацией**, т.е. обособлением головы, или головного отдела. Цефализация связана с появлением **центральной нервной системы**, состоящей из находящегося в передней части тела мозга и продольных нервных тяжей. **Мозг** — «центральный процессор» — представляет собой двусторонне-симметричное скопление нейронов. Функция мозга — интеграция сигналов, получаемых от органов чувств, и трансформация их в моторные команды. Эти команды, реализуемые мускулатурой, заставляют организм двигаться по направлению к пище или партнерам и избегать хищников или неблагоприятных условий. Благодаря сочетанию цефализации и способности к направленному движению билатерии могут определять цель, которую нужно достигнуть, или источник угрозы, которого следует избегать.

Органы чувств, которые обычно бывают парными и, следовательно, способны определять направление на цель путем триангуляции, представлены типичными фоторецепторами, механорецепторами и хеморецепторами. Рот в основном находится на переднем конце или недалеко от него и служит для заглатывания пищи, обнаруженной с помощью органов чувств. Обычно парные симметрично расположенные **продольные нервные тяжи** передают информацию по всей длине тела. У крупных или длинных билатерии эти тяжи включают один или несколько аксонов большого диаметра. Такие **аксоны** называются **гигантскими**. Они предназначены для быстрой передачи сигнала. Большой диаметр и низкое сопротивление позволяют гигантским аксонам быстро проводить импульсы, что способствует успешной реализации реакции избегания.

В процессе эволюции у крупных двусторонне-симметричных животных появился целый — новый внутренний отдел тела, не связанный с кишкой. Он несет функцию гидроскелета и участвует в циркуляции, репродукции и экскреции. Благодаря тому, что целый принял на себя эти функции, кишка смогла специализироваться на пищеварении и всасывании. Кроме того, часть компартмента соединительной ткани превратилась в кровеносную систему, которая участвует в циркуляции и экскреции, а иногда берет на себя функции гидроскелета и локомоции (у пауков). В последующих разделах этой главы мы дадим определение этим компартментам и обсудим их функции. Компартменты тела,

которые можно обнаружить у билатерии с телом небольшого размера, очень разнообразны и обсуждаются отдельно.

**Кишечник** двусторонне-симметричных животных обычно представляет собой трубку, открывающуюся наружу с обоих концов. Пищеварительная система начинается на переднем конце тела ротовым отверстием; собственно кишечная трубка включает три отдела: переднюю кишку, среднюю кишку и заднюю кишку, которая заканчивается анальным отверстием, или анусом. Поскольку пищеварительный канал открыт с обоих концов, пища может продвигаться по нему в одном направлении, что позволяет отделам кишечника специализироваться на осуществлении разных этапов переваривания пищи, подобно рабочим на линии демонтажа. Каждый отдел пищеварительного тракта представляет собой самостоятельный функциональный компартмент со своей регуляцией и предназначен для выполнения определенной функции. Рот и **передняя кишка** специализируются на поглощении пищи, но могут также измельчать ее и выделять пищеварительные ферменты и слизь. В **средней кишке** осуществляются пищеварение (гидролиз) и всасывание, а в **задней кишке** обычно формируются и временно сохраняются фекалии, которые, в конце концов, удаляются через анус. У наземных животных задняя кишка может участвовать в извлечении воды из фекалий и в ионной регуляции.\*\*

Передний (**стомодеум**) и задний (**проктодеум**) отделы кишечника развиваются из эмбриональной эктодермы. Они объединяются с энтодермальной средней кишкой и образуют сквозной пищеварительный тракт. У членистоногих и круглых червей, у которых есть кутикула (экзоскелет), выделяемая эктодермой, стомодеум и проктодеум также выстланы ею. Эта кутикулярная скелетная выстилка может подвергаться специализации. В передней кишке из нее формируются своеобразные «зубы», служащие для измельчения или прокалывания добычи, или сложные фильтры. В задней кишке это могут быть клапаны или какие-то другие структуры. Средняя кишка развивается из эмбриональной энтодермы, которая становится гастродермисом взрослого животного. Гастродермис никогда не имеет кутикулярной выстилки, что позволяет средней кишке специализироваться на секреции пищеварительных ферментов и поглощении питательных веществ.

Передняя кишка обычно состоит из двух или более специализированных отделов. Рот иногда открывается в **буккальную полость** — маленькую или большую переднюю камеру, куда попадает пища. В буккальной полости могут находиться «зубы». За ней следует **глотка (фаринкс)** — длинная или короткая, часто мускулистая трубка. У представителей многих таксонов глотка принимает участие в захвате пищи или служит для рытья в грунте. При этом она может либо выворачиваться наружу, а потом вворачиваться обратно, либо выдвигаться через рот. Подобно буккальной полости, глотка часто несет кутикулярные зубы. **Хоботок** иногда путают с глоткой, но он, в отличие от последней, не является частью пищеварительного тракта. Хоботок расположен перед ртом: это цепкий придаток, образующийся за счет самого переднего участка тела. Наглядный пример хоботка — это слоновий хобот. Хоботок всегда подвижен. У некоторых животных он в спокойном состоянии может быть втянут внутрь тела. Когда возникает необходимость, он либо выворачивается, либо выдвигается наружу. Хоботок используется при собирании пищи, локомоции и защите. Захваченная или собранная хоботком пища переносится затем ко рту. Однако у представителей некоторых таксонов вторично возникает связь между хоботком и кишечником. Самый последний участок передней кишки — это **пищевод**, соединяющий переднюю и среднюю кишку. Он снабжен не очень сильно развитой мускулатурой, а его внутренняя поверхность часто несет реснички.

Средняя кишка обычно состоит из расширенного **желудка**, в котором осуществляется пищеварение, и трубчатого **кишечника**, где образуются фекалии. Кишечник непосредственно соединяется с задней кишкой. **Слепой отросток** (пищеварительный отросток, или дивертикул; пищеварительная железа) представляет собой простое или разветвленное выпячивание стенки средней кишки, расположенное в области желудка или же кишечника. Пища поступает в желудок из передней кишки. В желудке происходит

внечелочное пищеварение. В том случае, когда слепой отросток имеется, именно в нем осуществляются внутриклеточное пищеварение и всасывание. Помимо этого в нем еще откладываются запасные питательные вещества. Расширенный участок задней кишки, непосредственно предшествующий анусу, называется **прямой кишкой**, или **ректумом**. Из кишечника в ректум поступают непереваренные остатки пищи. Если в прямую кишку открываются протоки половой или выделительной систем, она называется **клоакой**. Названия отделов кишечника не унифицированы и различаются в разных таксонах.

**Целом** — это полость или канал, заполненный жидкостью и выстланный эпителием. Последний развивается из мезодермы и носит название **мезотелий**. Наличие целома — уникальная черта билатерии. Возникший в процессе эволюции целом представляет собой третий внутренний компартмент тела. С его приобретением у организма появляются новые возможности для физиологической регуляции и специализации. Он играет также роль гидроскелета, особенно у обладающих мягким телом червей. С ним связана реализация таких функций, как внутренний транспорт, экскреция и репродукция. Целом занимает часть пространства между эпидермисом и гастродермисом, изначально занятого соединительной тканью, однако в процессе развития он вытесняет соединительную ткань на периферию. Целом заполнен **целомической жидкостью**. Последняя перемешивается за счет биения ресничек мезотелия или сокращения мышц стенки тела, имеющих мезотелиальное происхождение.

**Кровеносная система** — это специализированная часть компартмента соединительной ткани, состоящая из связанных друг с другом сосудов и полостей, по которым течет жидкость — **кровь**. Поскольку кровеносная система (и соединительная ткань, частью которой она является) находится между двумя противоположными эпителиями, базальные пластинки последних становятся единственной выстилкой сосудов и полостей. У книдарий и гребневиков соединительная ткань (мезоглея) всегда желеобразная, а не жидкая, и несет опорную функцию. Транспорт газов и питательных веществ через мезоглею происходит путем диффузии, а не конвекции. Только представители Bilateria имеют кровеносную систему, в которой осуществляется конвективный транспорт (поток) жидкой соединительной ткани (крови). Соединительная ткань вообще и кровеносная система двусторонне-симметричных животных в частности в процессе индивидуального развития возникают из бластоцеля эмбриона. У крупных билатерии газообмен осуществляется через специализированные структуры, обладающие большой площадью поверхности. У животных, обитающих в воде, эти образования обычно представляют собой выросты поверхности тела, или жабры, хотя бывают и исключения. Наземные животные жабр не имеют, но зато у них есть легкие или система вентилируемых наполненных воздухом трубок — трахей.

Диффундирующий через поверхность органов дыхания кислород может транспортироваться либо в виде раствора в плазме или в целомической жидкости, либо связываться с дыхательным пигментом, содержащимся в этих жидкостях. Дыхательный пигмент увеличивает способность крови или целомической жидкости переносить кислород. Разные Bilateria спорадически приобретали три разных дыхательных пигмента: гемоглобин, гемэритрин и гемоцианин. Гемоглобин широко распространен у двусторонне-симметричных животных и даже встречается у растений, гемоцианин бывает только у моллюсков и членистоногих, а гемэритрин обнаружен лишь у представителей нескольких таксонов (нечленистые брахиоподы, полихеты — магелонида, сипункулиды и приапулиды). Все дыхательные пигменты связываются с кислородом обратимо. Они присоединяют кислород, когда его парциальное давление высоко, и освобождают, когда оно снижается. \*

**Экскреция**, или удаление избытка веществ (или побочных продуктов их метаболизма), поступающих в тело животного извне, обеспечивает поддержание постоянства внутренней среды в организме (гомеостаз). Такими веществами могут быть вода, соли и побочные продукты клеточного метаболизма, особенно азотистые остатки. У большинства водных беспозвоночных азот, образующийся при метаболизме белков, выводится в виде аммиака. Он очень токсичен, однако растворим в воде. Аммиак диффундирует через стенку

тела (часто через жабры), а затем в разбавленном виде уносится течениями. Вода обычно поступает в тело водных организмов или покидает его путем осмоса. Вещества, растворенные в целомической жидкости и крови, включая плазму и дыхательные белки, осмотически активны. Совместно эти вещества могут повысить осмотическое давление внеклеточной жидкости в организме настолько, что оно становится выше, чем в окружающей воде и даже в морской. В результате осмоса вода поступает из внешней среды в организм, который должен «приложить усилия», чтобы удалить избыточную воду. Двусторонне-симметричные животные решают эту задачу, откачивая воду с помощью специальных ресничных канальцев — **нефридиев**. В удаляемую нефридиями воду также поступают побочные продукты метаболизма, избыточные ионы, использованные гормоны и, возможно, поступающие с пищей токсины. Образующаяся в результате этого процесса жидкость называется **мочой**.

У двусторонне-симметричных животных зародышевые клетки и гонады образуются из мезодермы. В зависимости от строения и размеров тела гонады бывают трех основных типов. **1.** Если гонада находится в целоме, включающем метанефридии, она залегает в мезотелий. Формирующиеся гаметы поступают в просвет целома, а выход гамет наружу осуществляется через метанефридии. **2.** Если гонада локализуется в гемоцеле или окружена сплошной клеточной массой, или, наконец, в целоме, лишенном метанефридий, она имеет собственную стенку и напоминает мешок. Стенка такой мешковидной гонады изнутри выстлана мезодермальным эпителием, в котором и залегают половые клетки. С внешней средой гонада соединена специальным половым протоком — гонодуктом. **3.** У некоторых очень мелких беспозвоночных, у которых тело лишено полости, гонады представляют собой простые скопления половых клеток, не окруженные эпителием. В этом случае гаметы выходят наружу либо через гонодукт, либо через разрывы в стенке тела.

В процессе эмбрионального развития у всех двусторонне-симметричных животных обязательно осуществляется гастрuliaция и формируются эмбрионы с тремя зародышевыми листками — **эктодермой, мезодермой и энтодермой**. Наличие трех зародышевых листков у эмбрионов присуще не только билатеральным животным — трехслойность характерна и для эмбрионов гребневиков. Однако у билатерально-симметричных животных в процессе последующего развития производные этих листков, как правило, оказываются более разнообразными и характеризуются более глубокой специализацией, нежели у их радиально-симметричных родственников. У большинства билатерии каждый зародышевый листок превращается в эпителий взрослого организма: эктодерма становится **эпидермисом**, мезодерма — **мезотелием**, а энтодерма — **гастродермисом**. Эпидермис покрывает тело, выделяет кутикулу (экзоскелет), а также содержит сенсорные, железистые, ресничные и другие клетки, включая абсорбционные. Нервная система в значительной своей части образуется в эпидермисе, и нередко ее локализация только эпидермисом и ограничена. Мезотелий выстилает целома, образует мускулатуру, септы и мезентерии и вместе с гаметами входит в состав гонад. Мезотелий часто включает мускульные, ресничные, секреторные, абсорбционные и запасающие клетки. Он также дает начало в результате трансформации эпителия в мезенхиму неэпителиальным клеточным формам — кровяным тельцам, целомоцитам и клеткам соединительной ткани. Гастродермис выстилает среднюю кишку и содержит ресничные, секреторные, абсорбционные и запасающие клетки. **Бластоцель** — зародышевый компартмент соединительной ткани, дифференцируется в кровеносные сосуды, синусы, гемоцель, кровь и в структурную соединительную ткань.

Систематики, использующие морфологические или молекулярные методы, сходятся на том, что таксон Bilateria следует делить на две крупные группы: первичноротые (Protostomia) и вторичноротые (Deuterostomia). К вторичноротым животным относят полухордовых, иглокожих, хордовых и (иногда) щетинкочелюстных, а к первичноротым — всех остальных билатерии: моллюсков, членистоногих, кольчатых и плоских червей и т.д. Первичноротые животные, как правило, имеют спиральное дробление, бластопор эмбриона

становится ртом (или и ртом, и анусом) взрослого животного, а мезотелий, когда он есть, имеет схизоцельное происхождение. У вторичноротых животных дробление обычно радиальное, бластопор превращается в анус, рот образуется заново за счет впячивания небольшого участка эктодермы, а мезотелий образуется энтероцельным способом.

### **Общая характеристика плоских червей**

1. Плоские черви трёхслойные организмы тело которых состоит из экто-, энто- и мезодермы. Тело сплющено дорзо-вентрально. Размеры от 0,5мм до 30-40 метров.

2. Имеются мускульные ткани, которые вместе с эктодермой образуют кожно-мускульный мешок.

3. Промежутки между системой органов заполнены паренхимой - соединительной тканью мезодермального происхождения.

4. По сравнению с кишечнополостными пищеварительная система плоских червей более развита и состоит из двух отделов передней и средней кишки ануса и задней кишки нет.

5. Нервная система более развита, имеется парный мозговой узел-ганглий и продольные нервные стволы, соединенные между собой перемычками. Такой тип нервной системы называется ортогон.

6. Кровеносная и дыхательная системы не сформированы.

7. Появились первые примитивные органы выделения – протонефридии. Это звёздчатые клетки с отходящими от них канальцами, которые, соединяются в единый канал, заканчивающийся выводным отверстием.

8. Все плоские черви гермафродиты.

Плоские черви (Platyhelminthes) — как правило, маленькие, водные организмы, имеющие мягкое тело. Они не роются в грунте, а перемещаются по поверхности камней и водорослей, между частицами грунта и детрита, а также в тканях животных-хозяев. Таксон Platyhelminthes включает свободноживущих ресничных червей (Turbellaria) и две паразитические группы: сосальщиков (Trematoda) и ленточных червей (Cestoda). Все плоские черви лишены целома, кровеносной системы и кутикулы, а представители паразитических таксонов не имеют также эпидермиса, а иногда и кишки. Из-за отсутствия этих структур анатомическое строение плоских червей оказывается довольно простым, исключение составляет лишь весьма сложно организованная репродуктивная система. Тем не менее разнообразие Platyhelminthes очень велико, хотя в основе их организации лежит относительно простой план строения. Плоские черви представлены приблизительно 20 000 видами и множеством таксонов более высокого ранга, а разнообразие их биологии поражает воображение.

Многообразие плоских червей дает любопытный и поучительный материал для анализа особенностей их морфофункциональной организации и эволюции. Свободноживущие плоские черви дали начало паразитическим сосальщикам и ленточным червям, среди которых есть крайне опасные паразиты человека. Какие же особенности строения и биологии, присущие плоским червям, позволили им «переступить черту» и перейти к паразитизму? Несомненно, одним из факторов был небольшой размер тела (длина большинства плоских червей не превышает 1 мм) — эндопаразиты должны быть меньше хозяев. Другим фактором явилось то, что, будучи крошечными или действительно обладая очень плоским телом, представители Platyhelminthes с самого начала были приспособлены к обитанию в узких и тесных пространствах, что и позволило им поселяться в полостях различных органов и даже в толще тканей других организмов. Большинство свободноживущих плоских червей обитает в щелях между камнями или в узких промежутках, остающихся в друзах моллюсков и плотных поселениях других прикрепленных животных. Часто они заселяют интерстициаль — заполненные водой промежутки между песчинками.

Отсутствие циркуляторной системы (кровеносной системы и целома у них нет) заставляет плоских червей использовать диффузию, как единственный механизм транспорта. А это налагает определенные размерные ограничения: расстояние между источником того или иного продукта и местом его использования или удаления должно быть невелико во всех транспортных системах, включая те, которые отвечают за газообмен и транспорт питательных веществ и продуктов экскреции.

Наверное, самый важный вопрос, касающийся плоских червей, можно сформулировать следующим образом: является ли отсутствие у них кровеносной системы и целома первичным или же вторичным состоянием? От кого и как произошли плоские черви: возникли они в результате пedomорфоза крупных, вторичнополостных предков или же их относительно простое строение может рассматриваться как свидетельство их примитивности? Именно так склонно считать большинство морфологов. Однако на протяжении всей истории изучения Platyhelminthes эта точка зрения неоднократно подвергалась сомнению, а последние данные молекулярной систематики тоже свидетельствуют не в пользу традиционных взглядов. От ответа на этот вопрос зависит и судьба наших представлений о том, каким был предок двусторонне-симметричных животных: был ли он крупным или маленьким? Имел ли он целом или нет? А может быть, жизненный цикл этого крупного, обладавшего целомом предка включал маленькую, лишённую целома личинку? Плоские черви, которые вызывают столько противоречивых оценок, превратились в арену борьбы самых разных научных идей. Обнаружение сестринского таксона Platyhelminthes и определение истинного положения плоских червей среди двусторонне-симметричных животных — цель многих современных исследований, посвященных филогении беспозвоночных животных.

#### **Класс Turbellaria-ресничные черви**

Турбеллярии — главным образом водные и в подавляющем числе случаев морские организмы. Как правило, они живут на дне в иле и песке, под камнями и раковинами моллюсков, в зарослях водорослей. Относительно немногие ведут пелагический образ жизни. Многие микротурбеллярии входят в состав интерстициальной фауны. Они движутся в заполненных водой пространствах между частицами песка, как змеи в гряде камней. Пресноводные турбеллярии — обитатели бентоса озер, прудов, ручьев и родников. Немногочисленные наземные турбеллярии поселяются во влажных местах. В течение дня они, как правило, прячутся в лесной подстилке, под камнями и бревнами, выходя оттуда лишь ночью в поисках пищи. Большинство наземных турбеллярий — обитатели тропиков, но некоторые встречаются и в умеренных широтах. К последним относятся североамериканские виды-вселенцы *Bipalium kewense*, *B. adventitium* и родственные формы.

#### **Стенка тела**

Тело турбеллярии покрыто однослойным ресничным эпидермисом, каждая ресничная клетка которого несет много ресничек. Вихревое движение микроскопических частиц около поверхности ресничного эпидермиса дало название таксону Turbellaria (латинское слово turbo означает «вихрь, круговращение»). У некоторых макротурбеллярий и изредка у микротурбеллярий реснички находятся только на вентральной поверхности тела или преобладают на ней. Короткие микроворсинки располагаются на поверхности клеток эпидермиса между ресничками. Кутикула отсутствует. У некоторых турбеллярий эпидермис представляет собой синцитий. В этом случае границы между клетками, если и выражены, то лишь частично: цитоплазма покровных структур все равно оказывается непрерывной. Но обычно клеточные границы отсутствуют полностью. Эпидермис подостлан базальной пластинкой, или базальной мембраной, за исключением представителей группы Acoela, у которых внеклеточный матрикс сильно редуцирован.

Поскольку кутикула отсутствует, турбеллярии обычно используют для поддержания стенки тела базальную пластинку и внутриклеточные цитоскелетные фибриллы. Самый обычный внутриклеточный цитоскелет представлен слоем актиновых волокон, образующих плотную сеточку (терминальная сеть), непосредственно в клетках

эпидермиса. По-видимому, этот слой помогает эпидермису выдерживать механические нагрузки. Свидетельство опорной роли базальной пластинки обнаружено у необычных морских турбеллярий, у которых базальная пластинка укреплена известковыми спиклами. У представителей одного таксона (Acoelomorpha) имеется сеть взаимосвязанных ресничных корешков. Возможно, эта сеть укрепляет эпидермис и тем самым компенсирует слабое развитие внеклеточного матрикса у представителей этой группы. У некоторых видов опорную функцию выполняют также кишка или мезодермальная паренхима.

Эпидермис турбеллярии содержит многочисленные железы. Хотя железистые клетки могут полностью залегать в пределах эпидермиса, обычно они погружены в слои мышц или залегают глубже, так что только проток железы пронизывает эпидермис (или гастродермис). Железы могут выделять клейкие вещества, слизь и другие продукты секреции. Турбеллярии, которые обладают небольшими размерами и лишены локомоторных придатков, в основном «скользят» по субстрату за счет биения ресничек. Тем не менее у многих турбеллярий имеется хорошо развитая сложная мускулатура, позволяющая совершать разнообразные движения.

Мышцы располагаются в виде решетки, образованной двумя слоями мышечных волокон: наружное положение занимают кольцевые мышцы, а непосредственно под ними располагаются продольные. Между этими двумя основными слоями у многих турбеллярий имеются также два дополнительных слоя **диагональных мышц**, расположенных под углом к продольной оси тела и крест-накрест по отношению друг к другу. Кроме того, некоторые крупные плоские турбеллярии имеют дорсовентральные мышцы и дополнительные слои кольцевых и продольных мышц.

### **Нервная система и органы чувств**

Строение нервной системы турбеллярий варьирует у представителей разных таксонов. Особенно изменчивы количество и расположение нервных тяжей. Как правило (возможно, это примитивное состояние), нервная система состоит из субэпидермального мозга, имеющего вид кольца, от которого к заднему концу тела отходят один или несколько (это зависит от систематической принадлежности конкретной формы) нервных тяжей. Когда от мозга отходят несколько пар продольных нервов, они обычно равноудалены друг от друга, что придает нервной системе черты радиальной симметрии. Продольные нервные тяжи соединяются с нервной сетью, залегающей под мышечными слоями стенки тела. Эта внутренняя нервная сеть в свою очередь связана с двумя другими, занимающими периферическое положение сетями, одна из которых залегает между эпидермисом и мускулатурой, а вторая непосредственно в эпидермисе. И хотя нервные элементы уже отчасти сконцентрированы в мозге и продольных тяжях, в целом нервная система еще сохраняет диффузный характер и напоминает нервные сети книдарий и полухордовых. Нервная сеть, по-видимому, хорошо обеспечивает эффективную иннервацию «двумерной», организованной в виде пластов мускулатуры стенки тела. У некоторых турбеллярий мускулистая глотка и средняя кишка могут обладать специализированной нервной сетью. Многие турбеллярии вместо кольцевого мозга и многочисленных нервных тяжей приобрели концентрированный двусторонне-симметричный мозг и два вентролатеральных продольных нервных тяжа. Такое строение нервной системы характерно, например, для широко распространенных планарий из рода *Dugesia*, у которых наряду с этим сохраняется периферическая нервная сеть, связанная с мышечной «решеткой». Продольные тяжи соединены поперечными комиссурами, расположенными через равномерные промежутки. Это придает нервной системе вид лестницы. Такой достаточно высокий уровень организации нервной системы предполагает существование определенной иерархической соподчиненности, когда одни ее отделы контролируют функционирование других, что недостижимо в простых нервных сетях. У всех турбеллярий нервная система относительно примитивна, поскольку в ней отсутствуют ганглии (за исключением мозга). Однако в ней присутствуют типичные сенсорные, двигательные и вставочные нейроны. Глазки, организованные по типу пигментного бокала, характерны для большинства турбеллярий.

Обычно их два, но довольно часто встречаются виды с двумя или тремя парами глаз. У макротурбеллярий, включая наземных планарий, может быть много глаз, расположенных группами над мозгом и в щупальцах или же равномерно распределенных по краю тела. Наиболее важная функция глаз состоит в том, чтобы животное могло определять направление на источник света. Большинство турбеллярии имеют отрицательный фототаксис. Если направить на плывущую планарию луч яркого света, то она прекращает двигаться, опускается на дно и уползает в поисках укрытия. Из других органов чувств турбеллярии наиболее заметныстатоцисты. Они встречаются, однако, только у представителей нескольких таксонов (прежде всего, у Catenulida, Acoelomorpha и Seriata). Статоцисты турбеллярий непарные и расположены медиально около мозга. Каждыйстатоцист состоит из капсулы, полость которой заполнена жидкостью, а в центре находится конкреция, называемаястатолитом. Иногдастатолитов встатоцисте бывает больше: у представителей Nemertodermatida, например, их два. Посколькустатоцисты турбеллярий в целом похожи настатоцисты некоторых гребневиков и медуз книдарий, предполагают, что они выполняют также функцию рецепторов силы тяжести. Однако в отличие отстатоцистов двухслойных животныхстатоцисты турбеллярий не имеют сенсорных ресничек. Статолит контактирует с неспециализированной стенкой капсулы. Механизм восприятия сигнала в этом случае неизвестен. Одноклеточные ресничные рецепторы, большинство из которых, возможно, являются механорецепторами, распределены по всему телу, но особенно многочисленны на щупальцах, аурикулах и по краю тела. Специализированные ямки или бороздки на голове содержат сенсорные клетки — вероятно, хеморецепторы, которые могут использоваться при поисках пищи или партнеров.

### Паренхима

Компартмент соединительной ткани между мускулатурой стенки тела и кишкой называется **паренхимой**. Подобно типичной соединительной ткани, паренхима большинства макротурбеллярий состоит из клеток, заключенных в волокнистый внеклеточный матрикс. Эта схема может модифицироваться в двух направлениях. Во-первых, паренхима лш/фотурбеллярий содержит мало внеклеточного матрикса, а у представителей одного из таксонов (Acoela) внеклеточный матрикс почти полностью отсутствует, и паренхима в основном состоит из клеток. Во-вторых, у некоторых пресноводных Catenulida внеклеточный матрикс паренхимы хотя и хорошо развит, но он не волокнистый, а жидкий. Фактически образуется настоящий гемоцель, который может принимать участие в процессах внутреннего транспорта и служить гидроскелетом. Клетки паренхимы плоских червей весьма разнообразны. Здесь мы упоминаем только клетки, функция которых известна. Эпидермальные **замещающие клетки** мигрируют из паренхимы на поверхность тела, где заменяют любые поврежденные или утраченные эпидермальные клетки. Необходимость в столь необычном способе замены вызвана тем, что клетки эпидермиса взрослого животного теряют способность к нормальному митотическому делению. Эпидермальные замещающие клетки расположены непосредственно под стенкой тела. Каждая такая клетка содержит группу центриолей, которые позже станут базальными телами ресничек. Многие турбеллярий имеют популяции тотипотентных клеток, называемых **необластами**, которые играют важную роль в заживлении ран и регенерации. Они могут также давать начало эпидермальным замещающим клеткам. Другой распространенный тип клеток паренхимы — **стационарные паренхимные клетки**. Это крупные разветвленные клетки, которые образуют щелевые контакты с другими клетками паренхимы, а также с клетками эпидермиса и гастродермиса. Таким образом, стационарные клетки осуществляют связь между всеми тканевыми слоями тела. Щелевые контакты — это межклеточные каналы для быстрого транспорта метаболитов. Их присутствие указывает на то, что сеть связанных ими клеток представляет собой единую функционально целостную систему. В отсутствие циркуляторной системы эта сеть, возможно, обеспечивает осуществление межклеточного транспорта. В паренхиме некоторых планарий встречаются **пигментные клетки** и **хроматофоры**.



Последние позволяют животному изменять интенсивность окраски, когда пигмент в клетке плотно концентрируется в одном месте или, наоборот, рассеивается по всему ее объему. Известно, что работа хроматофоров контролируется мозгом. Задняя половина разрезанного пополам темного червя не изменяет окраски до тех пор, пока не регенерирует мозг. По крайней мере, у одного представителя Acoela (*Paratomella rubra*) и у некоторых Rhabdocoela содержащие гемоглобин клетки паренхимы придают телу красный цвет. Вероятно, функцией этих клеток является запасание кислорода, который используется, когда животное оказывается в бедных кислородом слоях песка.

### Пищеварительная система и питание

Пищеварительная полость (кишка) турбеллярий обычно представляет собой слепо замкнутый мешок. И заглатывание пищи, и выведение непереваренных остатков из пищеварительной системы осуществляются через ротовое отверстие. Анус или многочисленные анусы встречаются только у некоторых очень длинных червей, а также у некоторых видов с сильно разветвленным кишечником. У таких форм чрезвычайная длина или сложное ветвление кишки, по-видимому, затрудняют возвращение непереваренных остатков к ротовому отверстию. Стенка кишки однослойна и состоит из фагоцитирующих и железистых клеток. Внутренняя поверхность кишки более примитивных турбеллярий несет многочисленные реснички, как у представителей некоторых крупных таксонов (Catenulida, Macrostomida, некоторые Polycladida), но у представителей большинства других таксонов реснички в пищеварительной системе отсутствуют. «Кишка» Acoela вообще не имеет просвета. Обычно она представляет собой синцитий, одетый общей клеточной мембраной. Само название таксона «Acoela» — «лишенные полости» отражает отсутствие полости в пищеварительной системе. Форма кишки в какой-то мере определяется размерами червей. Кишка микротурбеллярий обычно представляет собой простой, неразветвленный мешочек или слепо замкнутую трубку. У плоских макротурбеллярий кишка обычно снабжена боковыми ветвями (дивертикулами), которые простираются до края тела. Эти ветви не только увеличивают объем отдела пищеварительной системы, в котором осуществляется переваривание пищи, и площадь поверхности, через которую всасываются продукты, образующиеся в результате этого процесса, но и обеспечивают транспорт питательных веществ ко всем частям тела. Фактически они выполняют функцию гастроваскулярной системы.

Рот часто расположен по середине вентральной поверхности, но может находиться также на переднем или заднем конце тела или практически в любой точке, расположенной вентрально вдоль средней линии тела. Все зависит от таксономической принадлежности конкретной формы.

Большинство турбеллярий имеет специализированную, снабженную железами глотку, но ее строение сильно варьирует. У представителей одного таксона (Acoela) глотка вообще отсутствует (**нулевая глотка**), и рот ведет непосредственно к пищеварительному синцитию. У представителей других таксонов глотка варьирует от простой покрытой ресничками трубки, которая называется **простой глоткой** (например, у Macrostomida и Catenulida), до сложных, способных выдвигаться наружу органов у более высокоорганизованных турбеллярий (Polycladida и все Neophora). Один из возможных вариантов — **складчатая глотка** представителей Polycladida, Tricladida и Proseriata. К этим таксонам в основном относятся макротурбеллярий с разветвленным кишечником. Складчатая глотка — это длинная, мускулистая трубка, которая в сокращенном состоянии имеет складку и втянута в особое углубление (глоточное влагалище). Своего рода запас тканей в области складки позволяет глотке во время питания выдвигаться наружу через рот. Складчатая глотка, выступающая из ротового отверстия, может быть направлена назад, что свойственно обычным пресноводным планариям, но может быть и противоположный вариант: если глотка прикрепляется к заднему концу влагалища, то при выдвигении она направлена вперед. **Бульбовидная глотка** представителей Rhabdocoela — это мускулистое образование округлой или слегка овальной формы, отделенное от окружающей паренхимы

пограничной пластинкой (септой). Если бы не подобная изоляция, обладающая высокой инерционностью, паренхима оказывала бы демпфирующее, гасящее влияние на работающую, как мышечный насос, глотку. У представителей многих видов бульбовидная глотка может выдвигаться из ротового отверстия. Турбеллярии, лишенные глотки или обладающие простой глоткой, обычно питаются одноклеточными водорослями и, возможно, бактериями и простейшими. Складчатая глотка характерна для хищных форм, а бульбовидная глотка присуща хищникам и паразитическим сосальщикам. По сути дела, появление сосущей бульбовидной глотки у свободноживущих плоских червей — одна из предпосылок, сделавшая возможным их переход к паразитизму.

Турбеллярии чаще всего плотоядны. Они охотятся на различных мелких беспозвоночных, а также питаются мертвыми животными, тела которых опускаются на дно водоема. По крайней мере, у некоторых видов (например, у планарий) испускаемые потенциальной жертвой вещества стимулируют пищевое поведение. Обычной добычей турбеллярии являются простейшие, коловратки, личинки насекомых, мелкие ракообразные, улитки и мелкие кольчатые черви, однако некоторые морские виды питаются сидячими животными, например мшанками и мелкими оболочниками. Представители вида *Stylochus frontalis* (Polycladida) поедают живых устриц, за что получили название «устричные пиявки». *Stylochus triparitus* питается морскими желудями (усоногими раками), а пищей турбеллярии *Pseudoceros crozieri* из Вост. Индии служат колониальные оболочники *Ecteinascidia turbinata*. Однако, как уже было сказано, не все турбеллярии хищники. Некоторые бескишечные турбеллярии, макростомиды и поликлады питаются водорослями, особенно часто диатомовыми. Взрослые черви ряда видов являются хищниками, в то время как ювенильные особи питаются диатомовыми водорослями. В паренхиме некоторых бескишечных турбеллярий поселяются зоохлореллы, зооксантеллы или диатомовые водоросли. По крайней мере, один из таких видов (*Symsagittifera roscoffensis*) получает от своих симбиотических водорослей питательные вещества: когда симбионты присутствуют в его тканях, эти черви не нуждаются в других источниках пищи.

Многие турбеллярии охватывают добычу своим телом, обволакивая ее слизью, или прикрепляют ее к субстрату с помощью адгезивных органов. Виды рода *Mesostoma* парализуют добычу ядовитой слизью. Известно, что некоторые ресничные черви пронзают жертву пенисом, который заканчивается прочным стилетом и выдается изо рта. Интерстициальные турбеллярии из группы *Kalyptorhynchia* (Rhabdocoela) на переднем конце тела несут хоботок, приспособленный для захвата добычи. Самый кончик хоботка может быть липким или нести очень цепкие крючки. Хоботок этих турбеллярий не связан с ротовым отверстием и бульбовидной глоткой.

Турбеллярии заглатывают пищу целиком или по частям. Черви с простой глоткой глотают пищу целиком. Это характерно также для хищников и падальщиков, хотя некоторые из них поглощают пищу исключительно по частям. Например, турбеллярий, относящиеся к таксону Tricladida, своей вытянутой трубковидной глоткой пронзают покровы живой жертвы или мертвого животного и высасывают их содержимое. Если жертвой является ракообразное, то турбеллярия может проткнуть его покровы там, где последние наиболее тонкие, например в районе сочленяющихся мембран между сегментами тела. Проникновению глотки в тело жертвы и поглощению ее тканей способствуют протеолитические ферменты (эндопептидазы). Выделяющие их глоточные железы открываются на кончике глотки. Частично переваренная пища, переведенная в жидкое состояние, закачивается в кишку за счет перистальтических сокращений глотки. Опыты, проведенные на бескишечной турбеллярии *Convoluta convoluta*, показали, что эти черви захватывают и поглощают мелкую добычу с помощью пищеварительного синцития, который частично высовывается через рот. Более крупная добыча с силой проталкивается в рот. В обоих случаях пища, вероятно, попадает в синцитий путем фагоцитоза.

Первая стадия пищеварения протекает внеклеточно. Гидролиз проглоченной пищи осуществляется ферментами, которые выделяются глоточными железами, однако в

этом процессе участвуют и дополнительные ферменты (также эндопептидазы), поставляемые секреторными клетками самой кишки. Образовавшиеся пищевые частицы захватываются фагоцитарными клетками кишечника. Эндопептидазы запускают внутриклеточное пищеварение в везикулах при низких значениях pH. Приблизительно через 8—12 ч после начала фагоцитоза содержимое везикул становится щелочным, что маркирует появление экзопептидаз, липаз и карбогидраз, необходимых для завершения пищеварения. Эксперименты показали, что пресноводные планарии, а также многие другие турбеллярий могут выносить длительное голодание. В экстремальных ситуациях они переваривают часть собственной кишки, а также всю паренхиму и ткани половой системы.

Хотя слово «паразитизм» применительно к плоским червям сразу ассоциируется с сосальщиками и ленточными червями, среди турбеллярий есть также комменсалы и паразиты. В основном это пресноводные и морские представители таксона *Dalyellioida* из группы прямокишечных турбеллярий (*Rhabdocoela*), а также представители пресноводного таксона *Temnoscaphalida*. Турбеллярии-комменсалы живут в мантийной полости моллюсков и на жабрах ракообразных. Представителям рода *Bdelloura* (*Tricladida*) — эктокомменсалам, поселяющимся на жаберных ножках мечехвостов, достается часть собранной хозяином пищи. Паразитические виды обитают в кишке и полости тела моллюсков, ракообразных и иглокожих, а также на коже рыб. Представители семейства *Fecampiidae* (*Rhabdocoela*) — эндопаразиты гемоцеля ракообразных. Эти турбеллярии не имеют пищеварительного тракта и поглощают питательные вещества всей поверхностью тела.

### Экскреция

Азот, образовавшийся в результате метаболизма белков, турбеллярий выводят из организма в виде аммиака, который диффундирует через поверхность тела. Однако избыток воды и, вероятно, некоторые продукты метаболизма выводятся протонефридиями, несущими полицилиарные терминальные клетки. Поскольку у турбеллярий отсутствует циркуляторная система, способная доставлять избыток воды и другие продукты обмена из отдаленных участков тела к компактной почке, их терминальные клетки обычно распределены по всему объему тела. Обычно они располагаются вблизи всех тканей и органов на расстоянии, не превышающем пределы, в которых может эффективно осуществляться простая диффузия. Исключение составляют лишь катенулиды (*Catenulida*). У них в передней части тела имеется всего один протонефридий. Он расположен в гемоцеле, в котором циркулирует полостная жидкость (кровь). Продукты обмена из терминальных клеток поступают в систему анастомозирующих каналов, внутренняя поверхность которых иногда несет реснички. В конечном счете, каналы открываются наружу одной или несколькими порами, что зависит от видовой принадлежности конкретной формы. В отличие от всех остальных турбеллярий представители *Acoelomorpha* — почти исключительно морские организмы — лишены нефридиев.

### Размножение

Для многих турбеллярий, в первую очередь пресноводных, характерно бесполое размножение, которое осуществляется путем поперечного или, что бывает редко, продольного деления. Иногда встречается и почкование. Большие пресноводные планарии обычно делятся на две части, у которых в процессе последующей регенерации восстанавливаются недостающие участки тела. Плоскость деления обычно находится позади глотки. Разъединение фрагментов, по-видимому, связано с локомоцией: в то время как передняя половина продолжает двигаться вперед, задний конец червя прикрепляется к субстрату. В результате червь разрывается на две части. У представителей родов *Catenula*, *Stenostomum* и *Microstomum* тело родительской особи превращается в цепочку зооидов, которые затем отделяются и становятся самостоятельными организмами. Этот процесс называется **паратомией**. Такая форма размножения напоминает стробиляцию сцифомедуз.

Если дифференцировка (или регенерация) происходит после деления, то процесс размножения называется **архитомией**. Архитомия тела на несколько фрагментов встречается

у ряда пресноводных (например, представителей рода *Phagocata*) и некоторых наземных планарий. У *Phagocata* каждый фрагмент формирует цисту, в которой происходит регенерация. Позже из цисты выходит маленький, полностью сформированный червь.

Почкование встречается прежде всего у бескишечных турбеллярий, например *Convolutriloba*. Представители этого рода отпочковывают дочерних особей от любой лопасти своего трехлопастного заднего конца. Переднезадние оси дифференцирующей почки и родительской особи направлены в противоположные стороны. Когда и старый, и формирующийся организмы, используя реснички, начинают двигаться в разные стороны, они отрываются друг от друга и переходят к самостоятельному существованию.

Характер размножения контролируется длиной светового дня и температурой. Например, пресноводные планарии, подавляющее большинство которых обитает в районах с умеренным климатом, летом размножаются вегетативно путем деления, а осенью приступают к половому размножению. Стимулами, инициирующими переход от

агамного к половому способу размножения, являются укорочение светового дня и понижение температуры. В лабораторных условиях культуры *Catenula* размножались бесполом способом целых шесть лет, половое размножение в течение этого периода не было отмечено ни разу. Основной репродуктивной стратегией многих представителей *Catenulida* является партеногенез. Весьма обычная *Dugesia darotocephala* (эти планарии легко разводятся в лабораторных условиях и часто используются в разнообразных исследованиях) делится только ночью. Днем мозг планарии вырабатывает вещество, которое подавляет процесс деления. Повидимому, продукция этого ингибитора контролируется продолжительностью светлого времени суток, т.е. относится к числу фотопериодических реакций организма.

Все турбеллярии, за исключением небольшого числа специализированных паразитических видов, — гермафродиты. Для них характерны копуляция и соответственно внутреннее оплодотворение. Турбеллярии производят относительно немного яиц, поскольку сами они — животные мелкие, а естественный нижний предел размеров яиц составляет приблизительно 50 мкм. Развитие обычно прямое, но у крупных морских многоветвистых турбеллярий (*Polycladida*) из откладываемых последовательными порциями многочисленных яиц развиваются планктотрофные личинки. Таким образом, представителям этого таксона свойственно не прямое развитие.

За некоторыми исключениями (представители *Acoela* и ряд других видов), гонады турбеллярий, имеющие вид мешочков, ограничены эпителием и, следовательно, изолированы от окружающей их паренхимы. Мужская и женская части половой системы имеют сложное строение, варьирующее у представителей разных таксонов. Мы описываем строение половой системы турбеллярии лишь в обобщенном виде. Мужская половая система обеспечивает выведение спермы наружу. Она состоит из парных семенников, семяпроводов, семенного пузырька (мешочка для запасаения собственной спермы) и пениса (совокупительного органа). Пенис может быть вооружен стилетом и часто в него поступает секрет специальной простатической железы. Женская половая система обеспечивает поступление полученной от партнера спермы внутрь. Она открывается наружу женским половым отверстием, или гонопором (влагалищем). Далее следуют копулятивная сумка (копулятивная бурса) и семяприемник. Последние два органа предназначены соответственно для кратковременного и длительного хранения полученной от партнера спермы. Яйца созревают в парных яичниках, откуда по яйцеводам поступают к женскому половому отверстию. Яйца откладываются по одному или скрепляются в единую яйцевую массу. Некоторые турбеллярии имеют более двух семенников или яичников.

Еще один дополнительный орган женской половой системы — матка — используется в качестве временного хранилища сформированных яиц. Матка может представлять собой слепо замкнутый мешочек (некоторые *Rhabdocoela*) или просто расширенный участок яйцевода (*Polycladida*). Однако большинство турбеллярий лишено матки, так как одновременно они откладывают лишь несколько яиц.

### **Класс: Trematoda – Сосальщики**

В таксон Trematoda входят два близкородственных таксона паразитических плоских червей: Digenea — обширная группа, имеющая большое экономическое и медицинское значение, и Aspidogastrea — маленькая, лишенная практической значимости группа.

### **Digenea**

#### **Биология и жизненный цикл**

Дигенетические сосальщики — широко распространенные эндопаразиты представителей всех основных таксонов позвоночных животных: рыб, амфибий, рептилий, птиц и млекопитающих. Некоторые сосальщики вызывают у крупного рогатого скота и человека болезни, которые приводят к истощению организма. Дигенетические сосальщики, которых описано около 11 000 видов, т.е. больше, чем всех остальных плоских червей, вместе взятых, по разнообразию занимают второе место среди паразитических Metazoa, уступая только круглым червям (Nematoda). Жизненный цикл сосальщиков реализуется с участием двух или более хозяев, в которых развиваются паразитические стадии. Последние чередуются по крайней мере с двумя свободноживущими, инвазионными стадиями, что и отражено в названии таксона Digenea: «два поколения». Первым промежуточным хозяином в подавляющем большинстве случаев является брюхоногий моллюск. В качестве второго промежуточного хозяина (если, конечно, он участвует в осуществлении жизненного цикла) часто используются членистоногие животные или рыбы. Окончательным хозяином является позвоночное животное. Хотя детали жизненного цикла варьируют у разных видов, обобщенная схема жизненного цикла дигенетических сосальщиков имеет следующий вид: зигота → личинка мирацидий → спороциста → редия → церкария → метацеркария → гермафродитная особь (марита). Цикл начинается, когда половозрелая гермафродитная особь (марита) откладывает «яйца» («яйцо», как уже говорилось выше, представляет собой зиготу и вителлоциты, заключенные в общую оболочку, или скорлупку), которые выводятся наружу вместе с фекалиями, мочой или мокротой хозяина. Если «яйца» оказываются на земле, их может проглотить наземная улитка, но если «яйца» попадают в воду, из них вылупляется покрытая ресничками, плавающая личинка — мирацидий, которая пробуравливает эпидермис пресноводного брюхоногого моллюска и внедряется в его ткани. Во время проникновения в хозяина или после завершения этого процесса мирацидий сбрасывает ресничный эпидермис, который заменяется неоидермисом. Оказавшись внутри моллюска, мирацидий превращается в мешковидную, лишенную кишки спороцисту, которая содержит несколько эмбрионов (зародышевых шаров).

Развиваясь, эмбрионы превращаются в спороцисты или в редий. Последние имеют рот, глотку и кишку, а также содержат собственные эмбрионы. Эмбрионы, содержащиеся в редиях, развиваются в церкарий. Церкария имеет зачаток пищеварительной системы, присоски и хвост. Покинув моллюска-хозяина, она плавает в поисках второго промежуточного хозяина или оседает на водные растения или другие предметы и превращается в метацеркарию. Метацеркария должна быть съедена окончательным хозяином. Если жизненный цикл включает второго промежуточного хозяина (как правило, членистоногое или рыбу), то церкария проникает в это животное, отбрасывает хвост и также превращается в метацеркарию, но инцистируется она при этом в тканях хозяина. Когда «свободные» метацеркарии или метацеркарии, находящиеся в промежуточном хозяине, поедаются окончательным хозяином (позвоночным животным), они выходят из цист (экцистируются), мигрируют в определенный участок тела хозяина, растут и достигают половозрелости. В окончательном хозяине взрослые черви поселяются в кровеносной системе, кишечнике и других внутренних органах: печени, желчных протоках, протоке поджелудочной железы и легких.

#### **Строение и функции**

Длина тела большинства взрослых трематод колеблется от 0,2 мм до 6 см. Обычно они уплощены в дорсовентральном направлении, однако некоторые сосальщики

обладают толстым и мясистым телом, а другие — длинным и нитевидным. Ротовая присоска окружает рот. У многих, хотя и не у всех трематод, есть брюшная присоска, располагающаяся вентрально в средней части тела или на его заднем конце. Присоски играют важную роль, ибо предотвращают вынос червя из тела хозяина, а ротовая присоска еще и участвует в питании паразита. Тело трематод покрыто неодермисом, под которым последовательно залегают слои мускулатуры: кольцевые, продольные и диагональные мышцы. Неодермис играет жизненно важную роль в физиологии трематод. Он обеспечивает защиту червя, и в частности, у видов, обитающих в пищеварительном тракте, защиту от ферментов хозяина. Через неодермис диффундируют наружу азотистые продукты обмена (для удаления последних также используются и протонефридии) и осуществляется газообмен. Неодермис наряду с кишкой принимает участие в поглощении глюкозы и некоторых аминокислот. Синтез белка в период роста развивающегося паразита, для продукции желтка и бесполого размножения требует большого количества аминокислот. Рот окружен мощной, мускулистой ротовой присоской, которая служит для прикрепления и способствует транспортировке пищи в рот. Бульбовидная глотка заглатывает клетки и клеточные фрагменты, слизь, тканевую жидкость или кровь хозяина, в котором обитает паразит. Глотка ведет в короткий пищевод, который продолжается в две слепо замкнутые кишечные ветви, простирающиеся назад вдоль тела. Переваривание проглоченной пищи осуществляется в основном внеклеточно в просвете ветвей кишки.

Трематоды — факультативные анаэробы. Как кровяные, так и печеночные сосальщики получают большую часть энергии за счет гликолиза. Об энергетическом метаболизме личиночных стадий трематод известно очень мало. Трематоды имеют протонефридий, особенно хорошо развитые у мирацидиев, церкарий и марит. Как правило, имеется пара продольных собирающих канальцев, которые открываются в непарный мочевой пузырек, залегающий в задней части тела и открывающийся наружу экскреторной порой. Нефридии выделяют воду и продукты обмена, например избыточное железо, освобождающееся при переваривании гемоглобина, что характерно для кровяных сосальщиков.

Нервная система дигеней принципиально устроена так же, как и нервная система турбеллярии. Мозг представлен парой передних церебральных ганглиев, от которых в направлении заднего конца тела отходят несколько продольных нервных стволов; как правило, лучше всего развита вентральная пара стволов. На поверхности тела дигенетических сосальщиков находятся разнообразные сенсорные папиллы. У многих мирацидиев и некоторых церкарий встречаются глазки.

### **Размножение**

Трематоды имеют сложно устроенную половую систему с гетероцеллюлярным яичником, характерную для Neophora. Возможно, именно поэтому, а также благодаря более или менее постоянному поступлению питательных веществ от хозяина трематоды производят, как было подсчитано, в 10 000 — 100 000 раз больше «яиц», чем свободноживущие турбеллярии. Мужская половая система обычно состоит из двух семенников и дополнительных репродуктивных органов. От каждого семенника отходит один семяпровод. Передние концы обоих семяпроводов объединяются в общий проток, который у некоторых видов может расширяться и образовывать наружный семенной пузырек, расположенный перед впадением в сумку цирруса. Последняя содержит внутренний семенной пузырек, простатические железы и циррус — способный выворачиваться копулятивный орган, который вдавливается в половую клоаку, куда открывается и женская половая система. После того как семенная жидкость покинула семенники, она запасается в семенном пузырьке. Половая клоака открывается наружу общим отверстием, которое обычно располагается вентрально, перед брюшной присоской.

Существует множество вариантов этого общего плана строения. Женская половая система обычно состоит из непарного яичника (гермария) и яйцевода, который ведет в маленький мешочек, называемый оотипом, где оплодотворенное яйцо и вителлоциты

окружаются плотной белковой оболочкой (скорлупкой, или капсулой). Одноклеточные железистые клетки, совокупность которых называется тельцем Мелиса, открываются в оотип и, возможно, секретируют некоторые компоненты яйцевой капсулы, хотя считается, что основную их часть производят вителлоциты. На пути к оотипу в яйцевод открываются проток от семяприемника и единый проток от правого и левого вителляриев (желточников). От оотипа берет начало матка, которая направляется вперед, к половой клоаке. У большинства трематод имеется короткий, плохо заметный лауреров канал (возможно, редуцированное влагалище). Он отходит от протока семяприемника и направляется к дорсальной поверхности тела, где и открывается наружу очень маленькой порой.

Большинство трематод — гермафродиты с перекрестным оплодотворением, но в редких случаях встречается также самооплодотворение. Во время копуляции червь вводит циррус в половое отверстие партнера и извергает сперму в матку. Простатическая железа выделяет питательные вещества, необходимые для выживания мужских половых клеток. Семенная жидкость проходит по матке через оотип и запасается в семяприемнике.

Когда яйцеклетки покидают яичник и поступают в яйцевод, запасенная семенная жидкость партнера выделяется из семяприемника и оплодотворяет их. Оплодотворение происходит в яйцеводе или в оотипе. Затем каждая зигота и сопровождающие ее вителлоциты одеваются оболочкой; образовавшиеся капсулы обычно называют «яйцами». «Яйца» поступают в матку, где обычно начинается их развитие. «Яйца», содержащие эмбрионы, выводятся из матки в половую клоаку, а оттуда наружу.

Развитие *Digenea* изучено недостаточно подробно, а интерпретация описываемых картин весьма противоречива. Зигота делится на две хорошо различимые клетки: соматическую и стволовую. Потомство соматической клетки в конечном счете образует тело организма (на всех стадиях жизненного цикла), в то время как стволовые клетки дают начало клеткам зародышевой линии, которые обеспечивают половое размножение взрослой особи и бесполое размножение спороцист и редий. Сначала каждое деление стволовой клетки приводит к образованию одной соматической клетки, которая участвует в морфогенезе соматических органов и еще одной стволовой клетки. Рано или поздно, однако, стволовая клетка начинает образовывать в процессе деления только другие стволовые клетки. По мере того как эмбрион превращается в мирацидия, масса стволовых клеток локализуется в задней половине тела. Хотя стволовые клетки мирацидия не претерпели редукцию и не были оплодотворены, каждая из них претерпевает дробление, подобное дроблению зиготы, и дает начало эмбриону, состоящему из соматических и стволовых клеток. Когда мирацидий претерпевает метаморфоз, эти образовавшиеся бесполым путем эмбрионы, или зародышевые шары, остаются внутри тела развивающейся спороцисты, где и завершают развитие, превращаясь в новое поколение спороцист или в редий. Это потомство в свою очередь содержит собственные стволовые клетки, каждая из которых развивается в церкарию, стволовые клетки которой в конечном счете дифференцируются в гонады взрослой особи.

Трактовка природы репродуктивных стволовых клеток спороцист и редий является предметом горячей полемики. Некоторые паразитологи считают, что образование этих клеток напоминает деление зиготы на два или более бластомеров, каждый из которых развивается в целый организм, и называют это явление полиэмбрионией. Согласно другой гипотезе, эти стволовые клетки представляют собой яйца, развивающиеся путем партеногенеза (без оплодотворения) в скоплениях стволовых клеток (гонадах) спороцист и редий. Если эта интерпретация верна, то спороцисты и редии являются партеногенетическими взрослыми особями, паразитирующими в первом промежуточном хозяине, которые чередуются в жизненном цикле с гермафродитными особями, обитающими в окончательном хозяине. Мирацидий в этом случае представляет собой личинку половозрелой особи полового поколения, а церкария — личинку партеногенетической взрослой особи. В рамках подобной интерпретации жизненный цикл трематод можно представить следующим образом: половозрелая особь (в окончательном хозяине) → зигота → личинка мирацидий(в воде) (метаморфоз) → партеногенетическая взрослая особь (спороциста и

редия в промежуточном хозяине) → личинка церкария (в воде) <sup>(метаморфоз)</sup> → инцистированная ювенильная особь <sup>(эксцистирование)</sup> → половозрелая особь (в окончательном хозяине).

### Примеры жизненных циклов

Развитие печёночной двуустки *Fasciola hepatica*: яйцо (вода) → мирацидий (вода) → спороциста → редия → церкарий (все в промежуточном хозяине – моллюске *Galba truncatula*) → метацеркарий или адолескарий (вода) → марита или взрослая стадия (печень травоядных млекопитающих и возможно человека).

Китайская двуустка *Opisthorchis* (или *Clonorchis*) *sinensis* инфицирует желчные протоки человека и домашних животных, в основном собак. Более чем 20 млн людей в Восточной Азии заражены этим паразитом. Взрослые сосальщики достигают 2,5 см в длину и могут жить до восьми лет, производя до 4000 «яиц» в день на протяжении шести месяцев в году.

Если фекалии, попавшие в воду, содержат «яйца» китайской двуустки, то последние поедаются первыми промежуточными хозяевами — пресноводными брюхоногими моллюсками, относящимися к нескольким вполне определенным видам. Будучи проглоченным, мирацидий освобождается из яйцевой капсулы, проникает через стенку кишечника и в тканях хозяина превращается в спороцисту. Спороциста отрождает поколение редий, в которых развиваются церкарии. Последние выходят из моллюска в воду. Каждая церкария всплывает вверх, к поверхности воды, за счет движений мускулистого хвоста, а затем медленно погружается до тех пор, пока не войдет в контакт с неподвижным предметом или не попадет в ток воды. Эти раздражители заставляют церкарию снова подниматься вверх. Такие циклы всплытия-погружения повышают вероятность встречи церкарии со вторым промежуточным хозяином — рыбой. Соприкоснувшись с рыбой, церкария прикрепляется к ней присосками, отбрасывает хвост и внедряется в хозяина через кожу. Церкария превращается в метацеркарию и инцистируется в подкожной ткани или в мускулатуре рыбы. Если люди или другие млекопитающие съедят зараженную рыбу в сыром виде, молодые черви эксцистируются в тонкой кишке, а оттуда мигрируют в желчные протоки.

Паразитарная нагрузка на зараженного человека обычно довольно низкая, однако даже при невысокой интенсивности инвазии (от 20 до 200 червей у одного человека) может развиваться желтуха, камни желчного пузыря, общее истощение и, возможно, рак печени. Известен случай, когда у скончавшегося человека при вскрытии были найдены более 21 000 китайских двуусток. Хотя лекарства относительно эффективны против вызываемой этим паразитом болезни, лучший способ борьбы с нею — профилактика. Этот подход, однако, часто входит в противоречие с культурными традициями или экономическими условиями. Передача болезни в сельской местности является следствием того, что туалеты часто строят над рыбопродукционными прудами. У городских жителей многих районов Азии сырая рыба, в которой блестящие цисты метацеркарий иногда видны невооруженным глазом, считается деликатесом, а в сельских районах употребление в пищу сырой рыбы часто оказывается неизбежным, так как топливо для приготовления пищи недоступно или непомерно дорого.

В крови разных животных-хозяев обитают представители трех групп трематод, но наиболее известны, конечно, кровяные двуустки из таксона Schistosomatidae. Среди них есть виды, вызывающие серьезную болезнь — шистосоматоз.

*Schistosoma mansoni* — один из нескольких видов, паразитирующих в человеке; встречается в Африке и тропических областях Нового Света. Взрослые особи этого вида, как и других шистосом, поселяются в кишечных венах. В отличие от большинства других плоских червей шистосомы раздельнополы. Самец и самка постоянно соединены на протяжении всей жизни. Самец имеет длину от 6 до 10 мм и ширину 0,5 мм. В вентральной бороздке на теле самца залегает длинная, стройная самка. При откладке «яиц» самка высовывается из этой бороздки и откладывает «яйца» в кишечные вены. Благодаря заостренному шипу, расположенному на скорлупке, и действию специальных ферментов «яйца» в конечном счете оказываются в просвете кишечника и выходят наружу с фекалиями



хозяина. Если дефекация произошла в воде, из тонкостенных «яиц» сразу же вылупляются мирацидий. Они имеют хорошо развитые рецепторы, которые используются для поиска пресноводных улиток определенных видов. После проникновения в тело моллюска мирацидий превращаются в спороцисты, которые через некоторое время дают второе поколение спороцист. Эти спороцисты производят церкарий. Стадия рении у шистосом отсутствует. Церкарий покидают моллюска-хозяина и при контакте с человеческой кожей проникают внутрь, используя ферменты и мускульные сверлящие движения. Образовавшиеся бесхвостые «шистосомулы» переносятся кровью сначала к легким, затем к печени и, наконец, к венам кишечника или мочевого пузыря. Во время этой миграции шистосомулы постепенно превращаются во взрослых особей.

Шистосоматоз — тяжелое заболевание, которое изнуряет человека и может привести к летальному исходу. Проникновение «яиц» через стенку кишечника и мочевого пузыря, случайный занос «яиц» в различные органы и пребывание развивающихся паразитов в легких и печени могут стать причиной острого воспаления, некроза или соединительнотканного перерождения тканей, что зависит от интенсивности заражения хозяина. Ответная иммунная реакция организма на появление «яиц», как правило, выражена более остро, чем на шистосомул и взрослых особей. В эндемичных для шистосом районах процент заражения населения исключительно высок. В целом на Земле одним из трех видов *Schistosoma* инвазировано приблизительно 300 млн человек. Шистосоматоз, малярия и анкилостомоз — это три самые страшные бедствия, которыми человечество «обязано» паразитическим животным.

Другие представители Schistosomatidae заражают различных птиц и млекопитающих, в том числе домашних животных. «Чесотка купальщиков», широко распространенная в Северной Америке, представляет собой раздражение, вызванное неполным проникновением под кожу человека церкарий кровяных сосальщиков, паразитирующих в птицах.

### **Aspidogastrea**

Aspidogastrea (или Aspidobothrea) — это небольшой таксон трематод, представители которого демонстрируют сходство со всеми остальными паразитическими плоскими червями, но ближе всего стоят к Digenea. Характерной чертой представителей Aspidogastrea является огромный прикрепительный орган, который представляет собой одну занимающую всю вентральную поверхность тела и разделенную перегородками присоску или же продольные ряды присосок. Пищеварительная система включает одновствистую кишку. Половая система устроена так же, как и у Digenea, но семенник обычно только один. Большинство аспидогастров — эндопаразиты, поселяющиеся в кишечнике рыб и морских черепахах. Некоторые виды приурочены к перикардальной и почечной полостям двустворчатых моллюсков. Жизненные циклы разных видов аспидогастрид включают ресничную плавающую личинку и осуществляются с участием одного или двух хозяев.

### **Вопросы самоконтроля**

1. Какие новшества возникли у билатеральных в отличие от радиальных организмов?
2. Характерные признаки плоских червей.
3. Какие признаки характерны для представителей таксона Turbellaria?
4. Какие признаки характерны для представителей таксона Trematoda?
5. Виды Trematoda имеющие медицинское и ветеринарное значение.

## **7-ТЕМА: ТИП PLATYHELMINTHES (ПЛОСКИЕ ЧЕРВИ). КЛАССЫ MONOGENEA (МОНОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СОСАЛЬЩИКИ) И CESTODA (ЛЕНТОЧНЫЕ ЧЕРВИ).**

### **План:**

1. Класс: Monogenoidea — Моногенеи
2. Класс: Cestoda — Ленточные черви

3. Тип Nemertea-Немертины
4. Филогения Bilateria

### **Класс Monogenoidea – Моногенеи** **Биология**

В настоящее время описано около 1 100 видов моногеней — узкоспецифичных эктопаразитов (реже эндопаразитов), водных позвоночных: в своем подавляющем большинстве рыб, а в более редких случаях амфибий и рептилий. Поскольку моногеней чаще всего прикрепляются к коже быстро перемещающегося хозяина, они уплощены в дорсовентральном направлении и имеют на задней части тела большой орган прикрепления — прикрепительный диск (или гаптор), который снабжен крючьями и присосками, что позволяет паразиту надежно прикрепляться к хозяину. Большинство моногеней имеют длину от 1 до 5 мм, но некоторые достигают 20 мм. Существенное отличие их жизненного цикла от цикла Digenea заключается в том, что моногеней не имеют промежуточного хозяина, из одного «яйца» развивается только один взрослый червь. Бесполое размножение у них отсутствует. Отсюда название Monogenea: «имеющие одно поколение». Из зиготы, заключенной в яйцевую капсулу, развивается ресничный онкомираций, снабженный крючьями и двумя парами глазков типа «пигментный бокал».

В теле взрослых особей можно выделить головной отдел, собственно тело и прикрепительный диск. Головной отдел может нести мускулистую ротовую присоску, в центре которой находится рот или, если присоска отсутствует, для прикрепления используются прикрепительные железы (также называемые головными органами).

Попеременное использование прикрепительных желез и прикрепительного диска позволяет некоторым моногенейм ползать подобно гусеницам пядениц; для ряда видов характерно постоянное прикрепление к хозяину. Тегумент несет многочисленные микроворсинки, которые увеличивают площадь апикальной поверхности покровов. Последние наряду с кишкой используются для дополнительной сорбции пищевых веществ. По строению пищеварительной системы моногеней напоминают трематод. У некоторых моногеней глотка выделяет протеазу, которая «переваривает» кожу хозяина, позволяя паразиту заглатывать кровь и фрагменты тканей. Многие моногеней, однако, питаются исключительно слизью и поверхностными клетками кожи хозяина. Часть адсорбированных кишкой пищевых веществ транспортируется через стационарные клетки паренхимы и соединяющие их щелевые контакты к желточникам для синтеза желтка.

Моногенеи имеют трудно различимые протонефридии, которые состоят из разбросанных терминальных клеток и собирающих канальцев. Последние открываются наружу двумя порами, расположенными дорсолатерально. У представителей некоторых видов с каждой порой связан мочевого пузырек. Так как моногеней являются эктопаразитами, то им в отличие от эндопаразитических трематод присущ аэробный метаболизм. Медицинского значения моногенеи не имеют.

#### **Размножение**

По строению своей половой системы моногеней принципиально не отличаются от других представителей Neorhoda. В состав мужской половой системы обычно входит только один округлый или овальный семенник, но у некоторых видов семенников может быть два или даже больше. Семяпровод обычно ведет к основанию копулятивного органа, своим строением напоминающего пенис. Он способен выдвигаться и вооружен крючьями. В процессе копуляции происходит взаимный обмен семенной жидкостью, которая вводится во влагалище каждого партнера. У одних видов оно непарное, у других же имеется два влагалища. Сперма обычно запасается в семяприемнике, расположенном около яичника и яйцевода. Имеется единственный гетероцеллюлярный яичник с парными крупными желточниками, расположенными в непосредственной близости от ветвей кишечника. У гермафродитных моногеней встречается как перекрестное оплодотворение, так и самооплодотворение. У одного же вида в процессе эволюции возникла адаптация, надежно

гарантирующая перекрестное оплодотворение и «супружескую верность». Личинки спайника (*Diplozoon paradoxum*), паразита европейских пресноводных рыб, объединяются в пары. Во время метаморфоза, когда закладываются и формируются их половые органы, семяпровод одного червя сливается с влагалищем другого, так что эти две особи остаются вместе на всю жизнь.

### Примеры жизненных циклов

Различные виды рода *Dactylogyrus* — обычные эктопаразиты, поселяющиеся на жабрах пресноводных рыб. Эти черви могут превращаться в серьезную проблему для рыбоводных хозяйств, так как часто становятся причиной массовой гибели мальков.

Они способствуют возникновению вторичных инфекций, вызывают избыточную продукцию слизи и потерю крови. «Яйца» выделяются в воду и опускаются на дно. Через некоторое время из них вылупляются онкомирацидии. При оседании на специфичного хозяина — рыбу соответствующего вида — личинка превращается во взрослого червя. Продукция «яиц» увеличивается с повышением температуры воды, так что численность популяции моногеней растет в течение лета. Часть отложенных осенью «яиц» может переживать зиму. Весной благодаря им возобновляется заражение хозяев. Взрослые особи *Dactylogyrus* могут переживать зиму на хозяине. *Polystoma integerrimum* паразитирует в мочевом пузыре лягушек и жаб Старого Света и представляет собой замечательный пример синхронизации жизненных циклов паразита и его земноводного хозяина. Сходный вид, *P. nearcticum*, встречается в древесных лягушках Северной Америки. Полистома продуцирует и запасает «яйца» до тех пор, пока лягушка или жаба не вернется в воду для размножения. Именно в этот период яйца выводятся во внешнюю среду. Вылупившиеся онкомирацидии прикрепляются к жабрам головастиков. Когда головастики претерпевают метаморфоз, паразиты покидают жаберную камеру, мигрируют по вентральной поверхности назад и через клоаку заползают в мочевой пузырь. Если головастик очень молод, часть личинок может преждевременно достичь половой зрелости и начать продуцировать «яйца». Это эктопаразитическое поколение погибает во время метаморфоза головастика.

### Класс Cestoda – Ленточные черви

Cestoda — наиболее эволюционно продвинутый таксон плоских червей. Все 3 400 видов цестод — эндопаразиты пищеварительного тракта позвоночных. У цестод отсутствует кишка, но имеется крайне специализированный тегумент, который идеально приспособлен для поглощения питательных веществ хозяина. Большинство видов цестод относится к таксону Eucestoda, который описан ниже.

### Строение и функции

Цестоды широко известны под названием «ленточные черви». Взрослый червь действительно напоминает ленту и состоит из **сколекса**, который служит для прикрепления к хозяину, узкой **шейки** (зоны роста, содержащей стволовые клетки) и членистой **стробилы**, на которую приходится большая часть тела червя. Членики стробилы называются **проглоттидами**. Ленточные черви, как правило, очень длинные; представители некоторых видов достигают 25 м. Сколекс, шейка и стробила считаются одной особью, а не колонией. По сравнению со зрелыми проглоттидами, сколекс часто имеет очень небольшой размер. Как правило, он имеет вид маленькой четырехгранной головки, на которой располагаются присоски или крючья, обеспечивающие прикрепление паразита к стенке кишечника хозяина. Обычно на боковых поверхностях сколекса располагаются четыре крупные присоски (как, например, у многих распространенных цестод, в частности *Taenia*), однако он может иметь и более сложное строение. У некоторых ленточных червей главные органы прикрепления могут быть листовидными или складчатыми, а дополнительные терминальные присоски могут заменять или дополнять крючья. Шейка — это короткий участок, расположенный непосредственно за сколексом. На конце шейки происходит закладка проглоттид в результате интенсивного митотического деления клеток и последующего обособления заднего участка поперечной перетяжкой. Таким образом, самые молодые проглоттиды находятся на переднем конце тела за сколексом. Увеличиваясь в размере и созревая, они

постепенно смещаются к заднему концу стробилы. Главная функция тегумента — активное поглощение углеводов и аминокислот хозяина. Не менее важно и то, что с тегументом связано действие механизмов, позволяющих паразиту избегать иммунных реакций хозяина. Апикальная поверхность тегумента несет **микротрихии** — специализированные микроворсинки с плотными, заостренными кончиками. У ленточных червей преобладает анаэробный метаболизм, однако встречаются и другие варианты энергетического обмена. Мускулатура ленточных червей включает типичные для плоских червей слои кольцевых и продольных мышечных волокон, входящие в состав кожно-мускульного мешка. Однако помимо этого у них есть и расположенные более глубоко в паренхиме дополнительные внутренние слои продольных, поперечных и дорсовентральных мышц.

Нервные стволы, каналы протонефридиальной системы и продольная мускулатура тянутся по всей цепочке проглоттид и не прерываются на границах члеников. В сколексе залегает передняя нервная масса (мозг). От нее назад вдоль всей стробилы проходят два латеральных продольных ствола. Помимо них у цестод иногда также имеются дорсальные и вентральные парные стволы и еще одна пара добавочных латеральных стволов. В каждой проглоттиде продольные нервные стволы соединены кольцевыми комиссурами. Залегающие в паренхиме терминальные клетки протонефридиев системой узких канальцев открываются в четыре продольных собирательных канала, два из которых залегают дорсолатерально, а два других — вентролатерально. Вентральные каналы обычно соединены поперечным каналом, тянущимся вдоль заднего края каждой проглоттиды. После того как созревшие членики начинают отделяться от стробилы, собирательные каналы открываются наружу на заднем конце последней проглоттиды.

### Размножение

Непрерывное, последовательное формирование проглоттид в зоне роста шейки называется стробилиацией. Этот процесс позволяет одному червю продуцировать огромное количество «яиц» на протяжении длительного промежутка времени.

В каждой проглоттиде имеется полный набор органов половой системы, свойственной представителям Neophora. Половая система ленточных червей в целом напоминает половую систему Monogenea. Правда, их отходящая от оотипа в толщу паренхимы мешковидная матка на своем свободном конце обычно слепо замкнута. Единственной функцией матки является хранение поступающих в нее «яиц» с развивающимися зародышами.

По всей видимости, если в кишечнике хозяина поселяется не один, а большее количество червей, то между ними, как правило, осуществляется перекрестное оплодотворение. Однако возможно и самооплодотворение между двумя проглоттидами одной стробилы или даже в одной проглоттиде. Во время копуляции выворачивающийся циррус вводится в женское половое отверстие одной из зрелых проглоттид другого червя. Семенная жидкость поступает в семяприемник партнера, а затем используется для оплодотворения яиц, поступающих в яйцевод. В оотипе зигота и окружающие ее желточные клетки покрываются общей яйцевой капсулой. Образовавшиеся «яйца» поступают в матку. В них начинается развитие зародыша, и окончательно формируется плотная защитная оболочка. У многих цестод зрелые, набитые яйцами проглоттиды отрываются от заднего конца стробилы. Разрушение проглоттиды и освобождение яиц происходят либо в фекалиях зараженного хозяина, либо в пищеварительной системе следующего хозяина, если тот случайно съест проглоттиду.

### Примеры жизненных циклов

Ленточные черви — это кишечные эндопаразиты, встречающиеся у представителей всех основных таксонов позвоночных. Очень редко жизненный цикл цестод может целиком завершаться в одном хозяине, но, как правило, ленточные черви используют двух или даже большее число хозяев, в роли которых могут выступать членистоногие и позвоночные животные. Окончательным хозяином всегда служит позвоночное животное. Обобщенная схема жизненного цикла Cestoda ленточных червей имеет следующий вид:

зигота → личинка онкосфера (которую заглатывает промежуточный или окончательный хозяин) <sup>(метаморфоз)</sup> → ювенильный организм (метацестода), поселяющийся вне кишечника → взрослая особь, поселяющаяся в пищеварительной системе (окончательного хозяина). Ниже мы приводим два примера жизненных циклов цестод: в одном случае заражение передается по пищевой цепи в водоеме, а в другом — через наземную пищевую цепь.

Виды рода *Diphyllobothrium* широко распространены в северных широтах и паразитируют в кишечнике многих рыбоядных животных, включая человека (*широкий лентец* *Diphyllobothrium latum*). Если «яйца» лентеца попадают в воду вместе с фекалиями хозяина, из каждого «яйца» выходит ресничная, свободно плавающая личинка — онкосфера (корацидий), несущая три пары маленьких крючьев, что типично для всех представителей Eucestoda. Личинок поедают веслоногие рачки (Copepoda). Оказавшись в пищеварительной системе хозяина, онкосфера проникает через стенку кишечника в гемоцель. При этом она сбрасывает ресничный эпидермис (который сменяется тегументом) и превращается в процеркоида. Крючья онкосферы сохраняются у процеркоида, но они оказываются расположенными на формирующемся церкмере. Когда зараженного веслоногого рачка съедает пресноводная рыба, процеркоид проникает через стенку ее кишечника и мигрирует в поперечнополосатые мышцы, где и превращается в ювенильный организм, который обычно у ленточных червей называется метацестодой, а конкретно у *широкого лентеца* — плероцеркоидом. После того как рыбу съест подходящий теплокровный окончательный хозяин, в его кишечнике плероцеркоид, который похож на маленького, несегментированного ленточного червя с миниатюрным сколексом, развивается во взрослую особь.

Виды таксона Taeniidae — наиболее известные ленточные черви, так как они заражают людей и домашних животных. Космополитический вид *Taenia saginata* (*бычий, или невооруженный, цепень*) — один из самых распространенных паразитов человека среди цестод. Он живет в кишечнике и может достигать в длину 20 м и более, при средней длине от 3 до 5 м. Крупные экземпляры состоят из тысяч проглоттид, каждая из которых содержит «яйца». Последние выходят наружу через анус зараженного хозяина обычно вместе с фекалиями. Если фекалии зараженного человека оказываются на пастбище, «яйца» могут быть съедены пасущимся крупным рогатым скотом. Вылупившись в кишке промежуточного хозяина, онкосферы внедряются в стенку кишечника, где проникают в капилляры, подхватываются током крови и транспортируются в мышцы хозяина. Здесь онкосфера развивается в метацестоду, которая в данном случае называется цистицерком. Цистицерк имеет овальное тело около 10 мм длиной. Сколекс ввернут внутрь тела подобно хоботку немертин. Если сырая или недостаточно прожаренная говядина будет съедена человеком, сколекс цистицерка выворачивается и прикрепляется к выстилке кишки, после чего цистицерк развивается во взрослого червя.

*Taenia solium* (*вооруженный цепень, или свиной солитер*) также паразитирует в человеке, но промежуточным хозяином является свинья. Человек заражается цистицерком при употреблении в пищу плохо прожаренной свинины. *Taenia pisiformis* встречается в кошках и собаках, а промежуточными хозяевами служат кролики.

Сильное заражение взрослыми ленточными червями может вызвать понос, потерю веса и аллергическую реакцию на токсичные продукты, выделяемые паразитами. Изгнание червей легко достигается с помощью специальных лекарств. Гораздо более тяжелые последствия могут иметь «случайные» заражения цистицерками, когда человек используется паразитами в качестве промежуточного хозяина. Заражение человека цистицерками вооруженного цепня (*Taenia solium*) и эхинококками (*Echinococcus granulosus*) очень часто приводит к развитию серьезного заболевания. Взрослые черви *Echinococcus granulosus*, паразитирующие в кишечнике собак, характеризуются очень небольшими размерами. Их строобила состоит всего из нескольких проглоттид. Промежуточными хозяевами эхинококка являются различные млекопитающие, чаще всего травоядные, однако заразиться яйцами этих цестод может и человек. Развивающиеся из них эхинококковые пузыри, называемые гидатидами, представляют собой огромные цистицерки, внутри

которых в результате почкования образуются дочерние пузыри и многочисленные сколексы. В человеке гидатиды развиваются преимущественно в легких или печени, но могут встречаться и в других органах. Цистицерки свиного солитера развиваются в подкожной соединительной ткани, а также в глазах, мозге, сердце и других органах. Развиваясь в мозге, цистицерки (но не взрослые особи) этих двух видов представляют серьезную угрозу для жизни человека. При поселении в других органах они, как правило, наносят существенный ущерб здоровью, вызывая серьезные патологические изменения. Гидатиды эхинококка достигают огромных размеров, их объем может достигать 10 л и более, а заполняющая их жидкость содержит миллионы сколексов. При случайном разрыве такого пузыря смерть зараженного человека наступает практически мгновенно. Гидатиды могут быть удалены только хирургическим путем.

### Тип Nemertea-Немертины

Немертины (Nemertea) — своеобразные хищники, которые скрытно подстерегают свою добычу и захватывают ее с помощью хоботка. Последний может проникать в ткани жертвы и при этом выделять ядовитые вещества или, обладая клейкой поверхностью, опутывать ее. Хоботок, способный быстро выворачиваться подобно трубке гигантской нематоцисты, имеет значительную длину, которая часто превышает длину тела животного. Всего насчитывается 1 150 видов немертин. Эти черви обладают узким телом, длина которого у некоторых видов превышает 1 м. Рекордная длина — 54 м — отмечена у немертины *Lineus longissimus*, самого длинного животного на Земле, выброшенного на берег после шторма в Ст.-Эндрюсе в Шотландии. Немертины обычно ведут роющий образ жизни в морских донных отложениях, скрываются, поджидая добычу, или образуют плотные клубки в расщелинах, среди раковин, камней, в местах прикрепления к субстрату водорослей и сидячих животных. Есть среди них и глубоководные пелагические виды, тела которых имеют студенистую консистенцию. Некоторые роют временные норки, выстилая их слизью, и даже создают удивительные трубки, будто сделанные из целлофана. Другие же, будучи эктосимбионтами, поселяются на крабах, в мантийной полости двустворчатых моллюсков и в атриуме оболочников. Приблизительно 12 видов обитают в пресной воде, около 15 наземных видов живут в основном во влажных тропиках и субтропиках. Немертин поедают лишь немногие животные: рыбы, собирающие пищу с поверхности дна, некоторые береговые птицы и такие беспозвоночные, как мечехвосты, а также другие немертины. Двух крупных немертин, североамериканского *Cerebratulus lacteus* и южноафриканского *Polybrachiorhynchus dayi*, в народе называют «ленточными червями»; их собирают и продают как наживку для рыбы. Конечно, они не родственны настоящим ленточным червям и не являются паразитами.

### Форма тела

Немертины похожи на плоских и кольчатых червей, но они обычно более плотные и удлинённые, чем плоские черви, и не имеют присущей аннелидам сегментации. Эпидермис некоторых видов кольчатый, а внутренние органы, например гонады и нефридии, располагаются упорядоченно вдоль тела. Эти отдельные проявления сегментации не затрагивают, однако, мышцы, нервы или другие внутренние органы. Передний конец тела может быть заостренным, закругленным или лопатообразным. Длина большинства немертин менее 20 см (встречаются виды длиной всего несколько миллиметров), но *Cerebratulus* и *Lineus* могут достигать в длину метра и более. Как следует из обсуждавшегося ранее соотношения линейных размеров, площади поверхности и объема тела, у самых мелких немертин тело в поперечном сечении круглое или слегка уплощенное, тогда как более крупные виды сильно сплюснуты в дорсовентральном направлении и приобретают лентовидную форму. Немертины часто ярко окрашены и обладают желтым, оранжевым, красным или зеленым рисунком. Однако наряду с этим встречаются блеклые и невзрачные формы. Многие глубоководные пелагические виды, живущие в темноте, имеют ярко-красную, оранжевую и желтую окраску.

### Стенка тела, локомоция и способность к сильному растяжению

Стенка тела немертин включает несущий большое количество ресничек железистый эпидермис, слой соединительной ткани и толстый слой мускулатуры. Кутикула отсутствует. Каждая ресничная клетка эпидермиса снабжена множеством ресничек и микроворсинок. У немертин нет защитной кутикулы или экзоскелета, но эпидермис выделяет клейкую токсичную слизь для отпугивания хищников. Полагают, что яркая контрастная окраска некоторых видов является предупреждающей (апосематической), т.е. представляет собой своего рода сигнал для возможных хищников о том, что немертины совершенно несъедобны. Под эпидермисом находится хорошо развитая мускулатура, состоящая из трех слоев. Внешний слой образован кольцевыми мышцами, а внутренний, часто очень толстый, — продольными. Между ними залегает слой спиральных, пересекающихся мышц. Спиральные мышцы позволяют червям изгибаться и сворачиваться кольцами. Есть также ряд дорсовентральных мышц, при сокращении которых тело становится плоским.

У некоторых видов между мускулатурой и пищеварительным каналом имеется в той или иной степени развитый слой соединительной ткани. У пелагических немертин соединительная ткань студенистая и обеспечивает животному плавучесть. Большинство немертин используют эпидермальные реснички для скольжения по субстрату на слизи, часть которой продуцируется головными железами, расположенными на переднем конце тела. У более крупных форм, например у видов рода *Cerebratulus*, во время движения по плотной поверхности вдоль тела пробегает слабая ундуляционная волна, генерируемая работой мышц. Немертины, ведущие роющий образ жизни, например *Cerebratulus*, *Carinoma* и *Zygeupola*, используют при передвижении не реснички, а мышечную перистальтику. Самые мощные перистальтические волны образуются на переднем конце, где наполненный жидкостью ринхоцель хоботка функционирует как гидроскелет. Роющие немертины часто обладают очень мускулистой стенкой тела. У некоторых немертин ответвления мезодермальных мышц заходят в эпидермис и образуют дополнительные мышечные слои. Плавающие немертины, например *Cerebratulus*, волнообразно изгибают тело с помощью дорсовентральных мышц, которые у них особенно хорошо развиты.

Тело большинства немертин удивительно эластично. Подобная эластичность присуща еще некоторым кольчатым червям. Длина некоторых немертин, например *Micura*, *Lineusu Tubulanus*, в вытянутом состоянии может быть более чем в десять раз длиннее, чем в состоянии покоя. Мышцы немертин образованы гладкими (у палеонемертин) или косо исчерченными (у всех остальных) мезодермальными миоцитами.

#### **Хоботок и ринхоцель**

Немертины обладают характерным хоботковым аппаратом, который они используют для поимки добычи, а иногда для зарывания в грунт. Хоботок — это длинная растяжимая мускулистая трубка, ввернутая внутрь наполненной жидкостью целомической полости, которая называется ринхоцелем. Свободный конец хоботка слепо замкнут и соединен с задней стенкой ринхоцеля очень эластичной мьицей-рестрактором, длина которой при вытягивании может увеличиваться в тридцать раз по сравнению с состоянием покоя. Спереди просвет ввернутого хоботка открывается в короткий канал — ринходсум. Он начинается примерно на уровне мозга и заканчивается хоботковой порой на переднем конце тела.

Хоботок выворачивается наружу через пору, когда мышцы стенки ринхоцеля, сокращаясь, уменьшают объем последнего; мышца-рестрактор втягивает хоботок обратно в ринхоцель. И ринходеум, и хоботок закладываются как впячивания стенки тела, и их стенки соответственно имеют такое же строение, как и стенка тела.

У невооруженных немертин (*Anopla*) хоботок представляет собой простую неразветвленную или разветвленную трубку, а у вооруженных немертин (*Eopla*) хоботок несет известковый стилет (некоторые виды имеют несколько стилетов), который прикреплен к стенке хоботка с помощью базиса — особой бульбовидной структуры, имеющей секреторную природу. Стилет располагается не на конце хоботка, а примерно на расстоянии

двух третей от переднего конца тела. Резервные стилеты размещаются по обеим сторонам от функционирующего центрального стилета, который они периодически заменяют по мере роста животного или при утрате главного стилета во время питания. У вооруженных немертин хоботок выворачивается лишь настолько, насколько это нужно, чтобы обнажить стилет. Вывернутая часть хоботка называется передним хоботком, а невывернутая часть, находящаяся за стилетом, — задним хоботком.

### Питание и пищеварительная система

Немертины — хищники, питающиеся в основном кольчатыми червями и ракообразными, но некоторые могут питаться и мертвыми животными. Вывернутый хоботок невооруженных немертин обвивается вокруг добычи, а клейкие токсичные выделения помогают удерживать и обездвиживать ее. У вооруженных немертин хоботок выворачивается, обнажая стилет на конце вывернутого участка. Стиллет неоднократно пронзает добычу, в результате чего нейротоксины (тетродотоксин и другие) и цитолитические вещества вводятся в тело добычи. Дополнительная порция токсина может закачиваться в ранку из полости заднего хоботка (задней камеры). Обездвиженная добыча заглатывается целиком либо, после частичного переваривания, ее ткани всасываются прямо через рот.

Немертины питаются разнообразной добычей, включая червей, моллюсков и ракообразных. Некоторые крупные формы могут опустошать банки двустворчатых моллюсков. Крупные невооруженные *Cerebratulus lacteus* на восточном побережье Соединенных Штатов Америки проникают в ход моллюска *Ensis directus* (морской черенок) снизу и поедают его, когда моллюск опускается в нижнюю часть своего убежища. *Paranemertes peregrina*, вооруженная литоральная немертина, обитающая на Тихоокеанском побережье Соединенных Штатов, питается полихетами. Эта немертина покидает свою норку для охоты и может находить добычу по оставляемым ею слизистым следам. Однако только прикосновение к жертве вызывает комплекс поведенческих реакций, связанных с захватом и ее последующим поглощением. Когда контакт осуществился, вывернутый хоботок обвивается вокруг добычи и несколько раз пронзает ее. Парализованная добыча заглатывается по мере того, как вворачивающийся хоботок подтаскивает ее ко рту. Насытившаяся немертина возвращается в свою норку по собственному слизистому следу. Другие вооруженные немертины питаются мелкими ракообразными, например бокоплавами. Они убивают добычу уколom стилета в вентральную часть экзоскелета, а затем внедряются в ранку у основания конечностей своим головным концом. После этого пищевод выворачивается через ротовое отверстие, содержимое добычи высасывается и переваривается. Виды *Sarcinonemertes* — хищники, имеющие важное экономическое значение. Они питаются яйцами размножающихся крабов. Короткий хоботок выворачивается за пределы хоботковой поры ровно настолько, чтобы обнажающимся стилетом можно было проколоть оболочку яйца, а затем высосать содержимое последнего.

Пищеварительная система начинается ротовым отверстием, за которым следуют передняя кишка, желудок и кишечник. Последний открывается наружу анусом. Рот расположен вентрально на переднем конце тела примерно на уровне мозга и ведет в переднюю кишку, которая часто подразделяется на буккальную полость, глотку и железистый желудок. Передняя кишка открывается в длинную среднюю кишку, несущую многочисленные латеральные кишечные дивертикулы. У некоторых видов от средней кишки берет начало непарный слепой вырост, он направлен вперед и иногда далеко заходит за уровень места соединения средней кишки с передней кишкой. Кишечник заканчивается анусом, расположенным на заднем конце тела.

У многих вооруженных немертин рот отсутствует, а глотка открывается непосредственно в расположенный впереди мозга ринходеум, так что и глотка, и хоботок открываются наружу хоботковой порой. Сходная ситуация имеет место и у комменсальных бделлонемертин, но ринходеум у них отсутствует. У всех других немертин пищеварительная система полностью отделена от аппарата хоботка. Первый этап переваривания пищи



осуществляется внеклеточно в просвете кишечника и дивертикулов. На втором этапе мелкие пищевые частицы фагоцитируются гастродермальными клетками, и пищеварение завершается внутриклеточно. В этих же клетках накапливаются питательные вещества.

### **Газообмен, внутренний. Транспорт и экскреция**

У немертин нет специализированных жабр и газообмен (дыхание) осуществляется всей поверхностью их длинного и несколько сплющенного тела. Подобно тому, как это имеет место у других крупных животных, обладающих толстой стенкой тела, вещества переносятся по телу немертин благодаря циркуляции жидкостей, а не в результате простой диффузии. Немертины обладают целомической циркуляторной системой, состоящей из двух компонентов: центрально расположенного ринхоцеля и периферических сосудов. Жидкость, заполняющая ринхоцель, переносит вещества к хоботку и от него, а также играет роль гидроскелета при выворачивании хоботка и передвижении в грунте. Жидкость, содержащаяся в сосудах, транспортирует вещества по телу, в том числе в ринхоцель и из него. Благодаря сосудам жидкость циркулирует по всему объему тела, но в ринхоцеле циркуляция осуществляется очень локально. В простейшем случае сосуды образуют простое кольцо, состоящее из двух продольных латеральных сосудов, расположенных по обеим сторонам кишечника и соединенных на переднем и на заднем концах тела. У многих немертин кроме этих главных сосудов циркуляторной системы имеются дополнительные продольные и поперечные сосуды. Обычно каждый латеральный сосуд дает ответвление, вдающееся в стенку ринхоцеля. Сосуды выстланы мезотелием, в состав которого входят и эпителиально-мускульные клетки, несущие реснички. Сосуды сократимы, хотя движение заполняющей их жидкости зависит от сокращения как стенок латеральных сосудов, так и мышц стенки тела. У некоторых немертин движение жидкости по сосудам осуществляется прерывисто: жидкость то заполняет два латеральных сосуда, то оттекает из них. У других же, например у *Amphiporus cruentatus*, обладающих кроме основного сосудистого кольца еще и дорсальным продольным сосудом, жидкость к переднему концу тела течет по дорсальному сосуду, а к заднему — по латеральным сосудам. Жидкость в сосудах обычно бесцветна, но у многих видов в ней есть клетки, окрашенные в желтый, оранжевый, зеленый, а иногда красный цвета. В последнем случае это обусловлено присутствием в клетках гемоглобина. Клетки, содержащие гемоглобин, связывают и переносят кислород, а функция других пигментов неизвестна. Кроме клеток с пигментами в жидкости, заполняющей сосуды и ринхоцель, встречаются и бесцветные амёбоциты.

Связь между сосудами и полостью ринхоцеля осуществляется в специализированных структурах, называемых васкулярными пробками. Васкулярная пробка находится на слепом конце сосуда, который прорастает в стенку ринхоцеля и выдается в его полость. Показано, что по крайней мере у одного вида немертин васкулярная пробка прикрыта подоцитами. Именно в этой зоне и происходит обмен жидкостью, ионами и другими веществами между сосудом и полостью ринхоцеля. Выделительная система состоит из двух или более протонефридиев, каждый из которых содержит много терминальных клеток. Протонефридий приурочен к области передней кишки, а не рассеян по всему телу, как у большинства плоских червей. Терминальные клетки глубоко вдаются в стенку латеральных сосудов и модифицируют жидкость, доставляемую к ним циркуляторной системой. В некоторых случаях выстилка сосудов прерывается в местах расположения терминальных клеток, так что базальная пластинка, окружающая последние, омывается непосредственно жидкостью циркуляторной системы. Тонкие каналы, связанные с терминальными клетками, сливаются, давая начало более толстым собирательным каналам. Последние открываются наружу наружными экскреторными порами, расположенными по бокам тела на уровне передней кишки. Экскреторных пор может быть либо две — по одной с каждой стороны, либо несколько. Протонефридий участвует в осморегуляции. Об этом свидетельствует то, что у полуназемных и пресноводных видов терминальных клеток намного больше (иногда в тысячи раз), чем у их морских сородичей.

## Нервная система и органы чувств

Центральная нервная система включает мозг и два продольных нервных ствола. Мозг представляет собой кольцо, образованное четырьмя передними ганглиями. Он окружает задний участок ринходеума или самое начало ринхоцеля. Два латеральных нервных ствола массивные и не несут ганглиев. Часто имеются дополнительные нервные стволы, в том числе дорсальный нерв. Нервные стволы и особенно мозг обычно окрашены в розовый или красный цвет, так как в них содержится не участвующий в циркуляции гемоглобин — нсйроглобин. Этот дыхательный пигмент запасает кислород, благодаря чему либо увеличивается продолжительность периода, в течение которого нейромышечная активность может поддерживаться на максимально высоком уровне, либо, если сохраняется обычный уровень активности, животное может какое-то время находиться в условиях дефицита кислорода (например, зарываясь в практически лишенные кислорода донные осадки). В мышцах гемоглобина нет, он лишь изредка встречается в циркуляторной системе. Возможно, по этой причине большинство немертин способны энергично двигаться лишь в течение очень коротких промежутков времени («взрывной» тип двигательной активности).

Органы чувств немертин представлены сенсорными эпидермальными ямками, глазками, ресничными головными щелями и бороздками, церебральными органами и способными выворачиваться фронтальными органами. Органы последних трех типов, по-видимому, являются хеморецепторами. Головные щели и бороздки представляют собой неглубокие и несущие многочисленные реснички желобки, под которыми находятся нейроны. Церебральные органы — это пара слепо замкнутых на одном конце мешочков, высланных нервными и нейроэндокринными клетками и связанных с церебральными ганглиями. С внешней средой мешочки соединяются узкими ресничными каналами. Отверстия каналов располагаются на дне головных щелей, или бороздок, но могут локализоваться и в двух специальных ямках, расположенных в области мозга. В каналах церебральных органов работающие реснички создают два противоположно направленных тока воды. Интенсивность этих токов заметно возрастает, когда появляется пища. Церебральные органы, возможно, осуществляют также нейроэндокринный контроль процесса осморегуляции. У немертин, помещенных в воду с низкой соленостью, они выделяют в кровь вещество, которое, возможно, повышает скорость прокачивания воды через нефридии.

## Размножение и развитие

Немертины легко регенерируют и размножаются как бесполом, так и половым путем. Фрагментация часто имеет место у крупных видов, особенно под воздействием раздражения. Из-за этого сбор неповрежденных особей часто затруднен. К тому же при выворачивании иногда отрывается хоботок. Червь быстро отращивает новый хоботок, а вот возможность отдельных фрагментов восстанавливаться в нормальный организм сильно варьирует в зависимости от таксономической принадлежности. Некоторые виды, в том числе определенные виды рода *Lineus*, как правило, размножаются путем фрагментации, и даже задние участки тела способны к полной регенерации, которая осуществляется внутри специальной слизистой цисты. Большинство немертин раздельнополы, их репродуктивная система проста. Гаметы развиваются из стволовых клеток, которые образуют компактные скопления. Последние одеваются эпителием. Таким способом образуются гонады. Они располагаются по обеим сторонам тела между кишечными дивертикулами, чередуясь с ними. Поступление необходимых пищевых веществ в гонады, по-видимому, обеспечивается их тесным соседством с кишечными дивертикулами.

После созревания гамет от каждой гонады отрастает гонодукт, ведущий наружу, по которому гаметы выходят в окружающую среду. Каждый яичник продуцирует от 1 до 50 яиц, в зависимости от видовой принадлежности немертины. Выделение яйцеклеток или спермы не требует непременно контакта между двумя червями, хотя немертины некоторых видов собираются вместе во время нереста, или два червя могут жить в общей норке или формировать специальный яйцевой кокон. У большинства немертин оплодотворение

наружное, и яйцеклетки либо выметываются и рассеиваются в морской воде, либо откладываются в норке или в трубке. Иногда образуются студенистые нити. Лишь небольшое число видов живородящие и вынашивают эмбрионы внутри тела.

Дробление у немертин спиральное, развитие детерминированное, и большая часть мезодермы возникает из мезоэнтодермальной клетки — бластомера 4d. Латеральные сосуды циркуляторной системы закладываются в виде пары мезодермальных полосок, а их просвет возникает схизоцельным способом. Подобно эмбрионам плоских червей, но в отличие от трохофорных животных (Trochozoa) — аннелид, моллюсков и родственных им групп, эмбрионы немертин не имеют трохобластов — специализированных бластомеров, дающих начало прототроху. Последний представляет собой характерный ресничный шнур, свойственный трохофорным личинкам Trochozoa. Представители большинства таксонов немертин характеризуются прямым развитием или имеют короткоживущую лецитотрофную личинку. Однако в развитии многих гетеронемертин присутствует свободно плавающая планктонная личинка — пилидий. Шлемовидный пилидий имеет апикальный пучок ресничек (частично сенсорных), локомоторный ресничный шнур и объемистый бластоцель, заполненный студенистым матриксом, который придает личинке плавучесть. Рот и кишечник хорошо развиты, но задняя кишка и анус отсутствуют. В отличие от множества других планктотрофных личинок пилидий не имеет экскреторных органов и в этом отношении является своего рода исключением. После периода свободного плавания пилидий претерпевает сложный метаморфоз, в процессе которого большая часть тела личинки отбрасывается и съедается развивающейся ювенильной особью. Последняя формируется из особых имагинальных дисков<sup>6</sup>. *Paranemertes peregrine* живет около полутора лет. Нерест происходит весной и летом, а взрослые особи умирают зимой. Молодь, появляющаяся в результате весеннего нереста, достигает половозрелости следующей весной и летом.

### **Особенности функциональной организации немертин**

По ряду особенностей своей морфофункциональной организации немертины напоминают плоских червей. Отличия сводятся к заметно большей длине тела, наличию хоботкового аппарата и циркуляторной системы. Как и у плоских червей, транспорт кислорода через стенки тела происходит у немертин за счет диффузии. Также в результате диффузии необходимые вещества переносятся из кишечника к гонадам, топографически тесно связанным с кишечными дивертикулами, в которых осуществляются всасывание и запасание питательных веществ. Организмам с таким длинным телом циркуляторная система нужна для конвективного транспорта питательных веществ к тем участкам тела, которые отдалены от кишечника, и по крайней мере некоторым видам — для транспорта гормонов и газов. Циркуляторная система через васкулярные пробки снабжает также ринхоцель и хоботок. Наличие тесной функциональной и морфологической связи между циркуляторной системой и протонефридиями позволяет последним формировать локальные скопления в определенных участках тела в отличие от плоских червей, у которых протонефридии разбросаны по всему телу.

### **Филогения немертин**

Немертины традиционно рассматривались как сестринский таксон Platyhelminthes. Основанием для этого служили общие признаки представителей этих двух таксонов: плоская форма тела, отсутствие кутикулы, ресничный эпидермис, наличие рабдитов и паренхимы, фолликулярных гонад, протонефридий и выворачивающийся хоботок (он имеется у некоторых плоских червей). В соответствии с гипотезой, согласно которой плоские черви рассматривались как наиболее примитивные билатерии, немертины считались первыми животными, у которых появились целом (хотя и необычный, в виде ринхоцеля), кровеносная система (раньше именно так трактовали систему целомических сосудов в теле немертин) и возникла тесная связь между циркуляторной и экскреторной системами (как, например, в почке у позвоночных). Большинство признаков, общих для Platyhelminthes и Nemertea, по-видимому, все же представляют собой симплезиоморфии или конвергенции, и не дают оснований считать эти два таксона сестринскими. Рабдиты немертин, как теперь

установлено, не похожи на рабдиты плоских червей и не связаны с ними эволюционно. У немертин нет такой паренхимы, как у плоских червей, а хоботок плоских червей не похож и, вероятно, не родственен хоботку немертин. Как ресничный эпидермис, так и протонефридии имеются и у целомических, и у ацеломических, т.е. лишенных целома, животных, а не только у плоских червей и немертин. Последние данные говорят о том, что циркуляторная система немертин — это не кровеносная система, а скорее модифицированный целом, подобный ринхоцелю. Такой вывод основан на нескольких характерных признаках, свойственных и сосудам немертин, и целому. У немертин сосуды занимают латеральное положение, они имеют мезотелиальную выстилку, которая отсутствует в кровеносных сосудах подавляющего большинства остальных беспозвоночных. В выстилке сосудов имеются ресничные эпителиально-мускульные клетки. Просвет сосудов немертин формируется схизоцельным способом, в результате расхождения клеток, образующих эмбриональные мезодермальные полосы (производных мезобласта).

Немертины и плоские черви не имеют синапоморфий, и лишь одна синапоморфия — наличие ануса — роднит немертин и Trochozoa. К этому единственному общему признаку можно добавить наличие целома у представителей обоих таксонов. В совокупности оба эти признака в качестве синапоморфий могли бы позволить рассматривать Nemertea и Trochozoa как сестринские группы. Однако целом немертин (сосуды и ринхоцель) очень специализирован, и его связь с другими органами не такая, как у представителей Trochozoa. У немертин гаметы выбрасываются наружу непосредственно из гонад, тогда как у трохозоа они вначале попадают в целом. У немертин протонефридий выдаются в сосуды целома, но не вступают в непосредственный контакт с целомической жидкостью. У трохозоа протонефридий находятся в полости целома и омываются целомической жидкостью. Результаты сравнения наводят на мысль о том, что целомы немертин и трохозоа в лучшем случае гомологичны по своему происхождению, так как представляют собой выстланные мезотелием полости, развивающиеся из мезодермы. Однако скорее всего целомы у Nemertea и Trochozoa возникли независимо друг от друга. Сейчас проводятся обширные исследования немертин, но пока они дали мало результатов. Кладистический анализ немертин, подтверждает монофилию Ecnorpha, но не Anorpha. Этот таксон может быть парафилетическим.

### **Филогения Bilateria**

Систематики, использующие морфологические или молекулярные методы, сходятся на том, что таксон Bilateria следует делить на две крупные группы: первичноротые (Protostomia) и вторичноротые (Deuterostomia). К вторичноротым животным относят полухордовых, иглокожих, хордовых и (иногда) щетинкочелюстных, а к первичноротым — всех остальных билатерии: моллюсков, членистоногих, кольчатых и плоских червей и т.д. Первичноротые животные, как правило, имеют спиральное дробление, бластопор эмбриона становится ртом (или и ртом, и анусом) взрослого животного, а мезотелий, когда он есть, имеет схизоцельное происхождение. У вторичноротых животных дробление обычно радиальное, бластопор превращается в анус, рот образуется заново за счет впячивания небольшого участка эктодермы, а мезотелий образуется энтероцельным способом.

Ученые, построения которых основаны на данных традиционной морфологии, и исследователи, базирующиеся на данных, полученных с помощью методов молекулярной биологии, находятся в согласии относительно вторичноротых животных, но расходятся во мнении по поводу состава и основных подразделений первичноротых. Эти разногласия вызывают оживленные дискуссии и стимулируют многочисленные исследования. Морфологи обычно признают наличие двух таксонов первичноротых: Spiralia и Cycloneuralia. Всех представителей Spiralia объединяет синапоморфия «спиральное дробление». В состав группы входят плоские черви, моллюски, аннелиды и членистоногие. Annelida, Onychophora и Arthropoda вместе составляют таксон Articulata. Название таксона обусловлено тем, что представители всех трех групп сегментированы, т.е. имеют членистое тело. Во многом сходно осуществляется и рост Articulata. Cycloneuralia — это маленькие животные (например, брюхоресничные черви и нематоды), которым присущ иной тип

дробления, чем *Spiralia*, а признаки взрослых животных отличают их от остальных первичноротых. Третья группа — *Lophophorata* (плеченогие, форониды, мшанки) считается промежуточным звеном между первично- и вторичноротыми, но более тесно связана с последними. Систематики, использующие данные молекулярной биологии, также делят первичноротых на две группы, но состав этих групп заметно отличается от описанного ранее. Один таксон, *Ecdysozoa*, объединяет всех животных, которые периодически линяют, сбрасывая экзоскелет. Он включает членистоногих и близкие к ним формы (общее название *Panarthropoda*) и циклонеуралей, но зато в него не попадают аннелиды, которые не линяют. Второй крупный таксон, *Lophotrochozoa*, охватывает всех остальных первичноротых и лофофорат. Признание группы *Ecdysozoa* соответствует представлениям о монофилии панартропод и обеспечивает место циклонеуралиям, однако исключение из этой группы аннелид и помещение их в *Lophotrochozoa* противоречит традиционным представлениям о тесной связи между кольчатыми червями и членистоногими (вместе образующими группу *Articulata*). Поскольку у представителей как *Annelida*, так и *Arthropoda* тело состоит из большого числа сегментов, их принадлежность к разным эволюционным ветвям означает, что сегментация появилась в этих таксонах независимо. Большинство морфологов категорически возражают против этой гипотезы. Молекулярные систематики также считают лофофорат первичноротыми животными, совершенно не связанными с вторичноротыми.

#### **Вопросы самоконтроля**

1. Какие признаки характерны для представителей *Monogenea*?
2. Как устроены органы прикрепления моногеней?
3. Какие признаки характерны для представителей *Cestoda*?
4. В чем особенность гистологии покровов *Cestoda*?
5. Какие адаптивные признаки возникли в связи с паразитизмом у ленточных червей?
6. Важнейшие представители *Cestoda* имеющие медицинское и ветеринарное значение?

### **8-ТЕМА: ТИП MOLLUSCA (МОЛЛЮСКИ). КЛАССЫ POLYPLACOPHORA (ХИТОНЫ), MONOPLACOPHORA И GASTROPODA (БРЮХОНОГИЕ).**

#### **План:**

1. Характерные признаки моллюсков
2. Класс *Polyplacophora*
3. Класс *Monoplacophora*
4. Класс *Gastropoda*

#### **Характерные признаки моллюсков**

Моллюски — это огромный таксон, по числу существующих ныне видов уступающий только *Arthropoda*. Он включает много хорошо знакомых всем животных: двустворчатых моллюсков (например, устриц и мидий), улиток и слизней, осьминогов и кальмаров, которые объединяются в семь классов, представленных в современной фауне. Несмотря на очевидные различия, все эти животные являются моллюсками и имеют много общих признаков.

В настоящее время описано около 100 000 ныне живущих видов моллюсков. Оценки варьируют от 50 000 до 150 000. Главная причина этих расхождений состоит в том, что многие виды были описаны несколько раз. Известно также примерно 35 000 вымерших видов. Моллюски обладают долгой эволюционной историей. Благодаря хорошо сохраняющимся известковым раковинам, их богатая палеонтологическая летопись начинается с кембрия. Моллюски являются преимущественно морскими организмами, и представители всех семи классов живут и процветают в морях. Некоторые двустворчатые и брюхоногие моллюски освоили и пресноводные местообитания, но только гастроподы живут на суше.

К моллюскам относятся таксоны Aplacophora, Polyplacophora, Monoplacophora, Gastropoda, Cephalopoda, Bivalvia и Scaphopoda, которые в традиционной линеивской классификации считаются классами. Aplacophora включает мелких червеобразных моллюсков, имеющих вместо раковины многочисленные известковые спикулы. Polyplacophora, или хитоны, имеют раковину, состоящую из 8 пластинок. Представители таксона Monoplacophora обладают низкой, конической, похожей на блюдечко раковиной и живут на глубине. (Подобные формы, для которых характерны незакрученная шапочковидная низкая раковина и нога с большой ползательной подошвой, часто появляются в эволюции моллюсков.) Gastropoda, или брюхоногие моллюски, представлены улитками и слизнями, их можно обнаружить в море, пресной воде и на суше. У головоногих моллюсков (Cephalopoda), к которым относятся кальмары и осьминоги, раковина по большей части редуцирована или совсем отсутствует. У многих форм она становится внутренней. Bivalvia — это двустворчатые моллюски, у которых раковина состоит из двух половинок. Scaphopoda, или лопатоногие моллюски, имеют трубчатую, цельную (однокусовую) раковину.

Представители всех семи таксонов ныне живущих моллюсков имеют общий план строения, что, однако, не исключает существования небольшого числа специфических вариаций, присущих каждому таксону в отдельности. По этой причине ни один из таксонов полностью не отражает общую организацию моллюсков и соответственно ни один представитель этой группы не может рассматриваться как «типичный», образцовый моллюск. В идеале общий план строения моллюсков, реконструированный в результате филогенетических исследований, должен был бы стать основой для описания организации и особенностей функционирования подобного идеального образца. Однако и по сей день общий план строения моллюсков остается предметом дискуссий и ни одна из существующих моделей не является общепринятой.

#### **Общая характеристика**

1. Билатерально – симметричные организмы, кроме брюхоногих.
2. Тело не сегментированное.
3. Целомические организмы. Основная часть целома заполнена соединительной тканью, кроме перикардия и гонад.
4. Тело разделяется на три части: голова, тело, нога.
5. Тело сверху покрыто мантией – кожной складкой. Под ней имеется мантийная полость.
6. У большинства представителей тело находится в раковине, которая иногда сохранена в виде рудимента.
7. В ротовой полости имеется тёрка – радула.
8. Кровеносная система незамкнутая, в перикардии сердце, состоящее из камер.
9. Органы дыхания – жабры – ктении или лёгкие.
10. Органы выделения парные почки.
11. Нервная система разбросанно – узловая только у головоногих имеется головной мозг, который хорошо развит.
12. Развитие с метаморфозом как у многощетинковых червей.

#### **Мантия**

Дорсальный участок стенки тела в области висцеральной массы преобразуется в мантию, или паллиум, что является общим признаком всех моллюсков. Эпидермис мантии секретирует белок, соли кальция и слизь, а также выполняет сенсорную функцию.

#### **Раковина**

Раковина — это простая низкая коническая шапочка, покрывающая дорсальную сторону нашего «типичного» моллюска. У очень многих ныне живущих моллюсков раковина превратилась в обширное убежище. Эпителий мантии секретирует белок и известковый материал, из которого у большинства моллюсков формируется известковая

раковина, а в некоторых случаях похожие на иголки спикулы. Вероятно, у предковых форм раковина возникла как толстая расположенная дорсально кутикула, состоявшая из хитина и белка, к которой позже добавились соли кальция.

Раковина настоящих моллюсков состоит из трех основных слоев, одного органического и двух известковых. Самый наружный слой, периостракум, образован белком конхиолином. Непосредственно под ним находится известковый остракум, а еще глубже — гипостракум. Эти два внутренних слоя построены из карбоната кальция, который откладывается поверх органического матрикса. У гастропод, цефалопод и двустворчатых моллюсков гипостракум может быть перламутровым (жемчужным). Все слои раковины секретируются эпидермисом мантии, и благодаря его деятельности раковина увеличивается в размерах по мере роста животного.

### **Мантийная полость**

По периферии дорсальной поверхности мантия образует мантийную складку. Последняя частично отграничивает небольшой участок пространства, который свободно сообщается с окружающей морской водой, — мантийную полость. Наличие мантийной полости — один из главных и характерных признаков организации моллюсков, определяющий особенности реализации многих важных жизненных функций. Эпидермис, расположенный на наружной поверхности мантии, подстилает раковину, тогда как эпидермис, одевающий внутреннюю поверхность мантийной складки, выстилает мантийную полость, секретирует слизь и часто несет реснички. Эпидермис, покрывающий непосредственно край мантийной складки, выполняет секреторную и сенсорную функции и отвечает за образование белка и углекислого кальция, необходимых для наращивания раковины в длину. Наружный эпидермис остальной мантии секретирует углекислый кальций, используемый для увеличения толщины раковины. У гипотетического предка моллюсков мантийная полость, возможно, располагалась сзади и тянулась вперед в виде пары латеральных отграниченных мантией бороздок, по одной с каждой стороны тела. У конкретных видов моллюсков мантийная полость может располагаться сзади, сбоку, спереди, подвергаться редукции или совсем исчезать. В мантийной полости располагаются жабры (ктении), почечные отверстия, анус, отверстия половых протоков и специальные органы чувств — осфрадии. Мантийная полость иногда используется в процессе питания и, если она расположена спереди, служит местом, куда втягиваются голова и нога моллюска.

### **Жабры**

Описываемый нами гипотетический «типичный» моллюск-прототип имеет несколько пар жабр (ктениев; ctene — гребенка), одна пара которых лежит в расположенной сзади мантийной полости. Большинство современных моллюсков имеют одну пару жабр и только иногда единственную жабру. Первичные жабры могут быть утеряны и замещены вторичными. В «типичной» жабре можно выделить вытянутое в продольном направлении основание — центральную ось, которая прикреплена одной стороной к мантии. Внутри оси залегают мышцы, кровеносные сосуды и нервы. Противоположная сторона оси несет два ряда листовидных жаберных лепестков. Один край лепестка, обращенный в сторону поступающего в мантийную полость потока воды, называется фронтальным краем, тогда как противоположный, омываемый вытекающим из полости потоком, — абфронтальным. Два ряда жаберных лепестков обычно сдвинуты относительно друг друга, так что их основания, расположенные на противоположных сторонах оси, чередуются. Такие примитивные жабры называются двусторонне перистыми, поскольку состоят из двух рядов лепестков. Однако у многих ныне живущих моллюсков имеются односторонне перистые жабры, в которых жаберные лепестки расположены только с одной стороны оси, как зубцы на гребенке.

Жаберные лепестки тесно сближены, но все-таки их разделяет узкое межлепестковое пространство, которое заполнено водой. Жабры делят мантийную полость на вентральную, или вводную (инфрабранхиальную, или жаберную), и дорсальную, или выводную (супрабранхиальную, или наджаберную), камеры. Поверхность жабр, которая

образована совокупностью краев всех лепестков, называется ламеллой. Поверхность, обращенная во вводную камеру, или фронтальная ламелла, образована фронтальными краями жаберных лепестков. Соответственно абфронтальная ламелла обращена в выводную камеру и образована абфронтальными краями жаберных лепестков. Реснички, покрывающие жаберные лепестки, создают ток воды, которая поступает в мантийную полость вдоль ее вентральной поверхности, проходит между лепестками в выводную камеру и затем выводится из мантийной полости дорсально.

Эпидермис жаберных лепестков несет три типа ресничек, из которых только один — мощные латеральные реснички — создает респираторный поток, т.е. поток воды в мантийной полости, необходимый для осуществления дыхания. Газообмен осуществляется между плоской поверхностью жаберных лепестков, обращенной в щели между лепестками, и водой, протекающей по этим щелям.

Реснички двух других типов, повидимому, перемещают не воду, а слизь и твердые частички; они очищают жаберы от плотных частиц (осадка и детрита), которые могут помешать респираторному потоку воды между жаберными лепестками. Фронтальный край жаберного лепестка несет фронтальные реснички, а противоположный соответственно — абфронтальные. Секреторные клетки жаберного эпителия выделяют слизь, с помощью которой улавливаются частицы, приносимые респираторным потоком воды. Фронтальные реснички создают поток, направленный от жаберной оси к верхнему краю лепестка. Этот поток уносит осевшие на слизь частицы с поверхности фронтальной ламеллы и очищает жаберы, не давая закупориваться межлепестковым промежуткам. Благодаря работе ресничек частицы вдоль края лепестка перемещаются в сторону выводной камеры. Здесь они агрегируются в псевдофекалии, подхватываются потоком воды, вытекающим наружу, и в конце концов удаляются из мантийной полости. Псевдофекалии — это нити или катышки (пеллеты), состоящие из слизи и осаждаемых в мантийной полости частиц. Абфронтальные реснички принимают участие в транспорте псевдофекалий. На своде мантии располагаются два участка секретирующего слизь эпителия — гипобрахиальные железы, которые участвуют в улавливании и удалении из мантийной полости посторонних частиц. Они локализованы за жабрами, если ориентироваться по направлению тока воды, вытекающего наружу.

Кислород транспортируется от жабр к тканям с помощью крови (гемолимфы). Приносящий (афферентный) жаберный сосуд, проходящий по оси жаберы, несет лишенную кислорода кровь к жаберным лепесткам, а выносящий (эфферентный) жаберный сосуд выносит обогащенную кислородом кровь и доставляет ее к сердцу. В самом жаберном лепестке кровь течет по направлению от выводной камеры к вводной, тогда как вода, несущая кислород, движется в противоположном направлении (от вводной камеры к выводной). Создаваемый таким образом противоток облегчает эффективное поглощение кислорода из воды. Использование принципа противотока для интенсификации газообмена распространено у водных животных. Это обусловлено низкой растворимостью кислорода в воде, что может быть компенсировано более эффективной сорбцией кислорода жабрами.

### **Осфрадии**

Наличие во вводной камере мантийной полости двух чувствительных органов, осфрадиев, очень характерно для моллюсков. Входящие в их состав рецепторные клетки анализируют химический состав воды, поступающей в мантийную полость, и наличие в ней посторонних частиц. Если осфрадии определили присутствие нежелательных химических веществ или, возможно, высокую концентрацию частиц, то прекращается биение ресничек. Соответственно останавливается и поток воды через жаберы до тех пор, пока условия не улучшатся.

### **Нога**

Вентральную поверхность тела «типичного» моллюска-прототипа составляет большая мускулистая нога с широкой, плоской, покрытой ресничками подошвой. С помощью ноги моллюск прикрепляется к твердому субстрату и перемещается по его



поверхности. Нога изобилует железистыми клетками, которые выделяют слизь, служащую смазкой для облегчения локомоции. В ноге находится кровеносный синус, или pedalный гемоцель.

Несколько пар дорсовентральных pedalных мускулов-ретракторов тянутся от внутренней поверхности раковины к ноге. Сокращение этих мускулов подтягивает раковину к ноге и наоборот. У «типичного» моллюска, обычно использующего ногу для прикрепления, при сокращении pedalных ретракторов раковина опускается вниз, а ее край прижимается к субстрату. При этом расположенные под ней висцеральная масса, голова и нога оказываются надежно защищенными. Напротив, ныне живущие моллюски в своем большинстве при угрозе открепляются от субстрата и используют мышцы-ретракторы для того, чтобы втянуть ногу вместе с головой в раковину.

### **Питание**

«Типичный» моллюск-прототип — это пасущийся микрофаг, использующий свою радулу для того, чтобы соскабливать микроскопические водоросли, другие организмы и детрит с твердого субстрата. Пищеварительный тракт специально приспособлен к тому, чтобы разделять и обрабатывать смесь, состоящую из мелких органических (съедобных) и минеральных (несъедобных) частиц. Такая диета требует сложно устроенного кишечника, в котором осуществляется сортировка частиц на непищевые и пищевые, при этом первые отбрасываются, а вторые перевариваются и адсорбируются. Уникальным свойством моллюсков является то, что для этой цели они используют разнообразные «сортирующие» ресничные поля, расположенные как на поверхности тела, так и внутри него. Многие ныне живущие моллюски, в первую очередь фильтраторы и пасущиеся микрофаги, также питаются смесью мельчайших органических и минеральных частиц и могут сохранять многие черты, характеризующие генерализованную схему организации пищеварительного тракта. В то же время большое число современных моллюсков является растительноядными или плотоядными макрофагами, которые поглощают относительно крупные куски органического материала. Их пищеварительная система имеет принципиально иное и, главное, более простое строение. В первую очередь это обусловлено тем, что в процессе питания не приходится сортировать минеральные и органические частицы.

Пищеварительный тракт состоит из передней, средней и задней кишок. Передняя кишка (ротовое отверстие, буккальная полость, глотка) и задняя кишка (прямая кишка, или ректум, и анус), являясь производными эктодермы, выстланы кутикулой, в то время как средняя кишка (пищевод, желудок, слепые выросты кишки и собственно кишечник), будучи энтодермальной по происхождению, не имеет выстилки. Рот расположен спереди и открывается в выстланную кутикулой буккальную полость. На дне последней находится радулярный аппарат, который состоит из собственно радулы, специализированного участка соединительной ткани, поддерживающего радулу, — одонтофора, и комплекса мышц, приводящих в движение радулу и одонтофор. Сумка радулы — это расположенное вентрально впячивание дна буккальной полости. В ней секретируется и располагается радула, которая представляет собой гибкую продольную ленту, образованную поперечными рядами маленьких хитиновых зубов. Радула представляет собой уникальное, присущее только моллюскам образование и имеется у представителей всех таксонов за исключением двустворчатых моллюсков, у которых она вторично утрачена, возможно, потому, что она не нужна животным-фильтраторам. Зубы радулы построены из альфа-хитина и задубленных белков, которые иногда отвердевают благодаря наличию железа или кремния (силикатов). Форма зубов у представителей разных таксонов весьма разнообразна, что обусловлено особенностями употребляемой пищи. Исходно радула предназначалась для соскабливания микробрастаний. Эта ее функция сохранилась у пасущихся микрофагов. Одна или несколько пар слюнных желез выделяют в буккальную полость слизь. Здесь она смешивается с пищей и минеральными частицами, образуя слизистый шнур, который постепенно перемещается назад благодаря работе ресничек. От заднего конца буккальной полости берет начало пищевод, который тянется до желудка. Выстилающие пищевод и желудок реснички

передвигают слизистый шнур с приклеившимися к нему пищевыми и минеральными частицами в заднем направлении, к желудку. Желудок моллюска-прототипа представляет собой грушевидный мешок, располагающийся в передней части внутренностного мешка. На переднем расширенном конце в него впадает пищевод, а от заднего сужающегося конца начинается кишечник. Пара крупных, слепо замкнутых и сильно разветвленных выростов кишечника, в которых в значительной степени и протекает процесс переваривания пищи (их называют также печенью, пищеварительными дивертикулами или гепатопанкреасом), соединяются протоками с передним отделом желудка. Пищеварительные ферменты секретируются гастродермисом, выстилающим слепые пищеварительные выросты, и транспортируются в желудок, где осуществляется внеклеточное переваривание пищи. В выростах (= печени, гепатопанкреасе) происходят всасывание, а также фагоцитоз, внутриклеточное пищеварение и запасание питательных веществ. Печень имеется у представителей всех таксонов настоящих моллюсков, кроме Aplacophora.

Длинный, образующий несколько петель кишечник не принимает участия в переваривании пищи, и попадающие в него вещества— это отходы, предназначенные для удаления из организма. В нем окончательно формируются и некоторое время сохраняются фекальные пеллеты. Анус открывается в дорсальную часть мантийной полости, откуда фекальные пеллеты, не засоряя жабры, выносятся наружу током воды.

### **Целом**

Редуцированный целом моллюсков, хотя и небольшой по размерам, сохраняет многие из своих исходных функций и соответственно свое значение. Его исходная опорная функция перешла к гемоцелю и раковине, но он продолжает оставаться важнейшим интегральным элементом выделительной и репродуктивной систем. Целом моллюсков представлен перикардиальной полостью и гоноцелем, в которых находятся сердце и гонада. Короткий участок задней кишки проходит через перикардиальную полость.

### **Внутренний транспорт**

Кровеносная система моллюска-прототипа включает сердце, дорсальную аорту, кровеносные сосуды, кровь (гемолимфу) и гемоцель. Кровь содержит амёбоциты, а также дыхательный пигмент гемоцианин. Кровеносная система, не имеющая клеточной выстилки, залегает в соединительной ткани, в пространствах между базальными пластинками основных эпителиев, а именно эпидермиса, мезотелия и гастродермы.

В состав сердца входят одна или несколько пар предсердий, которые получают обогащенную кислородом кровь от жабр по эфферентным жаберным сосудам. Предсердия открываются в срединный непарный мышечный желудочек, который непосредственно переходит в аорту. Последняя ветвится и дает начало более мелким артериям, доставляющим кровь к нескольким синусам гемоцеля или, реже, к образующим сплетения капиллярам. Главные синусы располагаются в голове, ноге и во внутренностном мешке. Кровь омывает ткани внутри и вокруг синусов и затем возвращается в сердце, но только после того как она омоет нефридии и пройдет сквозь жабры. Кровь поступает в жабры по афферентным жаберным сосудам. Такая система иногда называется «открытой», что означает, что кровь из артерий поступает в крупные синусы, а уже оттуда собирается в вены. Напротив, для «закрытой» кровеносной системы, такой как у аннелид, характерны мелкие капилляры, соединяющие артерии и вены.

### **Экскреция**

Экскреция у моллюсков осуществляется с помощью сердечно-почечного комплекса, который берет начало от гемо-целомическо-метанефридиальной системы других целомических животных и функционирует подобно ей. У моллюска-прототипа есть пара метанефридиев (= почек, или нефридиев), одним концом (нефростомом) открывающихся в перикардиальную полость (целом), а другим концом (нефропором) — в выводную камеру мантийной полости. Число метанефридиев варьирует у разных моллюсков, но обычно их бывает либо пара, либо один непарный.

У большинства моллюсков метанефридии представляет собой большой мешочек с толстыми стенками, способными к секреции и абсорбции; он омывается кровью висцерального синуса гемоцеля, с которой и происходит обмен метаболитами. Связь с перикардиальной полостью осуществляется с помощью ренонерикардиального канала. Его отверстие, ведущее в перикардиальную полость, и есть нефростом. В результате активности подоцитов, располагающихся в стенках предсердий, в перикардиальной полости образуется ультрафильтрат (первичная моча). Первичная моча поступает через нефростом в ренонерикардиальный канал и течет по нему к нефридию, где модифицируется благодаря секреции и абсорбции веществ из окружающей гемолимфы (крови) висцерального синуса. Эпителий нефридия реабсорбирует полезные вещества из мочи и возвращает их в гемолимфу (кровь), одновременно транспортируя токсины и продукты распада из гемолимфы в мочу. Вторичная, модифицированная моча выводится из нефридия через нефридиопор и попадает в вытекающий из мантийной полости поток воды.

### **Нервная система и органы чувств**

Центральная нервная система моллюсков образована несколькими парами ганглиев, причем некоторые тесно связаны с нервным кольцом, окружающим пищевод, и двумя парами продольных нервных стволов. Ганглий, или невромер, состоит из поверхностно расположенного кортекса и центральной медулы. Кортекс образован телами клеток, тогда как медула представляет собой скопление аксонов, называемое нейропилем. Ганглий заключен в соединительнотканную капсулу. С воспринимающими рецепторами ганглии соединяют афферентные, или чувствительные, нейроны, а с мышцами или эндокринными органами — эфферентные, или моторные, нейроны. Чувствительные нервы от глаз, щупалец истатоцистов идут к церебральным ганглиям (мозгу). Последние связаны с помощью коннективов с pedalными, buccальными и pleuralными ганглиями. Buccальные ганглии расположены в стенке buccальной полости и иннервируют мышцы радулы и одонтофора. Моторные (двигательные) нервы, берущие начало от pedalных ганглиев, иннервируют мышцы ноги. Pleuralные ганглии иннервируют мантию.

Одноименные ганглии каждой данной пары соединяются друг с другом с помощью комиссуры, тогда как разноименные ганглии, относящиеся к разным парам, соединены с помощью коннективов. Обычно комиссуры располагаются поперек, а коннективы — вдоль тела. В названиях коннективов и комиссур, как правило, используются названия ганглиев, которые они соединяют. Например, два церебральных ганглия соединены церебральной комиссурой, а церебральные и pedalные ганглии соединяются цереброpedальным коннективом. Большинство парных ганглиев соединены с помощью комиссур. Исключение составляют лишь два pleuralных ганглия, между которыми комиссура отсутствует. Pleuralные и pedalные ганглии соединяются с помощью пары коннективов. Другая пара коннективов, висцеральные нервные стволы, начинается от pleuralных ганглиев и тянется назад к висцеральным ганглиям, которые иннервируют органы внутренностного мешка. На висцеральных стволах располагается еще одна пара ганглиев — эзофагальные (= кишечные, или париетальные) ганглии, которые иннервируют жаберы, осфрадий и мантию.

Церебральные и pedalные ганглии вместе с соединяющими их нервами и комиссурами образуют околопищеводное нервное кольцо. Пара pedalных нервных стволов тянется от pedalных ганглиев в ногу, а два висцеральных нервных ствола идут от нервного кольца к висцеральному ганглию. Поскольку имеется четыре нервных ствола, такую систему называют тетраневральной. У примитивных форм между нервными стволами существуют поперечные связки, и вся система похожа на лестницу. В целом у моллюсков сильно выражена тенденция к цефализации нервной системы за счет укорочения коннективов и комиссур, что приводит к концентрации всех ганглиев вблизи нервного кольца. Типичными органами чувств моллюсков являются головные щупальца, выполняющие хемо- и механорецепторные функции, два глаза на голове, двастатоциста в ноге и два осфрадия во вводной

камере мантийной полости. Очень многие моллюски имеют чувствительные щупальца по краю мантии.

### **Размножение**

Обитавшие в море моллюски-прототипы — это раздельнополые животные, для которых характерно наружное оплодотворение в морской воде. Две гонады тесно связаны с целомом — перикардальной полостью. Гаметы из гонад сначала поступают в целом. Здесь они попадают в нефростомы нефридиев, которые служат гонодуктами (половыми протоками), выводятся через нефридиопоры в выводную камеру мантийной полости и выносятся наружу током воды. У некоторых моллюсков половые протоки развиваются независимо от нефридиев. Многие моллюски вторично приобрели внутреннее оплодотворение, а некоторые являются гермафродитами. И гермафродитизм, и внутреннее оплодотворение требуют усложнения половой системы.

### **Развитие**

Спиральное, голобластическое дробление — это признак моллюска-прототипа. Развивающаяся бластула несет на своем анимальном полюсе характерный для моллюсков «крест», образованный несколькими клетками. У видов, продуцирующих мелкие, микролецитальные яйца, гастрюляция осуществляется путем инвагинации, а для видов с крупными, богатыми желтком яйцами характерна эпиболия. Бластопор становится ротовым отверстием. Мезодерма берет начало из бластомера 4d (мезэнтобласта), который делится и дает начало двум (правой и левой) полоскам мезодермы. Позднее в них путем шизоцелии образуется целом. Гастрюла развивается в личинку трохофору, которая у примитивных форм выходит из яйца. Однако у большинства видов стадия трохофоры подавлена, и молодой организм покидает яйцо на более поздней стадии развития, которая называется велигером. У некоторых моллюсков яйца богаты желтком, и им свойственно прямое развитие. В целом развитие моллюсков очень напоминает развитие других Spiralia

### **Класс Aplacophora**

Группа Aplacophora включает два таксона — Neomeniomorpha и Chaetodermomorpha, которые объединяют примерно 300 видов мелких, странных, напоминающих червей морских моллюсков. Обычно длина представителей группы Aplacophora не превышает 5 мм, но некоторые виды достигают 30 см. Аплакофоры отличаются от всех других моллюсков наличием известковых спикул вместо раковины, отсутствием или редукцией ноги и цилиндрической, червеобразной формой тела. Мантийная полость расположена сзади. Радула имеется у большинства видов. Хотя аплакофорам свойственно много особенностей организации, характеризующих общий план строения моллюсков (радула, нервная система, связь гоноцеля и перикарда, мантия и мантийная полость), тем не менее, это явно специализированная группа (цилиндрическое тело, редукция ноги). Они не являются предками других моллюсков и, вероятно, представляют собой группу, рано отделившуюся от основного ствола эволюционного дерева моллюсков.

Представителей группы Aplacophora можно найти во всех океанах вплоть до глубины 7 000 м, однако большинство видов обитает на глубинах от 200 до 3 000 м. Большинство экземпляров было собрано с помощью глубоководных драпировок, но некоторые встречаются и в прибрежном мелководье или даже на литорали. Их биология до сих пор изучена плохо. Дорсальную стенку тела образует мантия, которая продолжается на боковые поверхности, покрывая все животное за исключением ноги, если таковая имеется. Эпидермис мантии секретирует гликопротеиновую кутикулу, инкрустированную известковыми (арагонитовыми) спикулами различной формы. В отличие от представителей других таксонов моллюсков у аплакофор раковина отсутствует. Под эпидермисом лежит соединительнотканная дерма. Под дермой последовательно залегают слои кольцевых, диагональных и продольных мышц. За самым внутренним (продольным) слоем мышц располагается полость тела, или гемоцель.

Нога, когда она есть, представляет собой продольную складку (иногда это многочисленные складки), внутри которой располагается педальный гемоцель. Ее эпителий

несет реснички и не одет снаружи кутикулой. В ноге отсутствуют специализированные мышцы — движение осуществляется с помощью ресничек. Нога расположена в pedalной бороздке, которая выстлана кутикулой.

Мантийная полость находится сзади. В нее открываются анус и отверстия гонодуктов (целомодуктов). У представителей таксона *Chaetodermomorpha* там же локализуется пара двусторонне перистых жабр. Жаберный эпителий, как и эпителий мантийной полости, покрыт ресничками; в каждую жабру заходит афферентный сосуд, а выходит эфферентный. В спокойном состоянии жабры выступают из мантийной полости, но они могут втягиваться в нее с помощью мышцретракторов. У представителей таксона *Neomeniomorpha* эпителий образует складки (респираторные папиллы), играющие роль вторичных жабр. Эти образования не являются истинными жабрами. Кишечный тракт начинается ротовым отверстием, ведущим в выстланную кутикулой буккальную полость. Далее следуют пищевод, средняя кишка, задняя кишка, прямая кишка (ректум) и анус. Буккальная полость обычно содержит радулу; анус открывается в мантийную полость. У

некоторых форм имеется крупная пищеварительная железа. Примерно у 20 % представителей *Neomeniomorpha* радула отсутствует, а буккальная полость функционирует как насос. У ряда эволюционно продвинутых видов *Chaetodermomorpha* имеются мешок протостиля, гастрический щит и вращающийся слизистый протостиль.

В состав кровеносной системы входит располагающееся сзади сердце. Его строение соответствует схеме, приведенной в характеристике моллюска-прототипа. Желудочек образуется как инвагинация дорсальной стенки перикарда и обычно остается прикрепленным к нему мембраной. Гемоцель разделен на два отдела — дорсальный перивисцеральный гемоцель и вентральный pedalный гемоцель — с помощью продольной горизонтально расположенной мышечной септы. Pedальный гемоцель имеется у всех *Aplacophora*, даже если ноги нет.

Выделительная система изучена слабо. Отчетливо выраженные нефридии отсутствуют, однако на стенке перикарда имеются подоциты. Можно думать, что выделительная система *Aplacophora* функционирует так же, как и у других моллюсков (и аннелид). Если это так, то ультрафильтрат крови (первичная моча) образуется в перикардальной полости и модифицируется по мере прохождения по реноперикардиальным протокам, открывающимся в мантийную полость, куда выводится уже вторичная моча. Высказываются предположения, что и некоторые эпидермальные железистые клетки выполняют экскреторную функцию.

Нервная система лестничного типа. Пара церебральных ганглиев лежит дорсально по отношению к передней кишке. От них берут начало две пары продольных нервных стволов. Латерально расположены висцеральные нервы, вентрально — pedalные нервы. Последние тянутся по всей длине тела и соединяются друг с другом поперечными комиссурами. Кроме того, правый и левый висцеральные стволы соединяются с помощью супраректальной комиссуры, которая образует арку над задней кишкой. Характерная черта аплакофор — наличие расположенного терминально на заднем конце тела хеморецепторного органа чувств. Было высказано предположение (хотя оно не доказано), что этот орган гомологичен осфрадию других таксонов моллюсков. У представителей *Neomeniomorpha* функцию органа чувств выполняет покрытая ресничками pedalная ямка, которая секретирует слизь. Кроме того, у них же имеется расположенная на переднем конце тела, дорсально от ротового отверстия, еще одна чувствительная ямка — преоральный орган чувств. У группы *Chaetodermomorpha* ротовое отверстие окружено оральным щитом. Это кольцо мантийного эпидермиса и утолщенной кутикулы пронизано чувствительными ресничками. Ротовой щит иннервируется церебральными ганглиями. Гонады парные, гаметы поступают непосредственно в полость перикарда (целом) через гоноперикардиальные протоки. Полость перикарда соединена с мантийной полостью парой хорошо развитых целомодуктов (гонодуктов). Возможно, такое состояние является примитивным для моллюсков. Большинство аплакофор гермафродиты, но таксон

Chaetodermomorpha объединяет гонохорные формы. Яйца могут задерживаться в материнском организме, где протекает их развитие, или откладываться в воду. В первом случае имеет место прямое развитие, во втором — из яйца выходит лецитотрофная личинка.

### **Класс Polyplacophora**

Таксон Polyplacophora объединяет хитонов, или панцирных моллюсков, которые встречаются только в морях. Несмотря на то, что хитонам присущ ряд примитивных особенностей строения и развития, они представляют собой весьма специализированную группу и хорошо приспособлены к жизни на скалах и раковинах, к которым они прочно прикрепляются. Многие из них живут в прибрежной полосе, где надежно удерживаются на субстрате даже во время самых высоких приливов или при сильном прибое. Около половины современных видов живет на литорали или на мелководье. Другие виды можно найти в более глубоких и спокойных местах. Их удлиненное овальное тело сильно уплощено в дорсовентральном направлении. Отличительная черта хитонов — наличие у них раковины, состоящей из восьми налегающих друг на друга пластинок. Это придает раковине гибкость и позволяет повторять неровности каменистого субстрата, на котором удерживается моллюск. У хитонов на голове нет ни глаз, ни щупалец, а сама голова развита слабо и плохо выражена. Мантия толстая, а нога широкая и плоская, что облегчает прикрепление к твердому субстрату.

Известно примерно 800 современных видов, но ископаемые находки редки. Описано около 350 ископаемых хитонов, начиная, по крайней мере, с ордовикского периода, а возможно, еще и с кембрия. Polyplacophora — это сестринский таксон по отношению к Conchifera, который в линнеевской классификации имеет ранг класса.

Размеры хитонов варьируют от 3 мм до 40 см, причем самым большим из них является гигантский тихоокеанский хитон-галоша, *Cryptochiton stelleri*. Однако длина тела представителей большинства видов колеблется от 3 до 12 см. Обычно хитоны окрашены в бурый цвет с красным, коричневым, желтым или зеленым рисунком.

### **Мантия**

Мантия покрывает всю дорсальную поверхность хитона и выделяет тонкую гликопротеиновую кутикулу. Мантия — это толстое, упругое, массивное образование, которое простирается до боковых краев тела и частично (или целиком) закрывает пластинки раковины. Она продолжается за боковые края пластинок и, свисая вниз с боков, ограничивает латерально расположенную мантийную полость. Этот краевой участок мантии, занимающий периферическое положение по отношению к пластинкам раковины, иногда называется «пояском». Кутикула может быть гладкой или нести чешуйки, щетинки или известковые спиккулы, подобные тем, которые имеются у Aplacophora.

### **Раковина**

Из внешних признаков хитонов наиболее отличительным является их раковина, разделенная на восемь налегающих друг на друга поперечных пластинок. Само название Polyplacophora означает «несущий много пластинок». Края каждой пластинки глубоко погружены в ткани мантии, исключение составляет лишь задний край, налегающий сверху на следующую пластинку. Степень погружения пластинок в толщу мантии варьирует у разных видов. Обычно большая часть пластинки расположена открыто. Однако у *Katharina* открытой остается только средняя часть каждой пластинки, а у *Cryptochiton*, в отличие от других хитонов, раковина полностью становится внутренней и целиком закрыта мантией. Задний край каждой пластинки перекрывает передний край пластинки, лежащей сзади. От всех пластинок отходят в стороны и вперед крыловидные вставочные придатки, или выросты, которые погружены в окружающую мантию; они заходят под предыдущие пластинки, надежно закоривая раковину. С каждой пластинкой соединяются по два мощных двойных pedalных мускула-ретрактора, которые заканчиваются в толще ноги. (У представителей Monoplacophora тоже есть восемь пар pedalных мускулов-ретракторов, но у них эти мышцы прикреплены к цельной раковине.)

Пластинки состоят из четырех слоев. Самый наружный, обращенный во внешнюю среду слой — это тонкий органический периостракум. Под ним лежит тегментум, состоящий из белка конхиолина и углекислого кальция. В тегментуме находятся органы чувств, которые известны под названием «эстететы», и иннервирующие их нейроны. Вероятно, это независимо приобретенная особенность раковины хитонов, ибо структуры, гомологичные тегментуму, в раковинах *Conchifera* отсутствуют. Артикуламентум — срединный чисто известковый (арагонитовый) слой, залегающий под тегментумом. Именно он выступает за пределы тегментума, образуя вставочные выросты. Второй известковый слой, гипостракум, лежит под артикуламентумом. Покрытый периостракумом тегментум — единственный участок пластинки, видимый снаружи; артикуламентум скрыт либо под тегментумом, либо в толще мантии. Вставочные выросты образованы артикуламентумом и гипостракумом никогда не включают тегментум.

### **Нога и локомоция**

Широкая плоская мускулистая нога занимает большую часть вентральной поверхности и используется моллюском для передвижения и прикрепления к субстрату — обычно это камень или раковина. Хитоны используют волну мышечных сокращений, которая пробегает по подошве, для того, чтобы медленно ползать по субстрату. Подразделение раковины на подвижно сочлененные пластинки позволяет хитонам изменять форму тела в соответствии с любыми неровностями поверхности субстрата. Будучи случайно оторванным от своего места, хитон может свернуться в шарик с помощью двух продольных «скручивающих» мышц, что можно рассматривать как защитную реакцию. Но эти же мышцы обеспечивают выпрямление животного и повторное прикрепление к субстрату.

Моллюск прикрепляется к субстрату с помощью и ноги, и мантии. В нормальных условиях функционирует только нога, но если хитону угрожает серьезная опасность, в ход пускается и мантия. Если хитона предварительно потревожить, то потом его практически невозможно снять с камня, не повредив, настолько прочно он прикрепляется к субстрату. Когда хитон использует мантию, ее наружный край контактирует с субстратом, а внутренний край слегка приподнимается, благодаря чему возникает присасывательный эффект. В результате животное очень прочно удерживается на субстрате.

Хитоны — это обычные обитатели каменистой литорали и подобно морским блюдечкам в своем большинстве совершенно неподвижны во время отлива. Когда же поверхность камня погружена в воду или омывается волной, они перемещаются в поисках пищи. Обычно хитоны обладают отрицательным фототаксисом и, следовательно, стремятся расположиться в укрытиях под камнями. Наиболее активны они ночью во время прилива. Некоторые виды, как и морские блюдечки, демонстрируют способность к хоумингу, т. е. способность возвращаться на исходное место.

### **Мантийная полость и вентиляция**

Мантийная полость представлена двумя бороздками, расположенными латерально между ногой и мантией и тянущимися до заднего конца тела. В каждой мантийной борозде находятся многочисленные жабры, половое и выделительное отверстия. Анус располагается медиально позади ноги, в том месте, где бороздки объединяются. Покрытые ресничками, двусторонне перистые жабры располагаются в мантийных бороздах в виде продольных рядов. Их количество в каждом ряду варьирует от 6 до 88. Такая вариабельность проявляется не только у разных видов, но и в пределах одного вида, что отчасти зависит от размеров моллюсков.

Тесный ряд двусторонне перистых жабр образует своего рода полог, который делит мантийную полость на латеральную вводную камеру и медиальную выводную. С каждой стороны тела передние участки краевой зоны мантии могут быть приподняты над субстратом, в результате чего образуется вводное отверстие. Через него в мантийную полость поступает респираторный поток воды, создаваемый биением жаберных ресничек. Вода течет назад по вводной камере, а затем проходит через жаберный полог в выводную

камеру. Газообмен между водой и кровью происходит по мере прохождения воды между жаберными лепестками. Попав в выводную камеру, вода продолжает течь в том же направлении (назад), так как ее направляют жаберные реснички. У заднего конца ноги правый и левый потоки сливаются, и уже единый поток извергается из мантийной полости наружу через непарное расположенное посередине выводное отверстие. Строение жабр, их ресничный покров, вентиляция и кровоснабжение — все это очень похоже на то, что было описано у «типичного» моллюска-прототипа.

### Питание

Большинство хитонов — это пасущиеся микрофаги, питающиеся мелкими водорослями и другими организмами, которых они соскабливают радулой с поверхности камней и раковин. Вероятно, этот тип питания был присущ предковым формам моллюсков, и такова исходная функция радулы. Соскабливание радулой приводит к неизбирательному поглощению водорослей и сопутствующих животных, а также частиц осадочных пород, накопившихся среди водорослей. Например, содержимое кишечника трех хитонов с побережья Майна включало 14 видов водорослей и животных, но 75 % его объема составляли частицы осадочных пород.

Некоторые хитоны питаются более крупными морскими водорослями, а представители таксона *Placiphorella*, встречающиеся на западном побережье Соединенных Штатов, — это хищники, использующие приподнятый и расширенный конец мантии для ловли мелких ракообразных и других беспозвоночных. Некоторые хитоны — детритофаги. Обитающие на литорали южного побережья Калифорнии *Nuttallina californica* выкапывают в каменистом грунте глубокие ямки. Хитоны никогда не покидают своих ямок; ямки служат им для сбора пищи — водорослевого детрита. Одни и те же ямки могут использоваться особями многих сменяющих друг друга поколений. Возраст таких ямок, по некоторым оценкам, достигает иногда тысячи лет.

Ротовое отверстие ведет в выстланную хитином буккальную полость. Радула лежит в длинном влагалище, которое выдается из задней стенки буккальной полости. По сравнению с радулами других моллюсков она очень длинная и несет по 17 зубов в каждом поперечном ряду. Некоторые зубы минерализованы, что придает им твердость и удлиняет срок использования. Вершины некоторых зубов покрыты железосодержащим минералом — магнетитом. И большая длина радулы, и очень твердые зубы можно рассматривать как адаптации к преждевременному изнашиванию, к которому приводит практически постоянное трение о поверхность камня. Опорой для радулы служит расположенный вентрально по отношению к ней одонтофор, как это уже было описано у «типичного» моллюска-прототипа. Субрадулярный мешочек — это меньшее по размерам выпячивание стенки буккальной полости, расположенное вентрально по отношению к радуле. В нем находится похожий на язык хемочувствительный субрадулярный орган. Радула, одонтофор и субрадулярный орган снабжены мускулами-протракторами и ретракторами и могут при необходимости выдвигаться изо рта или втягиваться обратно.

Во время питания субрадулярный орган высунут и прижат к поверхности камня. Если с его помощью обнаружена пища, изо рта выдвигаются одонтофор и радула, после чего радула соскребает пищу с поверхности камня. Периодически работа радулы прекращается, и субрадулярный орган опять «исследует» субстрат.

Соскобленные частицы поступают в буккальную полость за счет загнутых назад зубов радулы при каждом возвратном движении. Пара слюнных желез (буккальных желез) секретит в глотку слизь, которая смешивается с частицами и образует пищевой шнур. С помощью ресничек пищевой шнур постоянно перемещается в пищевод и через него в желудок. На своем пути пищевые частицы смешиваются с амилазой, поступающей из двух крупных пищеводных желез («сахарных», или глоточных), протоки которых впадают в передний отдел пищевода.

Пищевод открывается в передний отдел желудка, где пища смешивается с протеолитическими ферментами, выделяемыми пищеварительной железой. Характерный для



Conchifera мешок протостиля отсутствует. Переваривание практически полностью внеклеточное и происходит в пищеварительной железе, желудке и передней части кишечника. Передний участок кишечника образует петлю и затем переходит в длинный, сильно извитой задний отдел кишечника, в котором окончательно формируются фекальные пеллеты. Эти два отдела кишечника разделены клапаном. Анус открывается на средней линии тела непосредственно за задним краем ноги, и выделяемые фекалии уносятся выбрасываемым из мантийной полости током воды.

### **Внутренний транспорт**

Обширная перикардальная полость (целом) находится на заднем полюсе и расположена под 7-й и 8-й пластинками раковины. Она отграничена перикардом. В целоме находится сердце, состоящее из медиального желудочка и пары латеральных предсердий. Срединная дорсальная аорта берет начало от переднего конца желудочка и ведет к головному отделу гемоцеля, по пути от нее ответвляются парные боковые сосуды. Гемоцель подразделен на синусы, соединенные сосудами (протоками), которые хорошо заметны и выстланы соединительной тканью (но не имеют эндотелия). Кровь поступает из эфферентных сосудов жабр в предсердия, а затем в желудочек, который перекачивает ее в гемоцель. В отличие от представителей Aplousophora у хитонов нет связи между гонадой и перикардом.

### **Выделение**

Выделительные органы представлены двумя очень крупными железистыми нефридиями, расположенными по бокам гемоцеля. Каждый из них соединяется с полостью перикарда реноперикардальным каналом. Для выведения вторичной мочи каждый нефридий открывается нефридиопором в выводные камеры мантийной полости ближе к заднему концу тела. Процесс образования мочи был описан в разделе, посвященном характеристике «типичного» моллюска-прототипа.

### **Нервная система и органы чувств**

Нервная система хитонов очень напоминает нервную систему Aplousophora за тем исключением, что у хитонов отсутствуют ганглии. Околокишечное нервное кольцо окружает переднюю кишку. Нервная система тетраневральная и лестничная с поперечными ступенькообразными комиссурами, соединяющими четыре продольных ствола. Нервные стволы представлены двумя расположенными вентрально pedalными и двумя занимающими латеральное положение, висцеральными, нервными стволами, вероятно, гомологичными одноименным стволам аплакофор. Супраректальная комиссура, как и у аплакофор, образует над кишкой арку, соединяющую правый и левый латеральные стволы.

Главными органами чувств являются субрадулярный орган, рецепторы мантии и эстеты. Эстеты, присущие исключительно хитонам, образованы группами эпидермальных клеток, выполняющих рецепторную, секреторную и опорную функции. Эстеты бывают маленькими — микроэстеты и большими — мегалоэстеты. Они располагаются в узких выстланных эпидермисом вертикальных каналах в тегментуме пластинок раковины. Каждый канал тянется от основания тегментума и заканчивается «шапочкой» на поверхности раковины. Эпидермис мантии прорастает в раковину, выстилает каналы. Плотность эстетов на открытой поверхности раковины, зарегистрированная у *Lepidochitona cinerea*, составила 1 750 каналов на 1 мм<sup>2</sup>. Несмотря на то что структура эстетов хорошо изучена, относительно их функции продолжаются дискуссии. По-видимому, они одновременно являются и чувствительными, и секреторными образованиями. У некоторых хитонов эстеты содержат оцелли («глазки»), которые считаются фоторецепторами, так как обладают хорошо развитыми линзами и в ответ на стимуляцию светом реагируют изменением электрического потенциала. На передних пластинках раковины может быть сконцентрировано несколько тысяч оцеллей. Другие чувствительные клетки могут быть хемо- или механорецепторами. Секреторная функция эстетов может заключаться в формировании периостракума, противодействии обрастанию, отпугивании хищников или замедлении испарения воды через поверхность, что предотвращает высыхание. С мантией связаны разнообразные рецепторы, в

том числе механо- и фоторецепторы. В каждой мантийной борозде присутствует так называемый осфрадий, но у одних видов он располагается во вводной камере, а у других — в выводной.

### **Размножение и развитие**

Почти все хитоны — раздельнополые животные. Единственная гонада, располагающаяся медиально, развивается из парных зачатков гонад эмбриона в дорсальном отделе гемоцеля спереди от перикарда. Пространственные отношения здесь такие же, как у аплакофор, за исключением того, что у хитонов нет связи между этими двумя участками целома. С помощью двух гонодуктов гаметы выносятся непосредственно наружу и не проходят ни через перикард, ни через нефридии. Гонопоры располагаются в выводных камерах правой и левой мантийных борозд непосредственно перед нефридиопорами. Оплодотворение наружное, копуляция отсутствует. У самцов сперма поступает в поток воды, выносимый из мантийной полости. Яйца, заключенные в покрытую шипиками оболочку, обычно откладываются в морскую воду либо поодиночке, либо в виде тяжей. Оплодотворение происходит в морской воде или внутри мантийной полости самки. Возможность такого оплодотворения обеспечивается тем, что хитоны часто образуют большие скопления, и гаметам не надо распространяться на большие расстояния. У большинства видов из яйца выходит лецитотрофная планктонная трохофора, имеющая личиночные глазки, прототрох, мантию, раковинную железу и ногу. Стадия велигера в онтогенезе хитонов отсутствует. Примерно у 30 видов самки вынашивают яйца в мантийной полости. Для этих форм характерно прямое развитие. В ходе развития участок, расположенный за прототрохом, удлиняется, и из него в дальнейшем формируется большая часть тела. На дорсальной поверхности развивается раковинная железа, подразделенная на семь в известной мере обособленных участков. Ее главная функция — секреция материала, из которого формируются пластинки раковины. Самый задний, седьмой участок в свою очередь подразделяется на два, которые дают начало соответственно седьмой и восьмой пластинкам. Прототрох дегенерирует, животное претерпевает метаморфоз и оседает на дно в виде молодого хитона. В течение некоторого времени после метаморфоза присущие личинке глазки сохраняются.

### **Класс Monoplacophora**

Все остальные моллюски составляют монофилетический таксон Conchifera, в который входят Monoplacophora, Gastropoda, Cephalopoda, Bivalvia и Scaphopoda. Эти пять таксонов, вероятно, произошли от общего предка, похожего на представителя Monoplacophora.

Своим строением моноплакофоры напоминают «типичного» моллюска-прототипа — это мелкие, уплощенные морские моллюски, которые живут на глубине. Современные формы имеют длину от 3 мм до 3 см или немногим более и билатерально-симметричны. Долгое время были известны лишь их ископаемые остатки из кембрийских и девонских отложений. Эта группа считалась полностью вымершей до 1952 г., когда в результате глубоководной драгировки у Тихоокеанского побережья Коста-Рики были обнаружены 10 живых экземпляров *Neopilina galathea*. Со времени этого открытия были собраны представители примерно 20 видов моноплакофор, относящихся к трем родам. Все находки были сделаны в Северной и Южной Атлантике, в Индийском и в восточной части Тихого океанов на глубинах от 1 800 до 7 000 м. Единственный известный мелководный вид был обнаружен у берегов Калифорнии на глубине около 200 м. Считается, что современные виды — это остатки когда-то обширного и изобилующего видами таксона моллюсков.

Как подсказывает само название, моноплакофоры имеют цельную билатерально-симметричную раковину, форма которой варьирует от плоской щитовидной пластинки до короткого конуса. Раковина секретируется мантией, и ее вершина направлена вперед. Раковина состоит из наружного органического периостракума, образованного белком конхиолином, промежуточного остракума и внутреннего гипостракума. Тот факт, что эти слои подобны слоям, из которых построены раковины других представителей группы

Conchifera, и совершенно не похожи на слои пластинок раковины хитонов, подтверждает гипотезу о независимом происхождении Polyplacophora и Conchifera от не имевшего раковины предка. Раковины представителей этих двух таксонов возникали и эволюционировали совершенно независимо.

Мантийная полость представлена двумя латеральными, похожими на борозды участками, расположенными латерально с двух сторон между широкой ногой с плоской ползательной подошвой и краевой зоной мантии. Сзади две борозды сливаются. Как и у хитонов, от ноги к внутренней поверхности раковины тянется восемь пар pedalных мускулов-ретракторов. Самой поразительной особенностью строения моноплакофор является то, что некоторые системы представлены сериями повторяющихся органов. Сказанное относится и к мышцам-ретракторам. Мантийная полость содержит три, пять или шесть пар односторонне перистых жабр. Несущий кислород поток воды, возможно, поступает сбоку и, омывая жаберы, проходит на медиальную сторону каждой мантийной борозды, затем движется назад, где выбрасывается наружу подобно тому, как это происходит у хитонов.

Моноплакофоры — это пасающиеся микрофаги, которые питаются микроорганизмами и детритом на твердых субстратах. Изучение содержимого желудка выявило наличие диатомовых водорослей, фораминифер и спикул губок. Рот расположен на средней линии вентральной стороны тела перед ногой, а анус располагается в мантийной полости на заднем конце тела. Рот открывается в покрытую кутикулой буккальную полость, содержащую радулу и субрадулярный орган. Пищевод тянется назад от буккальной полости к желудку. В его просвет, выстланный ресничным эпителием, вдаются два продольных гребня. У большинства видов в переднюю часть пищевода открываются два крупных дивертикула. В состав желудка могут входить мешок протостилиа и непарная гастрическая железа, а внутри него располагается протостиль. С передним концом желудка связаны два крупных слепых выроста (пищеварительные железы средней кишки), а от его заднего конца берет начало длинная кишка, которая лежит в задней части гемоцеля и свернута против часовой стрелки в спираль. Последний оборот этой спирали переходит в ректум, который заканчивается анусом.

Целом представлен гоноцелями, окружающими гонады, и полостью перикарда, в котором располагается сердце. Нефридии располагаются по бокам тела. Их может быть три, четыре, шесть или семь пар. В латеральные участки мантийной полости открывается соответствующее количество нефридиопоров. Существование реноперикардальных каналов, соединяющих нефридии с полостью перикарда, точно не установлено.

Кровеносная система включает гемоцель и сердце, расположенное в задней части перикардальной полости. Ректум проходит сквозь полость перикарда и желудочка и делит их на правую и левую сообщающиеся половины. В желудочек открываются две пары предсердий. Стенки желудочка, сокращаясь, выталкивают кровь в непарную, расположенную дорсально аорту, которая открывается в гемоцель.

Тетраневральная нервная система напоминает нервную систему аплакофор и полиплакофор. Она состоит из пары слабо развитых церебральных ганглиев, окологлоточного нервного кольца, от которого отходят два висцеральных нервных ствола к мантийной складке и пара pedalных нервных стволов в ногу. Поперечные комиссуры соединяют pedalные и висцеральные нервы с каждой стороны, а висцеральные стволы соединены сзади супраректальной комиссурой. Два pedalных нерва соединены друг с другом передней и задней комиссурами и образуют замкнутую петлю. Мускулатура радулы иннервируется глоточными ганглиями. Ни у одного представителя Monoplacophora не удалось обнаружить ни глаз, ни осфрадиев, но зато всегда имеется крупный субрадулярный орган. Два статоциста лежат недалеко от передней pedalной комиссуры.

Почти все моноплакофоры — раздельнополые животные. Две пары гонад залегают в средней части тела. Каждая гонада заключена в гоноцель и соединяется с помощью полового протока с одним из средних нефридиев. Считается, что оплодотворение у

них наружное, поскольку строение половой системы практически исключает возможность внутреннего оплодотворения: отсутствуют совокупительный орган и семяприемники. О размножении этих труднодоступных для детальных исследований глубоководных животных ничего не известно.

То, что некоторые виды моноплакофор сохранились в ходе эволюции, вероятно, связано с их жизнью на большой глубине, где, возможно, им удалось избежать конкуренции, истребления хищниками, изменений привычных местообитаний, т.е. тех факторов, которые привели к вымиранию других представителей этого таксона. Существовало две линии эволюции ископаемых моноплакофор. У представителей таксона *Cyclomya* происходило удлинение дорсовентральной оси тела, что привело к появлению симметрично закрученной раковины и к сокращению числа жабр и pedalных мышц-ретракторов. Хотя в девоне ископаемые представители таксона *Cyclomya* исчезают, возможно именно они были предками брюхоногих и головоногих моллюсков, если только эти два таксона берут начало от предков с закрученной раковинной. Моллюски, относившиеся к таксону — *Tergomya*, сохранили уплощенную, незакрученную, похожую на блюдечко, раковину с 5—8 парами мышц-ретракторов и 5—6 парами жабр. Считалось, что представители этого таксона также вымерли в девоне, поскольку их ископаемые остатки не встречаются в более поздних отложениях, однако недавно были обнаружены современные виды, которые могут принадлежать к этому таксону. Если предки брюхоногих моллюсков не имели закрученной раковины, то вероятными кандидатами на эту роль являются представители *Tergomya*.

### **Класс *Gastropoda*-Брюхоногие**

Брюхоногие моллюски — это самый крупный и самый разнообразный класс моллюсков. Улитки и слизни, включаемые в состав этого таксона, характеризуются удивительным разнообразием. Палеонтологическая летопись гастропод начинается в раннем кембрии, и затем ни разу не прерывается на протяжении всей последующей геологической истории Земли. Ни один другой класс моллюсков не продемонстрировал такой широчайшей адаптивной радиации, какую можно наблюдать у гастропод на протяжении всей их эволюционной истории. Брюхоногие моллюски возникли в море, но они заселили и пресные водоемы, к тому же это единственная группа моллюсков, представителей которых можно найти на суше. Среди многоклеточных животных только позвоночные, ракообразные и, возможно, кольчатые черви также преуспели в освоении всех трех главных сред обитания. Число видов гастропод, по разным оценкам, варьирует от 40000 до 100000, но реально в настоящее время, по-видимому, существует около 60000 достоверно описанных видов. Ископаемые гастроподы представлены еще примерно 15 000 видов. Гастроподы — это исходно бентосные организмы, они адаптированы к жизни на всех типах субстратов, но некоторые приспособились и к существованию в пелагиали. Легочные брюхоногие (улитки и слизни), а также представители нескольких других групп заселили сушу: у них исчезли жабры, а мантийная полость преобразовалась в легкое. Представители трех главных групп — переднежаберные, легочные и заднежаберные специализировались в разных направлениях. Переднежаберные моллюски — это главным образом бентосные морские животные, легочные моллюски использовали экологические преимущества, обусловленные переходом к дыханию воздухом, что же касается заднежаберных, то в основе их адаптивной радиации лежала частичная или полная утрата раковины.

Из-за огромного разнообразия гастропод привести общую характеристику этой группы довольно трудно. Единственным общим признаком является **торсия**, т.е. поворот висцеральной массы (внутренностного мешка) относительно ноги на 180° против часовой стрелки. Этот феномен будет обсуждаться ниже. У многих гастропод есть раковина, которая обычно закручена асимметрично. Раковина цельная, т. е. состоит из одного куска, и наружная, но у некоторых видов она становится внутренней, а иногда и совсем исчезает. У гастропод сохраняется широкая плоская нога, характерная для «типичного» моллюска-прототипа и служащая для ползания, но они гораздо более активны и подвижны, чем хитоны и моноплакофоры. Соответственно, им свойственны цефализация нервной системы и

развитие совершенной системы органов чувств. Голова хорошо выражена и несет одну или две пары чувствительных щупалец и пару глаз. Внутренностный мешок обычно большой и, как правило, закручен в спираль, так как повторяет витки раковины. Мантийная полость располагается спереди, справа, сзади или вообще исчезает. В ней обычно находится одна жабра. Мантийная полость, раковина и внутренностный мешок асимметричны. Обычно имеется одно предсердие и один нефридий; кишка изогнута U-образно. Сохраняется одна правая гонада. Тетраневральная нервная система включает несколько пар ганглиев, характерных для *Conchifera*, нервное кольцо, комиссуры и коннективы, но ее стволы перекрещиваются в результате торсии (стрептонеувральная система) или этот перекрест вторично исчезает в результате деторсии (эутинеувральная система). Из яйца чаще всего вылупляется велигер, обычно имеется личиночная крышечка (оперкулум). Многие гастроподы утратили раковину, мантийную полость, имеют вторичные жабры или вообще не имеют жабр, характеризуются вторичной двусторонней симметрией или иными проявлениями деторсии (обратного разворота внутренностного мешка).

### Раковина

Раковина гастропод — это полый конус, закрученный вокруг центральной оси, известной под названием **колюмелла**. После закручивания раковина все еще представляет собой полую сужающуюся к одному концу трубку с широким основанием и узкой вершиной, но она больше не выглядит как простой конус. Основанием конуса служит большое отверстие, **апертура**, или устье, из которого могут высовываться и в которое могут втягиваться голова и нога. Внутренностный мешок закручен так, чтобы соответствовать форме раковины. У всех гастропод (кроме вети гастропод) устье — это единственное отверстие, ведущее в полость раковины. Наружный край устья — это **наружная губа**, а край, прилежащий к остальной части раковины, — **внутренняя губа**. У многих видов передний край устья раковины несет впячивание, образующее **сифональный вырез**, или вытянут в виде **сифонального канала**, в котором располагается сифон.

Каждый полный оборот конуса вокруг колюмеллы образует виток. Последующие обороты частично или полностью перекрывают предыдущие. Самый наружный (последний) оборот, лежащий в основании конуса, будучи самым крупным, вмещает большую часть висцеральной массы, голову и ногу. Все остальные обороты вместе образуют завиток, который поднимается над последним оборотом и заканчивается вершиной (**апекс**). Высота завитка широко варьирует у разных видов. У некоторых завиток такой низкий, что раковина кажется планоспиральной, тогда как у других видов он настолько высок, что вся раковина приобретает форму ровного и длинного конуса. У каури (*Cypraea*) каждый оборот полностью закрывает предыдущий и завиток как таковой отсутствует. Раковина гастропод может быть закручена по часовой стрелке (правозакрученная, или **декстральная**) или против часовой стрелки (левозакрученная, или **синистральная**). Раковина является правозакрученной, если ее устье расположено справа от колюмеллы, когда раковину держат завитком вверх, а устьем к наблюдателю, и левозакрученной, если при таком же положении раковины устье оказывается слева. Большинство гастропод — правозакрученные формы, небольшое число видов обладает левозакрученными раковинами, некоторые же виды представлены как левозакрученными, так и правозакрученными особями.

Важное и неоднократно повторявшееся событие в эволюции брюхоногих моллюсков — это редукция или полная утрата раковины. Редуцированная раковина часто целиком погружается в мантию и становится внутренней. Другие модификации раковины будут описаны позже, в разделах, посвященных вентиляции мантийной полости, движению моллюсков и характеристике различных местообитаний.

### Нога, движение и места обитания

Локомоция — это главная функция ноги гастропод, но они могут использовать ее также и для ловли добычи, размножения и защиты. У гастропод нога представляет собой массивный вырост, состоящий из мышц и соединительной ткани и снабженный широкой плоской ползательной подошвой. У брюхоногих моллюсков в ноге отсутствует крупный

кровеносный синус. Роль гидроскелета в этом случае выполняют заполненные кровью узкие лакуны и сама мышечная ткань.

Практически у всех гастропод нога — это локомоторный орган. У типичных брюхоногих моллюсков ползательная поверхность ноги широкая и плоская. В зависимости от характера субстрата, на котором обычно обитают моллюски того или иного вида, подошва приобретает характерные адаптивные особенности. У большинства гастропод подошва покрыта ресничками и изобилует железистыми клетками, у легочных моллюсков она снабжена большой pedalной железой. Железы секретируют слизь, образующую слизистую подложку, по которой животное скользит. Некоторые очень мелкие моллюски, а также некоторые формы, обитающие на песчаном или илистом дне, передвигаются за счет биения ресничек, но все же большинство использует для этой цели мускулатуру.

Гастроподы исходно сформировались на каменистом морском дне, но расселились в самые разнообразные места обитания. В результате естественного отбора возникла тесная корреляция между формой раковины и особенностями локомоции, с одной стороны, и типом местообитания, с другой. Некоторые переднежаберные моллюски и заднежаберные моллюски из группы Cephalaspidea, живущие на мягком песчаном дне, способны закапываться в песок. Некоторые гастроподы стали сидячими организмами и ведут прикрепленный образ жизни. Это свойственно представителям трех, не связанных между собой семейств мезогастропод — Vermetidae, Turritellidae и Siliquariidae. Чисто внешне взрослые особи таких моллюсков немного напоминают червей. Представители нескольких таксонов гастропод независимо адаптировались к жизни в пелагиали. В их число входят относимые к мезогастроподам Carinariioidea (Heteropoda) и заднежаберные

моллюски — сохранившие раковину Thecosomata и утратившие ее Gymnosomata, также известные под названием «морские бабочки», или крылоногие.

### **Питание и пищеварение**

У гастропод можно обнаружить практически все возможные способы питания, соответственно морфология их пищеварительной системы и физиологические особенности ее функционирования сильно варьируют. Гастроподы могут быть пасущимися микрофагами, растительноядными, хищными и всеядными организмами, падальщиками, детритофагами, фильтраторами, а также могут высасывать цитоплазму из клеток добычи и становиться паразитами. Хотя какой-либо общий способ питания и, тем более, общий план строения пищеварительного тракта, которые можно было бы считать типичными для всех гастропод, не существуют, тем не менее несколько общих признаков все же присущи большинству или даже всем гастроподам.

1. Пищеварительный тракт состоит из ротового отверстия, глотки (буккальной полости), пищевода, желудка, кишки, ректума и ануса.

2. Обычно для добывания пищи используется радула.

3. Хотя бы часть проглоченной пищи всегда переваривается внеклеточно.

4. За редкими исключениями, ферменты для внеклеточного пищеварения вырабатываются слюнными железами, дивертикулами пищевода и пищеварительными железами или всеми этими структурами вместе взятыми.

5. Внеклеточное пищеварение осуществляется в желудке, а в пищеварительной железе — всасывание и внутриклеточное пищеварение, если последнее имеет место.

6. В результате торсии желудок повернут на 180°, так что пищевод открывается в него сзади, а кишечник — спереди. У высших гастропод имеется тенденция к смещению места впадения пищевода в желудок к переднему концу последнего. Ротовое отверстие, расположенное спереди на голове, ведет в буккальную полость и обычно окружено мясистыми губами. У хищных видов рот часто находится надистальном конце выворачиваемого трубчатого хоботка. Иногда прямо во рту располагаются челюсти, образованные твердыми хитиновыми пластинками. Особенно часто они встречаются у легочных и заднежаберных моллюсков. В буккальной полости находятся радулярный мешок и радула. Буккальные железы, если они есть, секретируют в полость слизь. Кроме того, слизь

выделяют одна или две пары слюнных желез, открывающихся в буккальную полость специальными протоками. Дополнительные слюнные железы могут превращаться в ядовитые железы, как у видов *Conus*.

У большинства гастропод радула — это хорошо развитый орган пищеварительной системы, который функционирует как терка, рашпиль, секатор, захват, гарпун и транспортер. Общее число зубов варьирует от 16 до 1 000, и они почти всегда образуют длинную ленту из поперечных рядов. Пищевод берет начало от буккальной полости и соединяет ее с желудком. Его складчатые стенки часто секретируют слизь. Пищевод состоит из трех отделов — переднего, среднего и заднего. Желудок брюхоногих моллюсков очень напоминает желудок, описанный ранее, в характеристике типичного «моллюска-прототипа», за исключением того, что в результате торсии он развернулся на 180°. В желудке осуществляется внеклеточное пищеварение с помощью ферментов, продуцируемых дивертикулами пищевода и пищеварительной железой. Пищеварительная железа («печень») состоит из правой и левой долей, каждая из которых образована массой плотно упакованных, слепо замкнутых на свободном конце трубчатых выростов. Все они в конечном счете объединяются в общий проток, открывающийся в полость желудка.

### Экскреция

Для морских гастропод характерна главным образом аммонотелия. Это означает, что конечным продуктом их белкового метаболизма является аммоний, и большое количество азота теряется за счет диффузии аммония через поверхность тела и жабры. Пресноводные и земноводные виды могут быть аммонотелическими или уреотелическими (конечным продуктом служит мочевины); наземные виды обычно урикотелические (конечный продукт — мочева кислота). Обитающие на литорали виды могут чередовать урикотелический тип экскреции (во время отлива) и аммонотелический (во время прилива). Предок гастропод имел два нефридия, как и ныне живущие *Vetigastropoda* и *Neritimorpha*. Правый нефридий был утерян практически всеми ныне живущими гастроподами, хотя маленькая часть его сохранилась в виде участка полового протока. Только у морских блюдечек вместо левого нефридия сохранился правый.

У наземных легочных моллюсков моча не может выводиться в задний отдел мантийной полости, поскольку тот не омывается водой, которая могла бы удалять продукты жизнедеятельности. В результате нефридий удлиняется и образует мочеточник, идущий вдоль правой стенки мантийной полости и открывающийся рядом с анусом и легочным отверстием.

### Внутренний транспорт

Кровеносная система гастропод напоминает кровеносную систему, описанную в разделе, посвященном характеристике «типичного» моллюска, за исключением того, что у гастропод в результате торсии сердце и перикардальная полость, исходно расположенные сзади, переместились в переднюю часть висцеральной массы. Кроме того, у большинства видов имеется только одно предсердие. У первых гастропод сердце было двупредсердным (диотокардия), и каждое предсердие получало обогащенную кислородом кровь от одной из двух жабр. Среди современных гастропод только ветигастроподы и неритоморфы сохраняют два предсердия, тогда как у всех высших гастропод правая жабра и правое предсердие утеряны. Желудочек и предсердия имеют мышечные стенки, причем стенки желудочка более мускулистые, чем у предсердия. Стенка предсердия содержит подоциты, и в ней осуществляется ультрафильтрация.

Форма и объем полостей гемоцеля в какой-то мере зависят от того, какая из функций транспортной системы в данном, конкретном участке тела моллюска доминирует. Кровь гастропод преимущественно выполняет транспортную функцию, однако наряду с этим она используется и как элемент гидроскелета. В тех участках тела, где преобладает гидроскелетная функция крови, гемоцель чаще представлен объемистым синусом, как это имеет место в голове и ноге у *Haliotis*. Там, где кровь главным образом участвует в

транспорте веществ и обмене между тканями, гемоцель чаще напоминает сеть капилляров, подобно висцеральному отделу гемоцеля того же *Haliotis*.

У переднежаберных и легочных моллюсков дыхательный пигмент гемоцианин растворен в плазме крови. У пресноводных легочных моллюсков семейства Planorbidae вместо гемоцианина в плазме присутствует гемоглобин. Гемолимфа крошечной мезогастроподы *Cochiolepis parasitica* — комменсала, поселяющегося под чешуйками крупных полихет, также содержит гемоглобин. По этой причине мягкие ткани моллюска приобретают яркокрасный цвет и хорошо видны сквозь прозрачную раковину. В мышцах, особенно в мышцах буккальной массы, часто присутствует миоглобин, придающий им красный или оранжевый цвет. Механизмы газообмена у заднежаберных моллюсков изучены плохо, однако у некоторых видов морских зайцев (например, *Aplysia*) обнаружен гемоцианин, тогда как у других он отсутствует.

### Нервная система

Нервная система гастропод в целом напоминает описанную ранее нервную систему «типичного» моллюска-прототипа. Различия сводятся к тому, что у гастропод нервная система претерпела торсию, по крайней мере у переднежаберных моллюсков, и демонстрирует тенденцию к цефализации. Исходно, до осуществления торсии нервная система была билатеральносимметричной и включала церебральные, педальные, плевральные, буккальные, эзофагальные и висцеральные ганглии, их комиссуры и коннективы. Органы чувств гастропод — это глаза, щупальца, осфрадии,статоцисты и органы, воспринимающие магнитное поле. Самые примитивные глаза гастропод, встречающиеся только у архаичных пателлогастропод, например *Patella*, — это просто устроенные пигментные бокалы, расположенные на поверхности головы. Такой глаз содержит сетчатку из фоторецепторов, лежащую на дне пигментированной ямки, и не имеет хрусталика. Полость ямки сообщается с внешней средой. У высших гастропод бокал замыкается, и глаз представляет собой сферический пузырек, в котором помимо сетчатки и самого пигментного бокала имеются хрусталик и роговица. Кроме настоящих глаз достаточно часто в эпидермисе, особенно в области сифона, располагаются отдельные фоторецепторы, позволяющие различать свет и тень.

Глаза могут располагаться у основания головных щупалец, но чаще они находятся на глазных стебельках. Все разнообразные щупальца гастропод — головные, глазные, эпиподияльные и мантийные (паллиальные) — это хеморецепторы. Иногда только этим все и ограничивается, однако в ряде случаев щупальца приобретают функции фото- или механорецепторов. У заднежаберных моллюсков задняя пара головных щупалец часто преобразуется в сложно устроенные хеморецепторы — **ринофоры**. Эпидермальные хеморецепторы могут располагаться и на других участках поверхности тела: по краю ноги, на сифоне и т. п. Воспринимающие магнитные поля магниторецепторы были обнаружены у обитающей в иле *Ilyanassa obsoleta* (неогастропода). Возможно, что они имеются и у некоторых заднежаберных моллюсков.

### Размножение

Большинство переднежаберных моллюсков — это раздельнополые животные, в то время как легочные и заднежаберные моллюски — гермафродиты. Левая гонада утрачена, сохранилась лишь правая гонада. Исходно гонада залегала в целоме (гоноцеле) и соединялась с внешней средой с помощью целомодукта или модифицированного метанефридия — гонодукта. У современных гастропод вместо архаичного гонодукта появился более сложно дифференцированный половой проток. Лишь один его участок соответствует исходному гонодукту. Строение и состав полового протока варьирует в широких пределах. У раздельнополых гастропод с наружным оплодотворением (примитивные переднежаберные моллюски) он может быть относительно простым, и, наоборот, у гермафродитных видов с внутренним оплодотворением (легочные и заднежаберные моллюски) его структура может достигать чрезвычайной сложности.



Половой проток развивался в тесной связи с правым нефридием, и у всех гастропод он остается связанным с протоком правой почки.

Легочные и заднежаберные моллюски (Euthyneura) — это гермафродиты, которые одновременно являются и самцом, и самкой, хотя гермафродитная гонада может и не продуцировать яйца и сперму одновременно. Для Euthyneura характерна копуляция с реципрокным (взаимным) переносом спермы. Половая система чрезвычайно сложно организована и бесконечно разнообразна.

У наземных легочных моллюсков происходит обмен спермой, заключенной в сперматофоры, и копуляции предшествует ухаживание: моллюски кружат один вокруг другого, касаются друг друга ротовыми отверстиями и щупальцами, сплетаются телами. Для многих слизней и некоторых улиток характерно необычное половое поведение. У имеющих раковину Helicidae (*Helix*, *виноградная улитка*) с влагалищем связан овальный «мешок любовной стрелы», в котором действительно формируется известковая спикула («стрела»). Когда две улитки тесно прижимаются друг к другу, одна из них вонзает свою стрелу в тело другой. После такого странного ухаживания следует копуляция. Особь, выстрелившая «стрелу», оказывается готовой к копуляции, в то время как поведение «пораженной» особи практически не меняется. Возможно, этот не совсем обычный вариант полового поведения возник для того, чтобы дифференцировать поведение копулирующих моллюсков, один из которых выступает в роли самца, а другой — в роли самки.

Большинство водных легочных моллюсков откладывают яйца в желатиноподобных капсулах. Наземные виды продуцируют относительно небольшое количество яиц, причем каждое заключено в отдельную капсулу, заполненную альбумином. Обычно яйца откладываются в почву рыхлой кучкой. Самые крупные яйца (до 16 мм в диаметре) откладывает обитающий в Южной Америке *Strophocheilus*, достигающий в длину 15 см.

Многие гастроподы достигают половой зрелости и размеров, соответствующих размерам взрослых особей, в возрасте от 6 месяцев до 2 лет. Однако и после этого рост может продолжаться, правда, с меньшей скоростью. Крупным моллюскам требуется много лет, чтобы достичь предельных размеров, свойственных данному виду. В целом тропические виды растут быстрее видов, обитающих в умеренных широтах. Продолжительность жизни чрезвычайно варьирует: 5 — 16 лет у блюдечка *Patella vulgate*; 4 — 10 лет у литорины *Littorina littorea*; 1 — 2 года у многих пресноводных легочных моллюсков; 5 — 6 лет у наземной улитки *Helix aspersa* и только 1 год у многих голожаберных моллюсков. Смертность личинок и молоди очень высока. Лишь малая доля молодых моллюсков достигает половой зрелости. Из 1 000 яиц, производимых каждый год переднежаберным моллюском *Thais* (Muricidae), лишь 10 развиваются и становятся молодыми особями, достигающими однолетнего возраста.

#### **Вопросы самоконтроля**

1. Характерные признаки представителей типа Mollusca.
2. Что такое мантия, как и для чего она образовалась?
3. Какие признаки характерны для Polyplacophora?
4. Какие признаки характерны для Monoplacophora?
5. Общие характерные признаки представителей Gastropoda.

### **9-ТЕМА: ТИП MOLLUSCA (МОЛЛЮСКИ). КЛАССЫ CEPHALOPODA (ГОЛОВОНОГИЕ), BIVALVIA (ДВУСТВОРЧАТЫЕ) И SCAPHOPODA (ЛОПАТОНОГИЕ)**

#### **План:**

1. Класс Bivalvia – Двустворчатые
2. Класс Cephalopoda – Головоногие
3. Класс Scaphopoda - Лопатоногие

#### 4. Филогения моллюсков

##### **Класс Bivalvia –Двустворчатые**

К классу двустворчатых (Bivalvia, или Pelecypoda) относятся такие широко распространенные моллюски, как гребешки, устрицы, мидии, корабельные черви. Класс Bivalvia включает приблизительно 8 000 описанных современных видов, из которых около 1 300 живут в пресных водах, а остальные — в море.

Двустворчатые моллюски сильно различаются по размеру. Длина раковины некоторых видов крошечных пресноводных шаровок не превышает 2 мм. Размер гигантских тридактн (Tridacna), обитающих в Южной Пацифике, достигает более метра, а вес — почти 300 кг.

Класс Bivalvia содержит три основные морфологические группы, представители которых характеризуются различным строением жабр и способом питания: первичножаберные (protobranchia), пластинчатожаберные (lamellibranchia) и перегородчатожаберные (septibranchia). В прошлом эти группы рассматривались в качестве подклассов, но в современной классификации пластинчатожаберные, на долю которых приходится подавляющее большинство видов двустворчатых моллюсков, не выделяются формально в виде отдельного таксона. В то же время все три указанные группы удобно использовать, ибо они характеризуют определенные уровни организации двустворчатых. Именно в этом смысле мы будем в дальнейшем часто ссылаться на них в настоящем разделе. Большинство двустворчатых моллюсков — это питающиеся взвесью пластинчатожаберные, однако наиболее примитивными из ныне существующих представителей этого таксона считаются первичножаберные, которые питаются, собирая детрит с поверхности дна. Перегородчатожаберные — небольшая группа хищных моллюсков.

К двустворчатым относятся высокоспециализированные моллюски, адаптированные к обитанию в поверхностном слое донного грунта, где они относительно хорошо защищены от хищников. Это единственная группа моллюсков, представители которой лишены радулы и добывают себе пищу с помощью приспособленных для этого жабр. Уплощенные с боков нога и раковина облегчают погружение в мягкий грунт. Наличие сифонов обеспечивает моллюску, находящемуся в толще грунта, доступ к воде, несущей пищу и кислород. Таким образом, фильтрационное питание позволяет получать пищу непрерывно, несмотря на то что моллюск находится под поверхностью грунта.

Хотя многие современные двустворчатые моллюски приспособились к существованию в разных местах обитания, исходно возникшие у них приспособления к закапыванию в ил или песок обусловили направление глубокой специализации этой группы, все ныне живущие представители которой в значительной мере сохраняют по сути дела сидячий (седентарный) образ жизни. И хотя малая подвижность организмов накладывает серьезные ограничения на их эволюционные возможности, двустворчатые претерпели адаптивную радиацию и заселили нескольких типов бентосных местообитаний, пригодных для седентарных форм. Большинство занимают «предковые» инфаунные биотопы мягких грунтов. Многие, однако, адаптировались к обитанию на поверхности грунта. Некоторые приспособились к обитанию в плотных субстратах (известковые скалы, раковины моллюсков, глина, торф или древесина), высверливая в них ходы. Другие же стали комменсалами различных беспозвоночных — полихет, иглокожих или ракообразных. Лишь немногие двустворчатые ведут паразитический образ жизни. Есть виды, приобретшие способность к плаванию.

##### **Форма тела**

Билатерально-симметричное тело двустворчатых моллюсков значительно отличается от гипотетического архетипа предковых форм: оно сильно сплюснуто с боков. У этих относительно малоподвижных животных голова редуцирована и органы чувств располагаются на других частях тела, прежде всего по краю мантии. Обширные мантийные складки ограничивают две части мантийной полости, каждая из которых содержит жабру.

Жабры обычно очень большие и у большинства видов помимо выполнения присущей им функции газообмена осуществляют еще и фильтрацию пищевых частиц. Единая раковина подразделена на две части (створки), которые на спинной стороне подвижно соединены друг с другом. Створки прикрывают снаружи тело моллюска. Непосредственно под местом соединения створок лежит дорсальная часть висцеральной массы моллюска. К ее вентральной части крепится клиновидная нога, обычно приспособленная для закапывания в грунт.

### **Мантия**

Мантия полностью покрывает висцеральную массу моллюска со спинной стороны, однако наиболее яркая особенность двустворчатых — наличие двух хорошо развитых боковых лопастей, или мантийных складок, которые свисают вниз по бокам тела и встречаются вентрально по средней линии. Здесь они могут соприкасаться, а у некоторых видов даже срастаться друг с другом. Мантийные складки покрывают все тело моллюска и ограничивают содержащую значительный объем воды мантийную полость. Складки мантии, будучи прикрепленными непосредственно к телу моллюска дорсально, свободно свисают спереди, сзади и с брюшной стороны. Свободная кромка мантии называется мантийным краем.

Вдоль мантийного края тянутся три продольные гребня (небольшие складки), разделенные двумя желобками конца створки к заднему по ее внутренней поверхности параллельно краю. Средняя складка — сенсорная и может нести фото-, механо- или хеморецепторы. Наружная складка вместе со всем наружным мантийным эпителием участвует в секреции раковины. В задней части обе мантийные складки совместно формируют два сифона, которые представляют собой трубки, проводящие воду из внешней среды в мантийную полость и из нее наружу.

### **Раковина**

Типичная раковина *Bivalvia* состоит из двух одинаковых по форме, более или менее овальных, обычно выпуклых створок, построенных из углекислого кальция и подвижно сочлененных друг с другом вдоль дорсального края. Равностворчатая раковина билатерально-симметрична, так же как и тело моллюска. Плоскость симметрии проходит между правой и левой створками строго по линии их сочленения. Некоторые специализированные двустворчатые моллюски, например устрицы, имеют неравностворчатую раковину, правая и левая створки которой отличаются друг от друга. Две створки раковины соединены дорсально связывающим лигаментом. Он состоит из двух частей, построен из протеинов и является производным periostracum. Упругий лигамент соединяет две створки раковины вдоль дорсальной срединной линии; эта часть раковины содержит только periostracum. Твердые элементы (ostracum и hypostracum), ограничивающие гибкость и упругость, в этой зоне отсутствуют.

Два поперечных мускула-замыкателя (аддуктора), передний и задний, соединяют левую и правую створки. Подвижный лигамент и мускулы-аддукторы являются антагонистами и работают вместе при открывании и закрывании створок. Именно действие лигамента приводит к открыванию створок раковины; специальных мышц, открывающих створки, у двустворчатых моллюсков нет.

### **Нога**

В процессе эволюции двустворчатых моллюсков служившая для движения широкая и уплощенная нога их предков постепенно превратилась в сдвинутый с боков, клиновидный и направленный вперед вырост, что можно рассматривать как адаптацию к закапыванию в мягкий грунт. Нога двустворчатых мускулиста и содержит большой pedalный синус гемоцеля. Движение ноги обеспечивается как действием мускулов-ретракторов, так и давлением гемолимфы. Более подробно об этом будет сказано ниже, в разделе, посвященном передвижению двустворчатых моллюсков в грунте. Мускулы-ретракторы, гомологичные pedalным ретракторам других моллюсков, формируют боковые стенки ноги и направляются к противоположной створке раковины. В местах их

прикрепления к створкам остаются отпечатки, расположенные рядом с отпечатками аддукторов. Конкретные примеры специализации раковины, мантии и ноги двустворчатых моллюсков приведены ниже, при описании адаптации различных групп двустворчатых.

### **Жабры и эволюция способов питания двустворчатых моллюсков**

Большинство современных двустворчатых моллюсков питается взвешенными в воде частицами и использует жабры для отфильтровывания органики из воды, в первую очередь фитопланктона. Однако предковые формы двустворчатых, вероятно, собирали детрит и использовали жабры только для газообмена. Эволюция *Bivalvia* — это в значительной степени история преобразования использовавшихся только для дыхания жабр предковых форм в фильтрационный жаберный аппарат, пригодный для извлечения пищи. Как и у других моллюсков-микрофагов, утилизация мелких частиц определенного размера невозможна без формирования ресничных сортировочных полей, которые отделяют органические пищевые частицы от не имеющих пищевой ценности минеральных. У *Bivalvia* такие ресничные поля имеются как внутри пищеварительной системы (в желудке), так и снаружи — на жабрах и ротовых лопастях. Внутренние сортировочные поля унаследованы двустворчатыми от предковых форм. В то же время модификация и специализация наружных ресничных полей — важное направление эволюции пищедобывающего аппарата именно двустворчатых.

Питание путем сбора пищевых частиц из осадка, как у первичножаберных, и сбор пищи из толщи воды, как у пластинчатожаберных, — это разновидности микрофагии, т.е. специализации к использованию мельчайших пищевых частиц. Приспособления для сортировки пищевых частиц, которые есть у *Protobranchia*, могли бы в значительной мере быть использованы и для добывания пищи из толщи воды. Морфологические и поведенческие адаптации ранних первичножаберных идеально подходили для того, чтобы стать основой для формирования механизмов сбора пищевых частиц с использованием жабр. Перейдя к обитанию в грунте, первичножаберные сохранили дыхание с помощью жабр и использовали донные отложения в качестве источника пищи. Они уже приобрели ногу, способную внедряться в толщу мягких осадков, и механизмы создания водного потока, вентилирующего мантийную полость и омывающего жабры. Более того, последние, хотя и использовались исключительно для газообмена, были устроены таким образом, что на их фронтальной поверхности задерживались крупные частицы, которые не могли пройти между лепестками. Возник уже и сортировочный механизм — ротовые лопасти, способные отделять пищевые частицы от минеральных и направлять пищу к ротовому отверстию, а остальное отбрасывать в мантийную полость.

Жабры первичножаберных недостаточно велики, чтобы собирать необходимое для организма количество пищи. Первые изменения коснулись размеров жабр и соответственно площади их поверхности, которая заметно увеличилась. Это позволило пропускать через жабры больший объем воды и соответственно извлекать больше пищевых частиц. Площадь поверхности увеличивалась двумя путями. Прежде всего, значительно возрастало количество жаберных лепестков. Это позволило так удлинить жабры, что они стали занимать практически всю длину мантийной полости. Устрицы, например, имеют более 8 000 видоизмененных лепестков — филаментов в составе жабры. Удлинились и сами филаменты. Это также увеличило площадь поверхности жаберного аппарата. Пространство между висцеральной массой и внутренней поверхностью мантии не могло уже вместить такие длинные филаменты, и они должны были сложиться пополам, чтобы жабра смогла целиком поместиться в мантийной полости.

Выделяют три эволюционных уровня развития жабр пластинчатожаберных, различающихся по структуре и степени развития соединений между филаментами и ламеллами. Наиболее примитивные пластинчатожаберные имеют нитчатые (*filibranch*) жабры, в которых отдельные филаменты остаются более или менее независимыми друг от друга. Соседние филаменты удерживаются в сближенном положении специальными сцепленными между собой ресничками, а не постоянными тканевыми перемычками.

Противоположные ламеллы одной полужабры, однако, соединены тканевыми межламеллярными связками, которые поддерживают восходящую и нисходящую ветви филamentos в постоянном положении в виде буквы V. Концы филamentos либо вовсе не соединены с мантией и висцеральной массой, либо лишь слабо соединены с последними. Нитчатые жабы свойственны двустворчатым моллюскам, относящимся к таксону Pteriomorpha: аркам (*Area*), гребешкам (*Pecten*) и мидиям (*Mytilus*).

Большинство пластинчатожаберных питается тонкими фракциями находящегося в планктоне и оседающего детрита. Пищевые частицы, размер которых иногда составляет всего 1 мкм, извлекаются из водных потоков по мере прохождения между филamentos или через остии. После этого они перемещаются на фронтальные реснички, обволакиваются слизью и далее транспортируются вверх или вниз вдоль филамента к продольной пищевой бороздке. На каком-то этапе эволюции пластинчатожаберных эти продольно ориентированные и покрытые ресничками пищевые бороздки (пути транспортировки пищевого материала) возникли у дорсального и вентрального краев ламеллы. С каждой полной жаброй может быть ассоциировано максимум пять таких ресничных бороздок: две вентральные и три дорсальные. Реснички, покрывающие эти бороздки, транспортируют пищевые частицы и слизь вперед, к ротовым лопастям; не представляющие пищевой ценности частицы могут перемещаться вперед или назад и в последующем выбрасываются в виде псевдофекалий.

Считается, что доли ротовых лопастей пластинчатожаберных также служат для сортировки и транспорта частиц, как и у первичножаберных. В соответствии с описанной ранее моделью функционирования ротовых лопастей попадающий на них материал подвергается сортировке по размеру, в процессе которой пищевые частицы по поверхности лопасти переносятся по вершинам ресничных гребней, пересекая их поперек. Отвергаемые же моллюском частицы осадка попадают в бороздки, разделяющие гребни, по ним транспортируются к краям лопасти и сбрасываются в мантийную полость в виде псевдофекалий. Наблюдения за *гребешками* *Placopecten magellanicus* и *устрицами* *Crassostrea gigas*, однако, вызвали новые вопросы, касающиеся работы сортировочного аппарата. На ротовые лопасти поступают не отдельные отфильтрованные жабами частицы, а слизистые тяжи с заключенными в них частицами. Тяжи перемещаются по пищевой (ротовой) бороздке, проходящей по линии соединения между двух долей ротовой лопасти. В естественном положении, когда лопасть сложена и ее доли прижаты друг к другу, селекция частиц на вершинах ресничных гребней, очевидно, осуществляться не может.

### Питание

Пищеварительная система двустворчатых моллюсков включает ротовое отверстие, пищевод, желудок, среднюю кишку, заднюю кишку (ректум) и анальное отверстие. Рот расположен спереди, на висцеральной массе между двумя ротовыми лопастями. Разветвленные пищеварительные железы представляют собой слепые выросты желудка и располагаются в лакунах гемоцеля. Кишка обычно образует несколько петель внутри висцеральной массы, а в задней части тела моллюска пронизывает перикардиальную полость и направляется к анальному отверстию. Анус открывается в выводную камеру мантийной полости в задней части тела.

Пластинчатожаберные питаются взвешенными в воде пищевыми частицами, и соответственно являются микрофагами, однако они могут утилизировать более мелкие пищевые частицы, чем первичножаберные. Пищеварительная система пластинчатожаберных претерпела серьезные изменения, и их желудок устроен более сложно, чем у первичножаберных. Прежде всего желудок содержит состоящий из ферментов кристаллический стебелек, имеет множество отверстий, ведущих в разветвленные пищеварительные железы, а хитиновая выстилка редуцирована. Проходящая вдоль средней кишки пищевая бороздка начинается еще в желудке. Пищеварение как полостное, так и внутриклеточное, причем первое протекает в желудке, а второе — в дивертикулах пищеварительных желез. Выделяют три различных типа строения желудка

пластинчатожаберных. Слизистый тяж, включающий пищевые частицы, от ротовых лопастей транспортируется к ротовому отверстию и далее благодаря работе ресничного эпителия по пищеводу поступает в желудок. Желудок имеет мешковидную форму и расположен в передней части висцеральной массы дорсально. Пищевод открывается в передней части желудка, а средняя кишка и мешок кристаллического стебелька отходят от его заднего конца. Левая передняя стенка желудка несет маленький хитиновый гастрический щит. Несколько протоков, открывающихся в передней части желудка, ведут в разветвленные пищеварительные железы. Протоки начинаются от небольших выпячиваний стенки желудка — желудочных карманов, количество которых у разных таксонов варьирует от 1 до 3.

Как и у всех остальных моллюсков, желудок соединяется с двумя пищеварительными железами протоками. У пластинчатожаберных в каждый желудочный карман открывается несколько первичных протоков, которые в свою очередь ветвятся и дают начало вторичным протокам. Последние заканчиваются маленькими слепо замкнутыми мешочками, или ацинусами, совокупность которых образует пищеварительные железы. Эпителий ацинусов участвует в секреции, абсорбции, процессах пиноцитоза и внутриклеточного пищеварения. Таким образом, массу каждой пищеварительной железы в значительной степени составляют ацинусы и несущие их протоки. Пищевые частицы перемещаются из просвета желудка в его карманы, а затем в протоки и ацинусы пищеварительных желез. В дальнейшем частицы, более не имеющие пищевой ценности, выводятся из клеток эпителия ацинусов, возвращаются в просвет желудка и направляются в кишку, где включаются в состав фекальных масс. В протоках пищеварительных желез фактически функционируют два самостоятельных «канала». Выводящий канал выстлан ресничным эпителием, а вводящий лишен ресничек. При этом клетки его эпителия несут многочисленные микроворсинки, образующие настоящую щеточную кайму, с помощью которой и осуществляется абсорбция пищевых веществ. Все потоки жидкости, создаваемые ресничным эпителием пищеварительных желез, являются выносящими. Это означает, что они выводят частицы из ацинусов и протоков наружу и не участвуют в транспорте пищи внутрь желез. Эти выносящие потоки непосредственно связаны с тифлозолиями и кишечной бороздой, куда попадают уже не имеющие пищевой ценности частицы. Постоянный направленный наружу в желудок ток жидкости создает разрежение внутри пищеварительной железы. В результате жидкость из полости желудка засасывается в ацинусы. Поскольку в результате сортировки жидкость, заполняющая полость желудка, обогащается пищевыми частицами, а минеральные частицы селективно отсеиваются, большая часть материала, поступающего в пищеварительные железы, представлена органическими пищевыми частицами. Они могут расщепляться внеклеточно или фагоцитироваться и перевариваться внутриклеточно. Органические молекулы — продукты внеклеточного пищеварения — в полости желудка абсорбируются клетками ацинусов и сохраняются там или переносятся гемолимфой.

### **Внутренний транспорт**

Кровеносная система двустворчатых устроена сходным с другими раковинными моллюсками образом. Она включает сердце, лежащее в перикардиальной полости, аорту, которая ведет в синусы гемоцеля, и многочисленные вены, возвращающие гемолимфу к сердцу. Сердце состоит из центрально расположенного желудочка, который получает богатую кислородом гемолимфу из пары латеральных предсердий. В предсердие гемолимфа поступает из жабр. Характерной особенностью организации кровеносной системы двустворчатых моллюсков является сильное развитие системы синусов в мантийных складках, которые выполняют функции дополнительных органов дыхания. У большинства двустворчатых кишка проходит сквозь перикардиальную полость и желудочек. Гемолимфа содержит гемоциты, а иногда и дыхательные пигменты. В дополнение к своей транспортной функции гемолимфа двустворчатых является компонентом гидроскелета, играющего важную роль в процессе закапывания моллюсков. В целом гемолимфа составляет около 50 % объема мягких тканей.

## Газообмен

Газообмен двустворчатых осуществляется через жабры, внутреннюю поверхность мантийных складок и ногу. В газообмене участвуют также эпителии других участков тела моллюска, омываемые водой. Двустворчатые извлекают кислород из потока воды, проходящего через мантийную полость, значительно хуже, чем другие моллюски. *Гребешки*, например используют лишь 2,5 — 6,8 % содержащегося в воде кислорода, а *морские ушки* (Haliotidae, Gastropoda) — 48 до 70 %. Такой низкий уровень ассимиляции кислорода компенсируется тем, что двустворчатые моллюски прогоняют значительный объем воды сквозь относительно крупные жабры. У пластинчатожаберных жабры непропорционально велики, ибо играют важную роль в фильтрационном питании. Именно выполнение этой функции привело к тому, что такие жабры имеют значительно большую площадь поверхности и через них проходит больше воды, чем необходимо для газообмена. Более того, у некоторых двустворчатых, таких, например, как литоральная *мидия* *Geukensia demissa*, существенную роль в газообмене играют мантийные складки. Во время отлива, когда мидии остаются в полосе осушки, их жабры не могут выполнять дыхательную функцию. В то же время мантия способна осуществлять газообмен, используя кислород воздуха.

Гемолимфа двустворчатых обычно лишена дыхательных пигментов, однако около 20 видов, таких, как *арки* (*Noetia*, *Area*, *Anadara*) и *Calyptogenia* (из глубоководных гидротермальных источников), имеют внутри- или внеклеточный гемоглобин. У некоторых видов, например у *Tellina alternata*, в ганглиях нервной системы присутствует придающий им желтый или оранжевый цвет нейроглобин. Гемоглобин и миоглобин мышц могут окрашивать ткани моллюсков в яркокрасные тона. Показано, что по крайней мере у арки *Noetia* гемоглобин гемолимфы функционирует и как транспортирующее, и как запасующее кислород вещество. У представителей двух таксонов первичножаберных обнаружен гемоцианин. Вероятно, это еще одно свидетельство того, что гемоцианин — дыхательный пигмент примитивных моллюсков. В процессе эволюции он был утерян большинством двустворчатых.

## Выделение

Как и у представителей других таксонов моллюсков, выделительная система двустворчатых представлена комплексом сердце — почки. Перикардальные железы — это выпячивания перикарда, вдающиеся в некоторые отделы кровеносной системы, обычно в предсердия. Эпителий выпячиваний, отделяющий полость перикарда от гемолимфы, снабжен многочисленными подоцитами. Именно на этих участках осуществляется ультрафильтрация, и первичная моча поступает в перикардальную полость. Каждый из двух крупных нефридиев (почек) соединен с перикардальной полостью реноперикардальным протоком, выстланным ресничным эпителием и открывающимся в перикард нефростомом. Нефридий со всех сторон окружен почечной веной, а его стенки включают секреторные и абсорбирующие клетки. В нефридии происходит преобразование первичной мочи. Он представляет собой длинную изогнутую трубку, ее наружная, сильно увеличенная поверхность омывается гемолимфой, поступающей по почечной вене. Каждый нефридий открывается в выводную камеру мантийной полости нефридиопором.

Комплекс сердце—почки функционирует по уже известной схеме. Гемолимфа попадает в перикардальные железы из предсердий. Здесь через стенку перикардия осуществляется ультрафильтрация. Первичная моча, поступившая в перикардальную полость через нефростом и реноперикардальный проток, выводится в полость нефридия. Состав первичной мочи изменяется за счет селективной абсорбции, осуществляемой нефридиальным эпителием, который омывается гемолимфой окружающих почечных вен. После полного завершения абсорбции и секреции готовая вторичная моча выделяется через нефридиопор в выводную камеру мантийной полости и далее выбрасывается наружу вместе с исходящим водным потоком. Пресноводные двустворчатые, как и обитающие в пресных водоемах гастроподы, выделяют через нефридии много воды. Их моча сильно

гипоосмотична по сравнению с гемолимфой; соли реабсорбируются нефридием, что приводит к снижению их концентрации в конечном продукте экскреции. Эпителии мантии и жабр поглощают соли из воды, протекающей через мантийную полость.

### **Нервная система**

Нервная система двустворчатых устроена так же, как и у других раковинных моллюсков. Однако *Bivalvia* характеризуются меньшей цефализацией нервной системы. Это обусловлено тем, что у этих малоподвижных животных голова сильно редуцирована и перестает играть роль своего рода рецепторного центра. Головная область в том виде, в каком она представлена у двустворчатых, находится внутри раковины. Ее значение как отдела тела, на котором концентрируются разнообразные рецепторы, резко снижается. Органы чувств не собраны в одном месте, а распределены по периферическим участкам тела, контактирующим с внешней средой. Они располагаются преимущественно на ноге, краях мантии и сифонах. Хотя двустворчатые обладают характерным для моллюсков обычным набором ганглиев, последние далеко отстоят друг от друга и связаны длинными комиссурами и коннективами.

Нервная система билатеральносимметрична и включает три основные пары ганглиев и три пары нервных стволов. Парные цереброплевральные ганглии имеют сложное строение: в их состав входят церебральные, плевральные и буккальные ганглии предковых форм. Они располагаются рядом с пищеводом дорсолатерально и связаны друг с другом перемычкой — церебральной комиссурой, проходящей дорсально от пищевода. Цереброплевральные ганглии иннервируют передний мускул-аддуктор, переднюю часть мантии, церебральные глаза, ротовые лопасти, переднюю часть кишки и статоцисты. Координация действий ноги и мускула-аддуктора осуществляется собственно церебральными ганглиями. Два pedalных ганглия объединяются и залегают вентрально от пищевода примерно на уровне границы между ногой и висцеральной массой. Моторные нейроны pedalного ганглия контролируют работу переднего ретрактора ноги, мускуловретракторов биссуса и других мышц ноги. Pedальные и цереброплевральные ганглии включены в единое нервное кольцо и связаны pedalными нервами.

Два длинных висцеральных нерва располагаются дорсально в висцеральной массе. Они проходят назад от цереброплевральных до висцеральных ганглиев. Последние по составу также являются составными и соответствуют собственно висцеральным и эзофагальным ганглиям других моллюсков. Они расположены на передневентральной поверхности заднего мускула-замыкателя. Висцеральные ганглии иннервируют мантию и сифоны, задний мускул-замыкатель, задние ретракторы ноги, жабры, осфрадий и большую часть органов висцеральной массы (сердце, гонады, нефридии и кишку). В вентральной части висцеральной массы два palлиальных (мантийных) нерва образуют большую петлю, связывающую цереброплевральные и висцеральные ганглии. Palлиальные нервы проходят поверхностно по краю тела вдоль основания мантийных складок. Пара сифональных ганглиев, расположенных на palлиальных нервах вблизи висцеральных ганглиев, иннервирует многочисленные сенсорные окончания сифонов.

### **Органы чувств**

Большинство органов чувств двустворчатых расположено по краям мантии (преимущественно в области средней краевой складки) и на сифонах. У многих видов край мантии несет мантийные щупальца, снабженные простейшими ресничными рецепторными клетками, такими, как механорецепторы и, вероятно, хеморецепторы. Два статоциста обычно располагаются в ноге вблизи или внутри pedalных ганглиев. Каждый статоцист представляет собой пузырек. Его стенки образованы ресничными клетками, а в полости находится известковый статолит. Статоцисты некоторых видов, ведущих прикрепленный образ жизни (например, устриц), редуцированы.

Мантийные глазки (ocelli) располагаются на средней складке края мантии или на сифонах. Они позволяют обитающим на поверхности грунта двустворчатым, таким, как *гребешки* и *серцевидки*, или обитающим в грунте моллюскам с сифонами, реагировать на



внезапные изменения освещенности, например на тень, отбрасываемую приближающимся хищником. Открытые участки мантии тридактн несут несколько тысяч глазков. В большинстве случаев глазки двустворчатых представлены простыми пигментными пятнами или пигментными бокалами. У арк, однако, глазки устроены более сложно, а у представителей Pectenidae на мантии располагаются хорошо развитые глаза.

Необычные глаза гребешков (*Pecten*) располагаются на средней складке края мантии. Снаружи они покрыты эпителиальной роговицей, под которой залегает крупная линза хрусталика. Последняя образована клетками, располагающимися на базальной пластинке. Под базальной пластинкой имеется два обособленных слоя фоторецепторных клеток — дистальная и проксимальная сетчатки. Дистальная сетчатка представляет собой прямой, или неинвертированный, бокал, в то время как проксимальная — обращенный, или инвертированный. Дистальная сетчатка образована, ресничными рецепторными клетками, которые обращены к источнику света. Проксимальная сетчатка состоит из рабдомерных рецепторных клеток, направленных в противоположную от источника света сторону. Эти две сетчатки подстилаются слоем пигмента, отражающего лучи света, или тапетумом, под которым в свою очередь залегает слой непрозрачного пигмента. Такое строение обеспечивает отражение света, прошедшего два ретинальных слоя назад, на фоторецепторные элементы. Преимущества такого строения глаза неясны. Вероятно, тапетум отражает свет на проксимальную сетчатку, рецепторные элементы которой направлены именно в эту сторону. Наиболее глубокий слой непрозрачного пигмента представляет собой пигментный бокал, который обеспечивает попадание света на фоторецепторные элементы только через хрусталик, а не с любой стороны. Церебральные (или цефалические) глаза, которые имеются у личинки велигера и некоторых взрослых мидий (например, *Mytilus edulis*), представляют собой неинвертированные пигментные бокалы. Это парные фоторецепторы, расположенные по одному на переднем конце каждой жаберной оси. Свет проникает к этим фоторецепторам через небольшие полупрозрачные участки раковины, расположенные непосредственно над ними. Церебральные глаза, вероятно, гомологичны глазам брюхоногих моллюсков.

Непосредственно под задним мускулом-аддуктором в выводной камере мантийной полости имеется участок, образованный сенсорным эпителием, или осфрадий. Полагают, что осфрадий двустворчатых моллюсков выполняет хеморецепторные функции. С его помощью моллюск оценивает состав воды, проходящей через мантийную полость. Однако локализация этого органа в ее верхней камере свидетельствует о том, что осфрадий может анализировать только воду, уже прошедшую через жабры. Это заставляет сомневаться в приписываемой ему роли важнейшего органа хеморецепции.

### **Размножение**

Большинство двустворчатых раздельнополы и почти всегда характеризуются наружным оплодотворением. В некоторых случаях, однако, оплодотворение может происходить в мантийной полости. Выросты достаточно крупной парной гонады окружают петли кишки в висцеральной массе. Две доли гонады обычно настолько плотно прилежат друг к другу, что кажутся единым телом. У этих раздельнополых животных отсутствует копуляция, поэтому нет никаких предпосылок к усложнению гонодукта, который представляет собой простую трубку для выведения гамет. Соответственно и вся половая система имеет упрощенное строение.

У двустворчатых, близких к предковым формам, очевидно, так же как и у самих древних моллюсков, гонодукт открывался в перикардальную полость и гаметы выводились оттуда через нефридий в мантийную полость. У более специализированных форм, таких, как первичножаберные и нитчатожаберные, выводной проток гонады непосредственно соединяется с нефридием, и гаметы выводятся в мантийную полость через отверстия нефридия. У большинства настоящих пластинчатожаберных выводные протоки гонад и нефридии полностью обособлены и независимо открываются в мантийную полость самостоятельными отверстиями. Гермафродитизм встречается у таких двустворчатых, как

корабельные черви (Teredinidae), пресноводные сферииды (Sphaeriidae), некоторые перловицы (Unionidae), а также у некоторых гребешков, устриц и *Corbicula flaminea*. У гермафродитов, характеризующихся синхронным развитием женских и мужских половых продуктов, например *Pecten*, гонада подразделена на две функциональные части. Вентрально располагается яичник, а дорсально — семенник; причем обе гонады расположены непосредственно перед мускулом-аддуктором. Европейская устрица *Ostrea edulis*, подобно другим видам этого рода, является протерандрическим гермафродитом. Эти моллюски не только превращаются из самцов в самок, но и возвращаются к продуцированию мужских гамет. Каждая особь, таким образом, может каждый год проходить активную мужскую и женскую фазу. Виды рода *Crassostrea*, включая американскую съедобную устрицу *Crassostrea virginica*, в основном раздельнополы.

### Развитие

У большинства двустворчатых гаметы выводятся из мантийной полости во внешнюю среду выносящим потоком воды. Однако у некоторых видов яйца развиваются непосредственно в выводной камере мантийной полости (корабельные черви) или внутри полужабр (*Ostrea edulis*, пресноводные Unionidae и Sphaeriidae). Яйца обычно оплодотворяются сперматозоидами, приносимыми с водой в мантийную полость или, как это имеет место у некоторых корабельных червей, самец использует свой выводящий сифон в качестве совокупительного органа для доставки спермы к вводящему сифону самки. Дробление спиральное, на стадии бластулы бластомеры образуют настоящий «крест». У большинства морских видов двустворчатых гастрюла развивается в свободноплавающую личинку трохофору, которая впоследствии преобразуется в типичный велигер. Билатерально-симметричный велигер одет двумя створками личиночной раковины, имеет ресничные выросты (парус — *velum*), ногу, кишку, зачаточные жабры, два мускула-аддуктора и уже напоминает миниатюрного двустворчатого моллюска. Первичножаберные в своем развитии проходят стадию трохофоры, иногда называемую перикалиммой, но стадия велигера у них отсутствует. Подобно гастроподам, велигеры некоторых морских двустворчатых достаточно долго живут в планктоне и являются планктотрофными личинками. Это позволяет им распространяться на значительные расстояния, однако у других видов продолжительность жизни личинки в планктоне не велика. Такие личинки являются лецитотрофными, и сроки их существования полностью зависят от запаса желтка, накопленного в процессе формирования яйцеклетки. Планктотрофные велигеры устриц (Ostreidae) могут разноситься течениями более чем на 1 300 км. Некоторые двустворчатые, например *Ostrea*, и некоторые корабельные черви характеризуются отрождением сформированных личинок. Их эмбрионы развиваются в мантийной полости до стадии велигера, который и переходит к самостоятельной жизни в планктоне. Метаморфоз характеризуется отбрасыванием паруса. Оседанию личинки может предшествовать тщательное тестирование субстрата. Метаморфоз может задерживаться до тех пор, пока необходимый субстрат не будет найден. Личинки *Ostrea edulis* на этой стадии плывут вверх и прикрепляются к нижней, затененной стороне предметов. Велигеры корабельных червей оседают только на поверхность деревянных объектов.

### Рост и продолжительность жизни

Как и у гастропод, скорость роста и продолжительность жизни двустворчатых широко варьируют. Обычный представитель фауны побережья Калифорнии *Mytilus californianus* за первый год жизни может вырастать до 86 мм. В целом большинство двустворчатых растет наиболее интенсивно в течение первых лет жизни. Возраст от 20 до 30 лет не редкость для *Bivalvia*, а для ряда видов показано, что некоторые особи могут доживать до 150 лет. Рост двустворчатых, используемых для культивирования, изучен очень хорошо. Устрицы (Ostreidae), например достигают товарного размера за 1-3 года, в зависимости от вида моллюска, широты, на которой ведется культивирование, и конкретных условий среды обитания в месте установки плантации. Только что осевшую молодежь (спат) устриц собирают на различных субстратах и дорастивают до размера раковины в несколько сантиметров.

Этими устрицами заселяют специальные участки дна, где они растут до тех пор, пока не достигнут товарного размера, после чего производится их сбор. Данные о средней продолжительности жизни в естественных поселениях устриц практически отсутствуют, однако ясно, что некоторые особи в природе живут более 10 лет. Мелкие гребешки из рода *Argopecten* живут лишь 1-2 года; близкие к ним представители глубоководных видов рода *Placopecten* - около 10 лет, достигая при этом максимального размера-15 см.

### **Класс Cephalopoda – Головоногие**

Головоногие моллюски — это древний, высокоспециализированный таксон, насчитывающий около 700 ныне живущих и 10 000 вымерших видов. В его состав входят наutilus, у которого раковина разделена на камеры, каракатицы, кальмары, осьминоги, а также ископаемые наутилоиды, аммониты и белемниты. Все головоногие моллюски плотоядны, причем большинство из них — это активные, подвижные хищники, обитающие в пелагиали. Здесь моллюски занимают экологическую нишу, сходную с нишей, оккупированной рыбами, с которыми они конкурируют и имеют немало конвергентных признаков. Все головоногие — морские организмы. В целом они хорошо адаптированы именно к плаванию и держатся в толще воды за счет какого-то одного из присущих им механизмов поддержания плавучести, хотя некоторые головоногие, такие, как *Octopus*, вторично перешли к обитанию на дне. Головоногие — это самые активные моллюски, имеющие высокоразвитую нервную систему, совершенные органы чувств и локомоции.

### **Отделы тела**

Как и у других моллюсков, тело головоногих состоит из ноги, головы и внутренностного мешка. Имеются также мантия, мантийная полость, радула, парные жабры и чаще всего редуцированная раковина. Голова находится на функционально переднем конце тела и несет рот, переднюю кишку, радулу и мозг. Верхняя, обращенная к дорсальной стороне часть ноги преобразовалась в ряд гибких, снабженных присосками хватательных придатков (рук, или щупалец), которые окружают рот. Подобной тесной связью головы и ноги и обусловлено название этой группы моллюсков — головоногие. Вентральный участок ноги превратился в трубчатую воронку, один конец которой выступает из мантийной полости. Мантийная полость оказалась расположенной на вентральной стороне тела спереди, в ней находятся две жабры. Стенки мантийной полости очень мускулистые. У всех ныне живущих головоногих моллюсков, за исключением *Nautilus*, раковина внутренняя и погружена в мантию, у некоторых форм она полностью исчезла. Среди беспозвоночных животных головоногие моллюски достигают самых больших размеров, а самые крупные из них соперничают с самыми крупными позвоночными. Хотя длина большинства головоногих вместе со щупальцами укладывается в пределы 6—70 см, отдельные представители этого таксона действительно гигантские животные. Самые крупные цефалоподы — это гигантские кальмары из рода *Architeuthis*, длина которых вместе со щупальцами может составлять 20 м. Эта величина сравнима с длиной кашалота, но значительно меньше размеров синего кита (более 30 м). Есть сведения, что в Японском море ныряльщики встречали гигантских осьминогов со щупальцами длиной от 10 до 15 м, но пока никому не удалось их поймать. Длина тела с дорсальной стороны от края мантии до заднего конца очень крупного тихоокеанского осьминога *Enteroctopus dofleini*, одного из самых больших среди известных осьминогов, обычно не превышает 36 см, хотя его довольно тонкие щупальца могут быть в пять раз длиннее туловища. Размах щупалец самого крупного экземпляра достигает 9,6 м. Самый маленький головоногий моллюск — кальмар *Idiosepius pygmaeus*, длина которого не превышает 1 см. Цефалоподы впервые появились в кембрийском периоде, когда моллюски адаптировались к пелагическому образу жизни. Дважды (первый раз — в палеозое, второй — в мезозое) очень активно протекали процессы адаптивной радиации головоногих, сопровождавшиеся интенсивным видообразованием.

### **Раковина**

Происхождение и эволюция цефалопод прежде всего связаны с превращением раковины в структуру, обеспечивающую плавучесть тела, и ее последующим замещением

другими механизмами, обеспечивающими решение той же задачи. Наличие механизма, обеспечивающего организму нейтральную плавучесть, освобождает его от необходимости тратить энергию на сохранение своего положения на определенном уровне в толще воды. Эта способность является необходимой предпосылкой для успешного освоения пелагиали как среды постоянного обитания. Особенности организации раковины позволяют разделить головоногих моллюсков на две большие группы. Для одной группы — эктокохлеат — характерно наличие хорошо развитой известковой наружной раковины. К этой группе относились предки современных цефалопод, которые к настоящему времени почти полностью вымерли. У эндокохлеат, составляющих вторую группу, раковина редуцирована или совсем отсутствует. Все эндокохлеаты объединяются в один ныне процветающий таксон Coleoidea, который включает почти всех ныне живущих цефалопод. *Nautilus* — это единственный ныне живущий головоногий моллюск с наружной раковинной, которая хорошо развита и похожа на раковину его предков. Она планоспиральна, причем завиток обращен вперед и нависает над головой. Такие раковины называются экзогастрическими. Закручивание в обратную сторону, при котором завиток обращен назад, называется эндогастрическим и характерно для гастропод.

### **Плавучесть**

Переход к пелагическому образу жизни требует от животных, исходно характеризующихся отрицательной плавучестью, приобретения структур и механизмов, аналогичных плавательному пузырю рыб, которые обеспечивали бы им нейтральную плавучесть. В отсутствие таких приспособлений необходимо затрачивать огромное количество энергии, чтобы не опускаться на дно, а оставаться в толще воды на заданной глубине. Головоногие приобрели целый ряд специальных адаптаций, обеспечивающих их телу плавучесть. Первым таким приспособлением была разделенная на камеры и наполненная газом наружная раковина, которую пронизывал сифон, заключенный в сифональную трубку. Из всех ныне живущих головоногих только *Nautilus* сохраняет тяжелую наружную раковину, но такая раковина была характерна и для первых представителей этого таксона. Ее вес компенсируется наличием многочисленных наполненных газом камер. Эта система, включающая сифон и наполненные газом камеры, и поныне используется наутилусами, спинулидами и каракатицами для придания телу плавучести. Благодаря большой разнице в плотности газа и воды возникает подъемная сила, компенсирующая исходно присущую телу моллюска отрицательную плавучесть; ни один другой механизм не может обеспечить подъем тяжелой известковой раковины цефалопод.

### **Хрящ**

Многие упругие структуры, встречающиеся у беспозвоночных и выполняющие опорную функцию, называют «хрящевыми», хотя в большинстве случаев у них отсутствуют гистологические признаки, свойственные хрящу позвоночных. В противовес этому хрящ головоногих очень напоминает хрящ позвоночных, что может рассматриваться как один из ярких примеров удивительного конвергентного сходства двух неродственных таксонов. В хряще Cephalopoda, как и в хряще позвоночных, хондроциты заключены в гиалиновую основу, образованную сульфатом хондроитина и гиалуроновой кислотой, перемежающуюся с матриксом из фибриллярных белков, в том числе коллагена и эластина.

### **Движение**

Головоногие моллюски используют несколько способов локомоции, в том числе «ходьбу», несколько типов плавания и даже полет. Декаподы (Decapoda) и осьминоги (Octopoda) из группы Cirrata имеют два мускулистых боковых плавника, ритмичные ундулирующие движения которых и обеспечивают перемещение животного в толще воды передним концом вперед.

Наиболее обычный способ движения головоногих основан на использовании мускулистой стенки мантийной полости, при сокращении которой из воронки с силой выбрасывается струя воды. Мантия включает толстый слой кольцевых мышц, пронизанный более короткими радиальными мышцами. Мышцы, окружающие мантийную полость,

залегают между внутренним и наружным слоями коллагена. Радиальные мышцы идут от внутреннего слоя к наружному. Часто сохраняется достаточно жесткий рудимент раковины (гладиус или спинная пластинка), который препятствует удлинению тела при сокращении мышц.

Вводной (мантийная щель) и выводной (воронка) каналы, связывающие мантийную полость с внешней средой, снабжены клапанами, которые обеспечивают движение воды по каждому из каналов только в одном направлении. Клапаны препятствуют вытеканию воды через мантийную щель и, наоборот, поступлению воды внутрь мантийной полости через воронку. За счет сокращения кольцевых мышц объем мантийной полости резко уменьшается, вследствие чего содержащаяся в полости вода с силой выбрасывается через воронку. Конец воронки может быть направлен практически в любую сторону, что позволяет менять направление движения. Моллюск перемещается в сторону, противоположную направлению выбрасываемой струи. Мышцы мантии и клапаны могут использоваться для реализации двух типов реактивного движения — медленного и быстрого.

#### Другие способы движения

Живущие на дне осьминоги ползают с помощью покрытых присосками щупалец. Осьминоги из группы *Sigata* плавают, как медузы, за счет пульсаций колокола, образованного перепонкой, натянутой между щупальцами. Быстро плывущие кальмары некоторых видов, стремясь ускользнуть от хищников, выскакивают из воды и пролетают по воздуху до 50 м. «Летающие кальмары» (*Teuthoidea: Onycoteuthidae*), обладающие длинным и обтекаемым телом с хорошо развитыми плавниками и мощной воронкой, при опасности могут планировать в воздухе подобно летающим рыбам на достаточно большие расстояния. Есть сообщения о кальмарах, залетавших на палубы судов на высоту 4 м над поверхностью воды.

#### Питание

Головоногие моллюски питаются исключительно животной пищей и прекрасно приспособлены к хищничеству. С помощью очень совершенных глаз они высматривают добычу, которую ловят уникальными ловчими придатками, расположенными венчиком вокруг рта. Кальмары и каракатицы имеют 10 таких придатков (пять пар). Восемь придатков — это короткие и толстые руки, а четвертая (если отсчитывать вниз от спинной стороны) пара — это длинные, сократимые щупальца. Питание головоногих во многом зависит от того, где они обитают. Пелагические кальмары, например *Loligo* и *Allotheuthis*, питаются рыбой, ракообразными, а также другими кальмарами. Кальмар *Loligo* стремительно кидается в гущу стайки молодой макрели, захватывает щупальцами одну из рыбок и быстро откусывает голову или кусок позади головы. Орудяя клювом, кальмар пожирает добычу кусочками, так что остаются только внутренности и хвост, которые опускаются на дно. Каракатицы плавают около дна и питаются эпибентосными беспозвоночными, преимущественно креветками и крабами. Каракатицы *Sepia* часто лежат на дне, поджидая добычу.

Осьминоги живут в логовах, расположенных в трещинах скал и углублениях дна. Они покидают логово, отправляясь «на охоту», или же поджидают добычу, лежа около входа в свое жилище. Их обычная добыча — двусторки, улитки и ракообразные. В рацион осьминогов одного вида может входить до 55 различных видов добычи, хотя некоторые кормовые объекты все же преобладают. Осьминог съедает часть добычи непосредственно во время охоты, а часть приносит в логово и доедает там. Обычно рядом с входом в обиталище осьминога можно увидеть «мусорные кучи» из пустых раковин съеденных моллюсков. *Enteroctopus dofleini*, встречающийся на западном побережье США, наиболее активен ночью; выходя на охоту, он удаляется от логова на расстояние до 250 м. Обитающий на рифах Индо-Пацифики *Octopus cyanea* активен в течение дня; он может совершать часовые охотничьи экспедиции на расстояние до 100 м от логова. Осьминоги двигаются, сочетая плавание и ползание. Во время охоты, подстерегая добычу, они могут мгновенно замирать, прикрепившись к подходящей скале. Осьминог бросается на подвижную добычу, например

краба, и оплетает ее вытянутыми руками. Он может также прыжком опуститься на скопление водорослей или других предметов, обхватив их вытянутыми руками, а затем проверить, не попалось ли там что-нибудь съедобное. Он парализует добычу ядом слюнных желез и иногда забирает несколько парализованных жертв в свое жилище, чтобы съесть их позже. В отличие от каракатиц и кальмаров, которые разрывают добычу клювом, способ поглощения пищи осьминогами напоминает питание пауков. Сначала в тело жертвы вводится яд (иногда при «укусе» клювом, а иногда иным способом), а затем изливаются ферменты. Полупереваренная, разжиженная каша поступает в кишку, а трудно перевариваемые остатки в конечном счете отбрасываются в сторону. Чтобы извлечь брюхоногого моллюска из раковины, осьминог просверливает в ней отверстие с помощью радулы или снабженных зубчиками слюнных папилл и вводит яд непосредственно в мягкие ткани. Для облегчения процесса сверления моллюск выделяет специальные химические вещества, размягчающие раковину. Некоторые глубоководные осьминоги питаются взвешенными в воде частицами и этим немного напоминают медуз. *Nautilus* — падальщик и бентосный хищник, специализирующийся на ракообразных из группы Decapoda. Особенно охотно он поедает раков-отшельников. При питании наutilus плывет головой вперед, ощупывая дно расправленными руками. Поймать наутилусов в ловушку с приманкой можно только поставив ее на дно; он никогда не попадет в ловушку, подвешенную в толще воды.\*

#### **Комплекс чернильного мешка**

Комплекс чернильного мешка присутствует у большинства представителей Coleoidea, но отсутствует у Nautiloidea. По своему происхождению он представляет собой слепой вырост прямой кишки и включает чернильную железу, чернильный мешок и проток чернильного мешка. Железа выделяет темно-коричневые, черные или синие чернила, содержащие суспензию гранул меланина. Чернила запасаются в чернильном мешке, который связан протоком с просветом прямой кишки. При сокращении мускульных стенок мешка чернила выбрасываются через анус непосредственно в выходящий через воронку поток воды. В окружающей воде чернила, быстро распространяясь, образуют темное облако, которое может смутить хищника или скрыть маневр, предпринятый моллюском для своего спасения. Будучи алкалоидом, чернила могут быть опасными для хищников, в первую очередь для рыб, вызывая анестезию их хеморецепторов.

#### **Газообмен**

У большинства головоногих газообмен осуществляется с помощью двух двусторонне перистых, лишенных ресничек жабр, а отчасти также через поверхность тела. Считается, что жабры головоногих гомологичны жабрам самых древних, предковых форм моллюсков. Они прикреплены к дорсальной стенке мантийной полости жаберным лигаментом; жаберные нити свернуты вдвое для увеличения площади поверхности. Ток воды через мантийную полость используется и для движения, и для вентиляции жабр. Nautiloidea имеют четыре жабры (Tetrabranchia — четырехжаберные), а Coleoidea — только две (Dibranchia — двужаберные).

Мышечные сокращения мантии создают направленный назад поток воды в вентральную часть мантийной полости. Он поворачивает дорсально, проходит между жаберными нитями и направляется вперед к воронке, через которую выбрасывается наружу. Считается, что поток воды над поверхностью жаберных нитей направлен в ту же сторону, что и ток крови в жабрах, однако в некоторых участках может формироваться и противоток. Утрата противотока, обеспечивающего эффективный газообмен, компенсируется большой площадью складчатой поверхности жабр, участием поверхности тела в газообмене, созданием с помощью мышц мощного дыхательного потока воды в мантийной полости, и, наконец, интенсивным снабжением жабр кровью, что обеспечивается создаваемым в кровеносной системе повышенным давлением. Однако несмотря на действие всех этих компенсаторных механизмов, большинство головоногих обитает в относительно холодных водах, содержащих большое количество растворенного кислорода. В теплой воде с низким содержанием кислорода они быстро погибают. Головоногие, использующие для плавания

перепонки между руками, часто имеют лишь зачаточные жабры. Газообмен у них осуществляется через поверхность плавательной перепонки, площадь которой оказывается весьма значительной.

### **Внутренний транспорт**

Свойственная Coleoidea кровеносная система хорошо приспособлена для обеспечения жизнедеятельности активного, быстро движущегося хищника с высоким уровнем метаболизма. В отличие от кровеносной системы других моллюсков, но подобно кровеносной системе позвоночных, она закрытого типа, т.е. кровь течет по системе сосудов, включая капилляры, а не заполняет синусы гемоцеля. Артерии и вены связаны главным образом капиллярами (правда, некоторое количество синусов все же имеется), в которых осуществляется обмен между кровью и тканями. Капилляры обеспечивают гораздо более обширную площадь контакта между кровеносной системой и тканями, нежели крупные синусы. Кроме того, кровеносные сосуды выстланы клеточным эндотелием, что также сближает головоногих с позвоночными и очень отличает от других беспозвоночных. Ток крови по всему телу обеспечивает главное сердце, а два вспомогательных жаберных сердца создает дополнительное давление крови, накачиваемой в жабры. Главное сердце — мощный мускулистый орган, состоящий из центрального желудочка и двух предсердий с хорошо развитыми мышцами, по одному на каждую жабру.

Стенки сердец образованы наружным эпителиальным эпикардом, занимающим промежуточное положение между мышечным миокардом и внутренним эпителиальным эндокардом (эндотелием), что опять же напоминает строение сердца позвоночных. Еще одно сходство с позвоночными проявляется в том, что стенки главных кровеносных сосудов также образованы тремя слоями. Самый внешний слой *tunica adventitia* состоит преимущественно из соединительной ткани с эластичными волокнами, в среднем слое *tunica media* преобладают мышцы, внутренний слой *tunica intima* представлен эндотелием и его базальной пластинкой. Большая часть венозной системы, включая вены и лакуны, сократима, что облегчает возвращение крови к сердцам. Кровь головоногих содержит гемоцианин, принимающий участие в транспорте кислорода.

Главное сердце представителей Coleoidea гонит насыщенную кислородом кровь к тканям по аортам. Кровь, лишенная кислорода, из тканей по полым венам поступает в два жаберных сердца — на каждую жабру приходится по одному такому сердцу. Сокращения жаберных сердец проталкивают кровь через приносящие жаберные сосуды в жабры. Насыщенная кислородом кровь покидает жабры по выносящим жаберным сосудам и поступает в главное сердце — круг кровообращения замыкается. Наличие вспомогательных сердец не столь странно, как может показаться на первый взгляд. Они встречаются, например, у млекопитающих и птиц. Правая половина сердца млекопитающих представляет собой вспомогательное (иными словами, «легочное») сердце, задача которого — обеспечить поступление под давлением ненасыщенной кислородом крови в легкие. Левая половина сердца — это главное сердце, которое подает насыщенную кислородом кровь к остальным частям тела. Так получилось, что у млекопитающих эти два сердца объединены в одно, однако это всего лишь эволюционная и онтогенетическая случайность, а не функциональная необходимость. В отличие от представителей Coleoidea у Nautiloidea кровеносная система не полностью замкнута и более похожа на кровеносную систему других моллюсков. Главное сердце представителей Nautiloidea имеет четыре предсердия, а вот жаберные сердца отсутствуют.

### **Выделение**

Метаболизм азота у головоногих осуществляется по аммонотелическому типу. Как и у других моллюсков, в выделительной системе представителей Coleoidea ультрафильтрат крови образуется в перикардальной полости и затем в результате адсорбции и секреции трансформируется в конечную мочу. Однако у представителей Coleoidea возникают специальные модификации, позволяющие повысить эффективность

этих процессов и таким образом компенсировать отсутствие обширного гемоцеля, жидкость которого обычно омывает нефридий. Нефридии связаны не с главным сердцем, а с жаберными сердцами. У Nautiloidea нефридиев четыре, у Coleoidea — два. Нефридий, обычно называемый почечным мешком, и рено-перикардальный проток соединяют полость перикардия жаберного сердца с мантийной полостью. Стенки полой вены, направляющейся к жаберному сердцу, разрастаются и образуют почечные придатки, которые тесно контактируют с тонкими, проницаемыми стенками почечного мешка. Ультрафильтрация осуществляется на специальном, несущем подоциты участке стенки жаберного сердца, называемом придатком жаберного сердца. Первичная моча образуется в перикардальной полости, модифицируется в результате селективной адсорбции и секреции в зоне контакта почечных придатков и почечного мешка и после этого становится конечной мочой. Сокращения жаберного сердца создают повышенное давление крови, благодаря чему интенсифицируются процесс ультрафильтрации и поступление ультрафильтрата в перикардальную полость и далее в рено-перикардальный проток. Первичная моча попадает в почечный мешок, где омывает поверхность почечных придатков. Последние модифицируют первичную мочу, выделяя аммиак и осуществляя селективную сорбцию некоторых компонентов мочи. Конечная моча через нефридиопоры выводится в мантийную полость. Кроме того, в удалении экскреторных продуктов определенную роль играют жабры и поджелудочная железа.\*

### **Нервная система**

Высокоорганизованная нервная система головоногих не имеет аналогов среди беспозвоночных. По сложности строения она сопоставима только с нервной системой позвоночных. Прогрессивное развитие нервной системы головоногих коррелирует с их разнообразной и совершенной локомоцией, столь необходимой активным и подвижным хищникам. Центральная нервная система демонстрирует высокую степень концентрации и цефализации. Она билатерально-симметрична, достигает значительных размеров, а отношение ее объема к общему объему тела больше, чем у рыб. Центральная нервная система состоит из многочисленных ганглиев, их коннективов, комиссур и нервов. Информация в нервную систему поступает из весьма совершенных органов чувств. У головоногих, наряду с гомологами всех типичных для моллюсков ганглиев, имеются и другие достаточно многочисленные ганглии, однако они слиты в единый, компактный и сложный мозг, залегающий внутри особой хрящевой капсулы — черепа. Мозг, как и у других моллюсков, представляет собой окружающее пищевод нервное кольцо, однако его коннективы и комиссуры необычно коротки, и ганглии, включая висцеральные, располагаются очень близко друг к другу. Мозг разделен на два крупных отдела. Один из них, расположенный над пищеводом — супразофагальный отдел, объединяет сенсорные и интегрирующие центры, тогда как второй, лежащий под пищеводом — субзофагальный отдел, контролирует двигательную активность моллюска.

Два церебральных ганглия, расположенные дорсально от пищевода, обрабатывают сенсорную информацию, поступающую от глаз,статоциста и обонятельного эпителия. Глаза истатоцист заключены в хрящевые капсулы — оптическую и ушную соответственно. Буккальные ганглии контролируют мышцы буккальной массы и связаны с церебральными ганглиями коннективами. Два pedalных ганглия, залегающих вентрально от пищевода, соединяются с двумя церебральными ганглиями двумя охватывающими пищевод коннективами. Как и у всех моллюсков, все четыре ганглия, их

коннективы и комиссуры образуют нервное кольцо. Воронка, будучи производной ноги, контролируется pedalными ганглиями. Сходным образом к каждой руке и щупальцу направляется свой брахиальный нерв. Все брахиальные нервы отходят от pedalного ганглия. Два pleuralных ганглия объединены с висцеральными ганглиями, и снаружи границ между ними не видно. Объединенные pleuroviscerальные ганглии (также называемые мантийновисцеральными) связаны с pedalными ганглиями короткими коннективами. Пара крупных мантийных нервов отходит от pleuroviscerальных ганглиев и



направляется к звездчатым ганглиям. Последние иннервируют плавательные мышцы мантии. Импульсы, вызывающие обычные плавательные и дыхательные сокращения мантийной мускулатуры, передаются через систему многочисленных мелких моторных нейронов, отростки которых отходят в разные стороны от звездчатых ганглиев.

Быстрое реактивное движение, используемое головоногими, в частности кальмарами, для спасения от хищников, стало возможным благодаря присутствию у них совершенной системы гигантских моторных аксонов, которые обеспечивают мощные синхронные сокращения кольцевых мышц мантии. Так как скорость передачи нервных импульсов непосредственно определяется диаметром нейрона, гигантские аксоны проводят информацию быстро, при этом скорость проведения импульса пропорциональна их диаметру. Самые длинные аксоны, достигающие заднего края мантии, имеют наибольший диаметр, а нейроны, которые должны передавать импульсы на более короткие расстояния, имеют отростки пропорционально меньшего диаметра. Таким образом, команда «сократить мышцы мантии», посланная от висцерального ганглия, будет распространяться быстрее всего по самым длинным отросткам и медленнее всего по коротким. Это обеспечивает одновременное поступление сигналов к «мышцам-мишеням» от всех нейронов. Все мышцы мантии получают команду в одно и то же время, сокращаются одновременно и обеспечивают мощный и эффективный выброс воды из воронки.

### **Органы чувств**

Приобретение головоногими моллюсками совершенных органов чувств можно рассматривать как результат приспособления к хищничеству и быстрому движению. Органы обоняния, зрения и слуха у головоногих, как и у позвоночных животных, располагаются на голове, тесно связаны с мозгом и размещены в особых капсулах черепа. Кроме перечисленных, у головоногих развиты и другие органы чувств.

#### **Зрение**

Сложные, напоминающие фотокамеры глаза представителей *Coleoidea* поразительно напоминают по строению глаза рыб, но при этом они достигают необычайно больших размеров. Каждый глаз находится в хрящевой оптической капсуле, которая слита с черепом. Прозрачный эпидермис, прикрывающий глаз, называется роговицей. Глубже залегает радужина, в центре которой находится щелевидный зрачок. Радужина — это снабженная мышцами диафрагма, которая меняет размер зрачка, регулируя поступление света. Сразу за зрачком на ресничном мускуле подвешен хрусталик. Сетчатка, состоящая из плотно упакованных рабдомерных чувствительных клеток, выстилает заднюю стенку глаза. Пройдя через роговицу, зрачок и хрусталик, свет падает на сетчатку. Пигментированная сосудистая оболочка и жесткая соединительнотканная склера одевают глаз снаружи и позволяют ему сохранять постоянную форму. Аксоны фоторецепторов подходят к большому оптическому ганглию, который залегает рядом с церебральным ганглием.

#### **Хеморецепция**

Головоногие имеют как контактные хеморецепторы (вкус), так и дистантные хеморецепторы (обоняние). Однако по всей видимости, способность воспринимать химические сигналы далеко не столь важна для них, сколь зрение. В первую очередь это относится к представителям *Coleoidea*, у которых доминирует визуальный способ получения информации об окружающем мире. Наутилусы видят гораздо хуже и, следовательно, в большей мере полагаются на хеморецепцию. У представителей *Coleoidea* по бокам головы располагаются специализированные обонятельные органы, выстланные обонятельным эпителием. Аксоны этих рецепторных клеток образуют обонятельный нерв, уходящий к церебральному ганглию. Присоски и губы представителей *Coleoidea* и щупальца *Nautilus* несут контактные хеморецепторы. Руки и особенно эпителий присосок снабжены большим количеством осязательных и хеморецепторных клеток, особенно у осьминогов, обитающих на дне и охотящихся там. Осфрадий у головоногих отсутствуют, за исключением *Nautilus*, у которого они есть и расположены в мантийной полости так, что поступающая в нее вода сначала омывает их, а потом уже жабры.

## Размножение

Головоногие раздельнополы. Подобно брюхоногим моллюскам, у них есть одна расположенная сзади гонада, которая связана с целомом. Оплодотворение, как правило, внешнее и обычно осуществляется в мантийной полости, но бывает и внутреннее оплодотворение. Передача спермы партнеру осуществляется в результате своеобразно протекающей копуляции, при которой половые продукты самца не вводятся непосредственно в половые протоки самки. Для переноса спермы используются сперматофоры и специальный «передающий» орган. Целом головоногих представлен перикардальной полостью и обширным гоноцелем. Гонада — яичник или семенник — вдается в гоноцель, в который и поступают гаметы. У представителей обоих полов гоноцель соединяется с мантийной полостью половым протоком, проксимальная часть которого представляет собой целомодукт, а дистальная — эктодермальное впячивание эпителия мантии.

У самцов половой проток непарный. Он состоит из извитого семяпровода и семенного пузырька с ресничными, несущими бороздки стенками. В семенном пузырьке сперма упаковывается в крупные удлиненные сперматофоры, которые запасаются в большом сперматофорном (нидхемовом) мешке. От сперматофорного мешка половой проток продолжается в виде трубки (пениса), достигающей мантийной полости. Хотя мужской гонопор и располагается на дистальном конце пениса, последний не является настоящим копулятивным органом. Передача спермы осуществляется иным способом.

У самок яйцевод может быть непарным или парным. Он тянется от гоноцеля до яйцеводной железы, а затем продолжается до гонопора, открывающегося в мантийную полость. Сюда же открываются и две крупные эктодермальные нидаментальные железы. Имеются также придаточные нидаментальные железы, функция которых неизвестна. Известно только, что они содержат популяции симбиотических бактерий. Иногда имеется семяприемник для хранения сперматофоров или спермы. У представителей *Octopoda* семяприемник входит в состав яйцевода, но в большинстве случаев он открывается в мантийную полость и непосредственно с половым протоком не связан.

## Ухаживание и оплодотворение

Оплодотворение может осуществляться либо в мантийной полости, либо снаружи в воде, но в любом случае ему предшествуют копуляция и перенос спермы. Одна рука самца (а иногда и несколько) видоизменена и превращается в орган, служащий для передачи спермы. Такой орган называется гектокотиль. Степень модификации гектокотили варьирует. Обычно видоизменены только конец руки и расположенные на нем присоски. Гектокотиль подбирает сперматофоры и передает их самке. На гектокотиле представителей родов *Sepia* и *Loligo* имеется несколько рядов маленьких специализированных присосок, которые в совокупности образуют особый прикрепительный отдел для удерживания сперматофоров. У *Octopus* кончик руки несет ложковидное углубление, а у *Argonauta* и некоторых других для хранения сперматофоров служит специальная полость, или камера.

## Развитие

Яйца цефалопод макролецитальные, т. е. содержат много желтка, и их размеры заметно превышают размеры яиц большинства остальных моллюсков. У некоторых цефалопод, например у *Sepia* и *Ozaena*, яйца особенно велики и могут достигать 15 мм в диаметре. Дробление поверхностное и меробластическое: зона дробления ограничена небольшим участком цитоплазмы на анимальном полюсе. Именно здесь формируется состоящий из клеток бластодиск, который в дальнейшем и превращается в эмбрион. Во время гастрюляции край диска обрастает (путем эпиболлии) желточную массу, и та оказывается заключенной в желточный мешок, который, в конечном счете, инкорпорируется в состав кишки. Развивающийся из расположенного поверх желточной массы диска эмбрион постепенно растет вверх, при этом у него дифференцируются дорсальная железа, секретирующая раковину, мантия, жабры и латерально расположенные глаза. На вентральной стороне диска как части ноги закладываются воронка и щупальца, которые

затем смещаются в дорсальном направлении, причем щупальца располагаются кольцом вокруг ротового отверстия, а воронка по отношению к нему сохраняет вентральное положение. Желток постепенно расходуется на питание развивающимся эмбрионом.

Несмотря на то что головоногим свойственно прямое развитие и личиночные стадии трохофоры или велигера в их онтогенезе отсутствуют, вылупившаяся из яиц молодь может некоторое время вести планктонный образ жизни. Это относится даже к осьминогам, которые не переходят к бентосному образу жизни, пока не достигнут достаточно крупных размеров. У некоторых пелагических кальмаров молодь живет на меньшей глубине, чем половозрелые особи. Раковина только что вышедших из яйца корабликов (*Nautilus*) составляет примерно 25 мм в диаметре и имеет несколько септ. Продолжительность жизни большинства головоногих моллюсков невелика. Кальмары (такие как *Loligo*) живут лишь от одного до трех лет в зависимости от вида и обычно погибают, отнерестившись только один раз. *Octopus vulgaris* умирает в возрасте двух лет, дав потомство также всего один раз. Однако *Nautilus* может прожить 15 и более лет, достигая половозрелости лишь к 10 годам, после чего его раковина уже почти не растет.

### **Класс Scaphopoda - Лопатоногие**

В современной фауне имеется около 500 видов лопатоногих моллюсков. Все представители этой группы исключительно морские, ведущие роющий образ жизни животные. Их раковина напоминает бивень или удлинённый зуб, откуда и их народное название — зубовидные моллюски. Среди всех высших моллюсков представители этой специализированной группы позднее всех появляются в палеонтологической летописи. Филогенетически Scaphopoda, вероятно, наиболее тесно связаны с двустворчатыми моллюсками, хотя внешне они мало похожи друг на друга. Тело лопатоногих заключено в трубковидную раковину, имеющую отверстия на обоих концах; у них есть радула, но зато они полностью лишены жабр. Подобно двустворчатым, лопатоногие билатерально-симметричные животные, а их нога приспособлена для перемещения в толще грунта. Обитают они в песке, причем голова обращена вниз, а тело направлено вверх, но не вертикально, а с небольшим наклоном. Небольшое заднее отверстие раковины обычно немного выставлено над поверхностью грунта, однако животные могут погружаться в грунт на глубину почти 30 см. Большинство Scaphopoda — микрохищники, которые обитают в донном грунте на глубинах приблизительно от 6 до 7000 м. Хотя эти моллюски распространены относительно широко, они не часто встречаются на мелководье. В то же время по крайней мере один вид лопатоногих обитает в зоне нижней литорали. В некоторых районах пустые, отмытые приливом раковины лопатоногих во множестве встречаются на побережье.

### **Форма тела**

Тело лопатоногих сильно вытянуто и изогнуто вдоль переднезадней оси. Как и у остальных моллюсков, оно состоит из головы, ноги и внутренностного мешка (висцеральной массы). Нога и голова располагаются на переднем конце и могут выдвигаться наружу через переднее, большее по диаметру отверстие раковины. Голова редуцирована до короткого подвижного пробосциса (хоботка), на переднем конце которого расположено ротовое отверстие. Внутренностный мешок занимает средний и задний участки полости раковины.

Нога по отношению к пробосцису располагается вентрально. У большинства лопатоногих она конической формы и снабжена обширной pedalной полостью гемоцеля. Подобно ноге многих двустворчатых она приспособлена для закапывания в грунт. Pedальный гемоцель при этом выполняет функцию гидроскелета, используемого для того, чтобы вытягивать ногу и проталкивать ее в толще грунта. После того как нога продвинулась вперед, две боковые лопасти, расположенные немного отступя от ее свободного конца, расправляются и образуют терминальный «якорь», удерживающий вытянутую ногу в грунте. После этого одна или две пары pedalных мускулов-ретракторов, сокращаясь, подтягивают раковину и тело к заякоренному концу ноги. У наиболее специализированных лопатоногих (*Gadilida*) нога червеобразна и несет на свободном конце сократимый терминальный диск.

### Мантия и мантийная полость

Как и у двустворчатых, мантия лопатоногих моллюсков образует две латеральные складки, которые тянутся вдоль всего тела. Однако в отличие от первых у Scaphropoda складки мантии, прикрывающие тело с боков, срastaются вентрально по средней линии. В результате мантия преобразуется в трубку, которая заключает в себе всего моллюска и узкую мантийную полость, приобретающую вид сквозной трубки. На заднем конце мантия образует своеобразный «навес», снабженный рецепторами. Мантийная полость открывается во внешнюю среду двумя отверстиями, расположенными соответственно на переднем и заднем концах тела. С вентральной стороны она замкнута по всей длине. Жабры и осфрадий отсутствуют.

Поток воды, приносящий необходимый для дыхания кислород, создается ресничками, расположенными рядами на прсанальных ресничных гребнях. Последние располагаются в мантийной полости непосредственно перед анальным отверстием. Вода поступает в мантийную полость через заднее отверстие. Часть потока проходит через всю мантийную полость и выбрасывается наружу через переднее отверстие, однако другая его часть, возможно и большая, возвращается обратно, в задний отдел мантийной полости и выталкивается через заднее отверстие за счет периодических сокращений ноги. При этом из мантийной полости удаляются фекалии, гаметы, несъедобные органические или минеральные частицы. Внутри преанальных ресничных гребней залегают многочисленные лакуны, что позволяет рассматривать поверхность гребней как основное место, где осуществляется газообмен. Согласно некоторым предположениям гребни гомологичны жабрам остальных моллюсков. Однако несмотря на всю привлекательность этой гипотезы, какие-либо подтверждающие ее факты отсутствуют. Вся поверхность мантии лопатоногих, вероятно, также участвует в газообмене.

### Раковина

Общеизвестные названия «клыковидный», или «зубовидный», моллюск обязано своим происхождением форме раковины лопатоногих, которая представляет собой удлинённую цилиндрическую трубку в форме слоновьего бивня или собачьего клыка. Оба конца трубки несут отверстия — переднюю и заднюю апертуры раковины, при этом передняя апертура крупнее задней. Длина раковины обычно 3 — 6 см. Однако *Cadulus mayori*, обнаруженный на побережье Флориды, не превышает 4 мм в длину, а обитающий в Японии вид *Dentalium verneidei* достигает 15 см. Известны ископаемые представители рода *Dentalium* с раковиной 30 см. Их внутренний диаметр при этом достигал 3 см. Раковины большинства видов лопатоногих белые или чуть желтоватые, но один из видов рода *Dentalium*, встречающийся в Восточной Индии, характеризуется нефритово-зеленой окраской, а другие — розовой или коричневатой. Некоторые раковины лопатоногих моллюсков слегка изогнуты в переднем направлении (экзогастрический изгиб), и их вогнутая сторона является дорсальной.

Материал раковины секретируется мантийным эпителием. Раковина нарастает на переднем конце за счет секреторной активности эпителия переднего края мантии. Толщина раковины увеличивается в результате образования дополнительных слоев всей поверхностью мантии. Сама раковина образована двумя —четырьмя слоями карбоната кальция (арагонита); иногда имеется и наружный органический слой (периостракум). По мере роста моллюска заднее отверстие раковины должно расширяться. Это необходимо для увеличения объема проходящего через него респираторного водного потока и удаления из мантийной полости все большего количества отходов и гамет. Расширение заднего отверстия раковины достигается за счет постоянного удаления ее задних участков. Процесс сопровождается одновременным надстраиванием раковины с переднего конца.

### Питание

Лопатоногие моллюски — хищники-микрофаги, т.е. хищники, питающиеся мелкими организмами. Значительную часть их рациона составляют фораминиферы, хотя они могут поглощать и молодь двустворчатых моллюсков, киноринх и других мелких животных,

обитающих в окружающем грунте и воде. Некоторые *Scaphopoda* питаются детритом. Пищевые объекты отбираются и транспортируются к ротовому отверстию с помощью каптакул — органов, не встречающихся у других моллюсков. Это нитевидные, покрытые ресничками мускулистые щупальца, которые в большом количестве отходят от двух лопастей, расположенных соответственно над основанием пробосциса и под ним. Каптакулы способны сильно вытягиваться. В случае утраты они могут регенерировать.

Каждая каптакула состоит из тонкого стебелька, свободный конец которого несет небольшое расширение — головку. На поверхности головок располагаются секреторные и, возможно, сенсорные ямки. Стебелек, головка и ямки покрыты ресничным эпителием. Стебелек вытягивается в воде или внедряется в толщу осадка в результате активной работы ресничек эпителия. Ямки, которые вступают в контакт с потенциальным пищевым объектом, очевидно, определяют степень его пригодности в пищу.

Необходимо отметить, однако, что какие-либо рецепторы на каптакулах до сих пор не обнаружены. Клеящий секрет ямок обеспечивает прикрепление пищевой частицы к головке каптакулы. Благодаря сокращению мышц стебелька каптакула втягивается в мантийную полость вместе с прикрепленными к головке пищевыми частицами. Последние могут перемещаться в мантийную полость и за счет работы ресничек стебелька. Некоторые виды рода *Dentalium* питаются осадком, собирая частицы детрита с помощью работающих ресничных полосок на стебельках каптакул. В любом случае пищевые частицы аккумулируются в мантийной полости, где происходит их дальнейшая сортировка перед тем, как они попадут в пищеварительный тракт. Активные движения ноги, которая высовывается и снова втягивается, формируют полость в грунте, в которой моллюску легче собирать пищу. У некоторых лопатоногих пищевые частицы могут транспортироваться в мантийную полость ногой, однако основную функциональную нагрузку по добыванию пищи все же несут каптакулы.

Пищеварительный тракт лопатоногих тянется от ротового отверстия до ануса, который расположен медиовентрально, приблизительно в средней части тела. Ротовое отверстие находится на вершине трубчатого или конического пробосциса (буккальной трубки). Последний несет губы и буккальные мешки, участвующие в сортировке потенциальных пищевых частиц. Рот открывается в буккальную полость, в которой медианно, на дорсальной стенке располагается челюстная пластинка. Она, по-видимому, состоит из хитина. В буккальной полости имеется также хорошо развитая радула с крупным, уплощенным медиальным зубом и сенсорный субрадулярный орган. Ни радула, ни субрадулярный орган не могут выступать из буккальной полости. Радула располагается в радулярном мешке и поддерживается одонтофором. Строение мешка радулы такое же, как у брюхоногих моллюсков, однако необходимо обратить внимание на то, что относительный размер радулы *Scaphopoda* (по отношению к размерам тела) максимален среди всех моллюсков. Лопатоногие не используют радулу для собирания пищи с поверхности субстрата. Вместе с хитиноидной челюстной пластинкой она участвует в измельчении пищевых частиц и/или перемещает их в пищевод.

Действием ресничных полосок в пищеводе пищевые частицы транспортируются в желудок. Одна или две пищеварительные железы (железы средней кишки), помимо железистой, выполняют еще и всасывательную функцию. Железы открываются в желудок и занимают большую часть объема средней части тела. Внеклеточное пищеварение начинается в желудке с помощью ферментов, выделяемых пищеварительными железами, а заканчивается в протоках самих желез. В железах осуществляются также абсорбция питательных веществ и внутриклеточное пищеварение. Непригодный в пищу материал и более не имеющие ценности конечные продукты переваривания пищи перемещаются ресничками из желудка через кишечник к анальному отверстию. Кишка отходит от желудка в передней его части. Соответственно она имеет U-образную форму. Анальное отверстие расположено в средней части мантийной полости.

### **Внутренний транспорт**

Крайне специализированная кровеносная система Scaphopoda представлена набором синусов. Один из них, перианальный синус, связанный с перикардием, представляет собой главный пропульсаторный орган и может рассматриваться как гомолог желудочка сердца других моллюсков. Перианальный синус расположен в средней части тела по соседству с анальным отверстием. Поскольку жабры отсутствуют, нет и предсердий. Два небольших щелевидных отверстия, функция которых неясна, открываются из гемоцеля в мантийную полость.

### **Выделение**

В перикарде, который связан с перианальным синусом, имеются подоциты. Они, вероятно, ответственны за формирование первичной мочи. Два нефридия предположительно соединяются с полостью перикарда рено-перикардальными протоками. Впрочем, убедительные доказательства существования этих связей пока отсутствуют. Первичная моча, вероятно, модифицируется за счет избирательной секреции и абсорбции по мере прохождения через почки. Вторичная моча выбрасывается в мантийную полость через нефридиопоры, расположенные неподалеку от ануса.

### **Нервная система и органы чувств**

Нервная система лопатоногих, как и других раковинных моллюсков, имеет типично тетраневральный план строения. Она включает нервное кольцо, охватывающее передний отдел кишки, парные педальные и висцеральные нервы. Два церебральных ганглия расположены в основании пробосциса дорсально по отношению к кишке. Присутствуют также педальные, висцеральные, плевральные и буккальные ганглии. Они, связанные комиссурами и коннективами характерным для моллюсков способом.

Глаза, чувствительные щупальца и осфрадий отсутствуют. Функции контактного хеморецептора (органа вкуса) осуществляет субрадулярный орган, который анализирует химический состав пищи в то время, когда она перед поступлением в пищевод обрабатывается радулой. Двастатоциста, контролирующие положение тела в пространстве, располагаются рядом с педальными ганглиями. Края мантийной складки, окаймляющие переднее и заднее отверстия раковины, снабжены рецепторами. Хорошо развита иннервация каптакул, которые, как предполагают, также выполняют рецепторную функцию. Расширенный конец каждой каптакулы содержит ганглий, однако рецепторы на каптакулах до сих пор не обнаружены.

### **Размножение и развитие**

Scaphopoda раздельнополы. Непарная гонада заполняет большую часть объема задней части тела. Гаметы попадают в правый нефридий, через который они выводятся в мантийную полость. Наблюдать нерест удается очень редко; проследить за ним в естественных условиях не удавалось. В лаборатории яйца выводятся в составе студенистых нитей. Оплодотворение наружное. Полагают, что оно осуществляется в мантийной полости. Развитие лопатоногих весьма напоминает развитие двустворчатых. Дробление неравномерное и спиральное, что свойственно и другим моллюскам. В результате формируется целобластула, гастрюляция протекает путем инвагинации. Имеется стадия свободноплавающей лецитотрофной личинки — трохофоры. Затем личинка превращается в велигера. Эта следующая личиночная стадия характеризуется двусторонней симметрией и наличием раковины. Личиночные мантия и раковина начинают формироваться как непарная дорсальная раковинная железа, увеличивающаяся в размерах латерально с обеих сторон тела. В процессе роста она становится двудольной, поскольку приобретает пару боковых лопастей, разрастающихся в вентральном направлении. Латеральные лопасти мантии, а затем и выделяемые ими участки раковины сливаются вдоль вентрального края. В результате формируются трубчатая мантийная полость и раковина, имеющая переднюю и заднюю апертуры.

### **Филогения моллюсков**

Моллюски имеют много общих признаков с аннелидами, сипункулидами и эхиуридами. В целом систематики, использующие и морфологические, и молекулярные

признаки, признают, что моллюски имеют общего предка с этими группами и объединяются с ними в таксон Trochozoa. Моллюски и другие целомические трохофорные животные имеют целомическую полость, связанную с сердцем. Гонады продуцируют гаметы, которые поступают в целомическую полость; в нее же выделяется и первичная моча, образующаяся в результате ультрафильтрации из кровеносной системы. В формирование ультрафильтрата вовлечены подоциты. Целомодукты (метанефридий) транспортируют гаметы и мочу во внешнюю среду. Представители всех групп обладают сходной личинкой — трохофорой. Дробление спиральное, и клетки 4d продуцируют мезентобласты, из которых формируются латеральные тяжи мезодермы. Целомическая полость возникает внутри этих клеточных тяжей путем шизоцелии. Данные о нуклеотидных последовательностях 18S rРНК также свидетельствуют о тесном родстве между моллюсками и другими трохофорными животными.

Наличие плоской, снабженной ресничным эпителием ноги, ресничный способ локомоции и ряд других особенностей организации Aplousophora позволили некоторым зоологам предположить, что моллюски произошли от предков, которые были подобны турбелляриям. Если эта гипотеза верна, то систему полостей, включающую гоноцель, перикард и целомодукты (метанефридий) моллюски приобрели совершенно независимо. Эти образования возникли конвергентно и не гомологичны подобным системам аннелид (истинных целомических животных).

Наряду с этим имеются свидетельства того, что группа Trochozoa, включающая моллюсков, произошла от сегментированного предка. Хитоны имеют восемь пластинок раковины с восемью парами pedalных мускулов-ретракторов. У моноплакофор некоторые системы представлены не одной парой органов, а несколькими: от трех до семи пар нефридиопор, от одной до трех пар гонодуктов, от трех до шести пар жабр, две пары предсердий и восемь пар мускулов pedalных ретракторов. Более того, некоторые ископаемые двустворчатые моллюски имели восемь пар pedalных ретракторов; такой же набор обнаружен и у некоторых современных мидий. Представитель головоногих моллюсков *Nautilus* имеет две пары предсердий, две пары жабр и две пары нефридиев. Семь или восемь поперечно ориентированных дорсальных рядов спикул имеется у личинок Aplousophora, Polyplousophora и у взрослых хитонов. Некоторые зоологи полагают, что моллюски произошли от предковых форм, у которых тело, но не целом, состояло из восьми сегментов. У этих эпибентосных предков никогда не было сегментированного целома, который мог бы использоваться для передвижения в грунте, как это было у кольчатых червей. Целом всех моллюсков маленький и не носит следов сегментации. Те моллюски, которые ведут роющий образ жизни, в качестве гидроскелета используют не целом, а гемоцель.

Таким образом, в соответствии с этой гипотезой древнейшие трохофорные животные были сегментированными. Сегментация, следовательно, может рассматриваться как аутапоморфия целомических трохофорных животных. Исходная сегментация была сохранена кольчатыми червями, но утрачена моллюсками, эхиуридами и сипункулидами. Другие зоологи полагают, что несоответствие числа парных органов, относящихся к разным системам, полное отсутствие сегментации целома и отсутствие единых признаков сегментации у разных представителей таксона можно считать аргументами против сегментарного строения предковых форм моллюсков, да и вообще всех Trochozoa. В соответствии с этой гипотезой предки трохофорных животных были несегментированными, и моллюски лишь сохранили плезиоморфное, предковое состояние. Кольчатые черви, эхиуриды и сипункулиды (группы, которые дивергировали после приобретения сегментации) образуют монофилетический таксон, объединенный синапоморфией, проявляющейся в наличии сегментации.\*

### Вопросы самоконтроля

1. Какие признаки характерны для представителей Bivalvia?

2. Из каких слоёв состоит раковина Bivalvia?
3. Как происходит питание и дыхание Bivalvia?
4. Какие признаки характерны для представителей Cephalopoda?
5. Как произошли Cephalopoda?
6. В чём особенность строения нервной системы Cephalopoda?

## **10-ТЕМА: ТИП ANNELIDA (КОЛЬЧАТЫЕ ЧЕРВИ). КЛАССЫ POLYCHAETA (МНОГОЩЕТИНКОВЫЕ), OLIGOCHAETA (МАЛОЩЕТИНКОВЫЕ) И HIRUDINOMORPHA (ПИЯВКООБРАЗНЫЕ)**

### **План:**

1. Характерные признаки кольчатых червей
2. Класс Polychaeta – Многощетинковые
3. Класс Oligochaeta - Малощетинковые
4. Класс Hirudinomorpha - Пиявкообразные
5. Филогения Annelida

### **Характерные признаки кольчатых червей**

При слове «червь» большинство людей представляет себе дождевого червя, которого можно встретить на грядках и в компостных кучах, на дорожках после дождя и на крючках рыболовов. Этот представитель группы Annelida (кольчатые черви) наиболее знаком неспециалистам, но не следует забывать, что к этой же группе относятся также пиявки и бесчисленное множество красивых и сложно устроенных морских многощетинковых червей. Аннелиды — это весьма обычный элемент фауны, ибо они широко распространены и, будучи относительно крупными червеобразными организмами, занимают соответствующие ниши в море, пресных водах и на суше. Всего группа Annelida насчитывает около 12 000 видов. Самый крупный ее представитель, обитающий в Австралии — гигантский земляной червь, достигает 3 м в длину, а самых мелких кольчатых червей можно разглядеть только под микроскопом. Исключительное разнообразие кольчатых червей обусловлено приобретением ими сегментации, т.е. расчленением тела на последовательно расположенные модули. Пожалуй, ни в чем это разнообразие не проявляется так ярко, как в биологии и прежде всего в питании кольчецов. Среди Annelida встречаются настоящие фильтраторы, грунтоеды, падальщики, растительноядные и плотоядные формы. Некоторые кольчатые черви весьма полезны для человека. Дождевые черви и некоторые полихеты служат наживкой при рыбной ловле и, следовательно, являются косвенным источником пищи. Дождевые черви улучшают плодородие почвы, разрыхляя землю и превращая органические остатки в компост. Медицинские пиявки до сих пор применяются в хирургии для лучшего приживания пересаженных тканей и пришитых пальцев.

### **Сегментация**

Тело кольчатых червей состоит из трех отделов: простомиума, туловища и пидидия. Удлиненное туловище состоит из сегментов — морфологически сходных единиц, располагающихся последовательно друг за другом от простомиума до пидидия. Снаружи сегменты отделены друг от друга неглубокими перетяжками. Создается впечатление, что тело кольчатых червей составлено из колец, откуда и произошло название этой группы. На переднем конце тела находится содержащая мозг головная лопасть — простомиум. На нем расположены органы чувств. Задняя, анальная, лопасть, или пидидий, несет анус. Сегменты между простомиумом и пидидием напоминают вагоны поезда между паровозом и замыкающим состав тормозным вагоном. Первый сегмент — перистомиум — располагается непосредственно за простомиумом. Его вентральная поверхность охватывает рот. Все внутренние структуры кольчатых червей — придатки (когда они имеются), целомические мешки, нефридии и гонады — метамерны, т.е. повторяются в каждом сегменте. Однако



некоторые органы и ткани проходят через все сегменты. Благодаря этому простой набор одинаковых элементов превращается в целостный, индивидуализированный организм. Основные интегрирующие структуры — это нервная и кровеносная системы, мускулатура и пищеварительная система.

### **Стенка тела**

Стенка тела кольчатого червя состоит из волокнистой коллагеновой кутикулы, железистого однослойного эпидермиса, соединительнотканного дермиса (его толщина может варьировать) и мускулатуры, развивающейся из выстилки целома. Волокна кутикулы обычно расположены перекрестно-спирально. Они укрепляют стенку тела, препятствуют образованию аневризм и часто придают телу червя переливчатый блеск. Некоторые полихеты (многощетинковые кольчатые черви, населяющие в основном моря), обитающие в трубках, лишены кутикулы, однако сами секретированные ими трубки напоминают кутикулу по структуре и составу. В состав эпидермиса обычно входит много железистых клеток, выделяющих слизь. Она укрепляет стенки норки червя и защищает поверхность его тела. Косоисчерченные мышцы кольчатых червей представлены наружным кольцевым и внутренним продольным слоями. Продольные мышцы обычно образуют четыре четко выраженных мышечных тяжа. У одних аннелид выстилка целома представлена мезотелием, образованным исключительно эпителиально-мускульными клетками мускулатуры стенки тела, а у других мускулатура отделена от целомической полости перитонеумом.

### **Нервная система**

Центральная нервная система кольчатых червей представлена передним дорсальным мозгом, расположенным в простомииуме, и двумя продольными нервными стволами, проходящими вентрально. В простейшем случае мозг состоит из двух дорсальных надглоточных ганглиев. Пара окологлоточных коннектив соединяет мозг с двумя вентральными подглоточными ганглиями, приуроченными к перистомииуму. От последних отходят нервные стволы, тянущиеся вдоль всего тела. В каждом сегменте на нервных стволах располагается по одному ганглию, которые соединены между собой поперечной нервной комиссурой. Поскольку парные нервные стволы и их комиссуры в сегментах похожи на боковины и перекладины лестницы, подобный тип нервной системы называется брюшной нервной лестницей, или нервной системой лестничного типа. Каждая пара ганглиев по существу является «мозгом» сегмента, от которого симметрично в противоположные стороны отходит по одному сегментарному нерву. Последние, достигнув стенки тела, проникают в нее, отклоняются в дорсальном направлении и полностью или почти полностью опоясывают сегмент. Сегментарные нервы иннервируют мускулатуру стенки тела и сенсорные структуры данного сегмента.

Сенсорные структуры кольчатых червей в основном представлены одноклеточными фото-, хемо- и механорецепторами. Они располагаются на голове и придатках, а также разбросаны по всему телу. Помимо этого полихеты (многощетинковые черви) обладают разнообразными органами чувств: глазками, глазами,статоцистами, специализированными органами химического чувства — нухальными органами. Глаза имеются и у некоторых пиявок. В большинстве случаев органы чувств концентрируются на простомииуме, перистомииуме и первых нескольких сегментах, но у некоторых полихет (например, *Ophelia*, *Armandia* и других форм, обладающих глазками) они располагаются также и на туловищных сегментах и даже на пигидии.

### **Целом и кровеносная система**

В каждом сегменте кольчатых червей симметрично залегают два целомических мешка, изолированных от целомов соседних сегментов поперечными септами. Левый и правый целома в каждом сегменте отделены друг от друга продольными мезентериями, тянущимися вдоль мидсагиттальной плоскости тела; один из них расположен дорсально над кишкой, а второй вентрально, под ней. Положение септ соответствует положению перетяжек на поверхности тела. Каждая септа состоит из двух слоев мезотелия (один из них принадлежит предшествующему, а второй последующему сегментам) и залегающего между

ними тонкого слоя соединительной ткани. Мезентерий организован так же, как и септы, но возникает в результате контакта стенок левого и правого целомов одного сегмента.

Кольчатые черви, локомоция которых основана на использовании подвижных придатков или перистальтических сокращений всего тела, обычно имеют хорошо развитые септы, представляющие собой более или менее полные «переборки» между сегментами. Поскольку септы изолируют гидроскелет каждого отдельного сегмента, воздействие силы, возникающей при сокращении сегментарных мышц, ограничено только именно этим самым сегментом. Функционально это напоминает работу опорно-двигательной системы человека: сокращение конкретных мышц проявляется в движениях определенных частей тела (например, пальцев, предплечья или голени), благодаря тому, что они передают возникающее усилие вполне определенным костям (своего рода «сегментам» человеческого скелета). С другой стороны, септы могут быть неполными или вообще подвергаются редукции. Подобное имеет место у кольчатых червей, ведущих сидячий образ жизни, а также у форм, которые используют иные механизмы локомоции, нежели упомянутые выше: например, ресничное движение (мелкие кольчатые черви), резкое изгибание тела или подтягивание за счет глотки, способной попеременно сильно выворачиваться и втягиваться (некоторые роющие кольчецы).

Целомическая жидкость, циркуляция которой обеспечивается работой ресничек и сокращением мышц стенки тела, содержит целомоциты. Эти клетки участвуют в реализации защитных реакций, а иногда и в газообмене (гемоглобинсодержащие целомоциты). Как говорилось выше, целом функционирует как гидроскелет. Усилия, развиваемые сокращающимися мышцами для изменения формы тела, должны передаваться гидроскелету. Сокращение продольных мышц заставляет тело расширяться, а сокращение кольцевых мышц приводит к его удлинению. В результате кольчатые черви могут проникать в почву и донные отложения, прорывая там ходы.

В целомических полостях каждого сегмента осуществляется локальная циркуляция, однако транспорт в масштабах всего тела осуществляется хорошо развитой кровеносной системой, состоящей из кровеносных сосудов и сердец. У кольчатых червей с рудиментарными септами или совсем лишенных септ кровеносные сосуды сильно редуцированы или полностью исчезают. В подобных случаях транспорт по всему телу обеспечивает целомическая жидкость. Кровеносные сосуды и синусы представляют собой заполненные жидкостью каналы в компартменте соединительной ткани. В отличие от сосудов позвоночных они не выстланы эндотелием. Главные сосуды — спинной кровеносный сосуд в спинном мезентерии и брюшной кровеносный сосуд в брюшном мезентерии. По спинному сосуду кровь течет вперед, а по брюшному — назад. В каждом сегменте кровь возвращается из брюшного сосуда в спинной по капиллярной сети (плексусу), залегающему в стенке тела. Из спинного сосуда в брюшной кровь попадает по капиллярному плексусу, сосудам или синусам, охватывающим кишку. Главные кровеносные сосуды, особенно спинной, сократимы и прогоняют кровь за счет перистальтики. У некоторых кольчатых червей расширенный передний отдел спинного сосуда преобразован в мускулистое сердце, а у многих дождевых червей сердцами становятся несколько специализированных дорсовентральных сосудов, огибающих передний отдел кишечника. Гемоглобин, обычный дыхательный пигмент кольчатых червей, может находиться в целомической жидкости, крови, мышцах и в нервах. В целоме гемоглобин сконцентрирован в целомоцитах, а в кровеносной системе растворен в плазме крови. Газообмен осуществляется через стенку тела, придатки и жабры.

#### **Выделительная система**

Экскреторные органы кольчатых червей представлены сегментарными нефридиями: метанефридиями или протонефридиями. Их свободные концы (воронки или терминальные клетки соответственно) часто располагаются на передней поверхности каждой септы. Они выступают в полость целома и омываются целомической жидкостью. Пронизывая септу, нефридиальный проток проходит в полость следующего сегмента и затем

открывается во внешнюю среду. Как правило, метанефридии встречаются у аннелид, обладающих кровеносной системой, часть сосудов которой имеет покрытые подоцитами зоны фильтрации, протонефридий же свойственны кольчатым червям, лишенным кровеносной системы.

### **Пищеварительная система**

Пищеварительная система кольчатых червей представляет собой более или менее прямую трубку, открывающуюся ротовым отверстием на перистомииуме и заканчивающуюся расположенным на пигидий анусом. Кишка пронизывает септы и поддерживается мезентериями сверху и снизу. Пищеварительный канал состоит из эктодермальной передней кишки, энтодермальной средней кишки (желудок, кишечник) и эктодермальной задней, или прямой, кишки. Часто передняя кишка специализирована и подразделяется на два отдела: мускулистую глотку, способную выдвигаться или выворачиваться, и выстланный ресничным эпителием пищевод, связывающий глотку со средней кишкой.

### **Размножение и развитие**

У представителей *Annelida* встречаются разнообразные формы вегетативного (бесполого) размножения: фрагментация, почкование и разновидность поперечного деления (паратомия, столонизация), напоминающая стробиляцию сцифоидных медуз. Кольчатые черви исходно раздельнополы. Продуцируемые ими гаметы выводятся во внешнюю среду через метанефридии. Их гонады располагаются в сегментах тела и представляют собой прикрепленные к мезотелию группы зародышевых клеток. Последние, освобождаясь, поступают в целомические полости и накапливаются в них. У зрелых особей целомические мешки полностью заполнены гаметами. Оказавшись в морской воде, гаметы копулируют. Образовавшиеся зиготы претерпевают спиральное дробление и дают начало личинкам — трохофорам. В процессе метаморфоза личиночная эписфера (верхнее полушарие трохофоры, ограниченное прототрохом) становится простомииумом, а область личинки, расположенная позади телотроха, становится пигидием. Сегменты, формирующие туловище, возникают в зоне роста, формирующейся перед телотрохом.

### **Разнообразие *Annelida***

Традиционно 12 000 известных видов кольчатых червей распределяют по трем основным таксонам: *Polychaeta*, *Oligochaeta* и *Hirudinomorpha* (или *Hirudinea*). В линнеевской системе эти таксоны считаются классами. *Polychaeta* (многощетинковые кольчецы) — наиболее разнообразная группа, содержащая приблизительно 8 000 видов, — встречается преимущественно в морях. *Oligochaeta* (малощетинковые кольчецы, 3 500 видов) и *Hirudinomorpha* (пиявки, 500 видов) успешно заселили пресные водоемы и наземные места обитания, хотя встречаются и в море.

### **Класс *Polychaeta* – Многощетинковые**

Полихеты, или многощетинковые черви, — многочисленные и часто весьма красивые морские кольчатые черви. Разнообразие — ключевое слово при описании функциональной морфологии и образа жизни полихет. Большинство из 8 000 видов многощетинковых червей ведет роющий образ жизни, но немало полихет ползает по дну или по поверхности прикрепленных организмов. Есть среди полихет и такие, которые сверлят раковины моллюсков или скалы. Многие могут плавать, а некоторые постоянно ведут пелагический образ жизни. Наконец, немало видов формирует трубки и живут в них. Разноцветные венчики щупалец обитателей трубок украшают донные пейзажи и морские аквариумы. Как правило, полихеты — черви среднего размера (меньше 10 см в длину и около 2 — 10 мм в диаметре), однако многие интерстициальные формы не превышают 1 мм, а представители некоторых родов (например, *Eunice*, *Nereis*, *Polyodontes*) — настоящие гиганты, около 1 м в длину и толщиной с большой палец. Самая крупная известная полихета, *Eunice aphroditois*, достигает 3 м в длину.

### **Строение и функции**

Полихеты — это кольчатые черви, имеющие конечности пароподий. Они представляют собой мясистые выросты по бокам туловища. В зависимости от вида полихеты

параподий могут быть большими и сложно устроенными или же иметь вид небольших бугорков. Каждый сегмент несет одну пару параподий. Параподия состоит из двух ветвей: спинной ветви — нотоподии и брюшной ветви — невроподии. Внутри каждой ветви находится скелетное образование из хитина — ацикула. Присоединенные к ацикулам параподиальные мышцы заставляют параподий двигаться. Усики, щупальцевидные сенсорные придатки, отходят от основания нотоподии на спинной стороне и от основания невроподии на брюшной стороне. Нотоподии и невроподии имеют различную форму у представителей разных таксонов. Иногда они подразделены на несколько ветвей или сильно редуцированы. Хорошо развитая параподия — это мясистый, более или менее уплощенный вырост стенки тела.

В ветвях параподий залегают похожие на карманы щетинконосные мешки, каждый из которых секретирует пучок щетинок. У примитивных форм каждая параподия несет два пучка щетинок. Новые щетинки образуются в щетинконосном мешке по мере того, как червь утрачивает или сбрасывает старые. Форма щетинок весьма разнообразна. У некоторых полихет пучки включают щетинки нескольких типов. Как правило, щетинки используются для зацепления за субстрат при движении в грунте или по его поверхности, поэтому их свободные концы приобретают вид иголок, крючьев, зазубренных лезвий и т.д. Шпательевидные щетинки (палены) используются для рытья, щетинки, своей формой напоминающие весла, — для плавания, а щетинки с микроскопическими крючками (унцини), напоминающие застежку-липучку, служат для прикрепления к внутренней поверхности стенок трубок и норок.

Сегменты, образующие тело полихет, как правило, почти одинаковы, однако у некоторых форм, обитающих в трубках или ведущих роющий образ жизни, прослеживается тенденция к выделению отделов тела (торакса и абдомена). Это проявляется в дифференциации параподий и судьбе жабр, которые могут присутствовать или, наоборот, отсутствовать. В зависимости от видовой принадлежности число сегментов в составе тела варьирует от 10 (иногда меньше) до 200 и более.

Голова полихет может состоять только из одного простомииума, из простомииума и перистомииума или из простомииума, перистомииума и одного или нескольких дополнительных сегментов. Полихеты — единственная группа кольчатых червей, у представителей которой встречаются несколько типов головных сенсорных придатков. Придатки простомииума — это антенны, занимающие переднее или переднедорсальное положение, и пальпы, занимающие передневентральное положение. У многих полихет перистомииум несет сенсорные перистомииальные усики или два длинных придатка — перистомииальные пальпы (например, у *Spionida*), сместившиеся на перистомииум с простомииума и участвующие в процессе собирания пищи. Обычно пигидий несет одну пару пигидиальных усиков, однако у некоторых полихет их количество увеличивается.

### **Стенка тела и трубки**

Стенка тела полихет подобна стенке тела других кольчатых червей. Однако — и это уникальный случай среди аннелид — многие полихеты формируют трубку и живут в ней. Трубка может быть открыта с одного или с обоих концов, частично зарыта в грунт или прикреплена к субстрату. Червь может занимать трубку постоянно, достраивая ее по мере роста (*Chaetopterus* и представители *Sabellidae*), или же покидать трубку, переползая на новое место и там строить новую. Полихета *Owenia fusiformis* имеет гибкую трубку и может перемещаться в грунте вместе с ней. Эти полихеты настолько обычны, что иногда штормовые выбросы на берегу почти целиком образованы их трубками.

Трубка состоит из волокнистого белкового материала, похожего по текстуре на целлофан, пергамент или шелк. В состав стенки трубки могут входить инородные частицы: частички ила, песчинки, фрагменты раковин, растительные остатки и водоросли. Они укрепляют трубку, обеспечивают камуфляж и служат источником пищи. В редких случаях, когда полихеты живут прямо на поверхности субстрата, их трубки кальцинируются и напоминают раковину. Трубки несут не только защитную функцию. У некоторых полихет

(например, *Diopatra*) трубка является своего рода логовом, из которого ее хищный обитатель бросается на проплывающую мимо добычу. Живущий в толще грунта червь может получать через выставленный наружу конец трубки чистую, богатую кислородом воду, подобно тому, как пловец с трубкой дышит через нее воздухом. Трубка позволяет червям прикрепляться к скалам, раковинам или кораллам, подверженным действию прибоя. Иногда в трубке развиваются яйца и молодь полихет. Прокачивая воду через трубку, полихета *Chaetopterus* обеспечивает нормальные условия для дыхания и постоянно фильтрует пищу.

### **Мускулатура и локомоция**

Локомоторные образования полихет весьма разнообразны. Особенности их строения обусловлены образом жизни и морфологией каждого конкретного вида. У полихет, обладающих длинным телом и ведущих роющий образ жизни, параподий и головные придатки редуцированы, а тело состоит из многочисленных одинаковых сегментов. Обычно они передвигаются в грунте за счет перистальтики. Их кольцевая мускулатура хорошо развита, а септы, как правило, полные, так что целомическая жидкость не перетекает из сегмента в сегмент. Активно роющие полихеты, зачастую напоминающие дождевых червей (последние тоже передвигаются в почве за счет перистальтики), широко представлены в группе *Scolecida*. Многие полихеты (например, *Nereidae*, *Phyllodoctidae*, *Polynoidae*, а также пелагические *Alciopidae* и *Tomopteridae*) ползают или плавают, используя хорошо развитые параподий и щетинки. У таких форм простому несет глаза и другие органы чувств, параподий хорошо развиты, а сегменты, как правило, одинаковы. Движение осуществляется в результате совокупного действия параподий, мускулатуры стенки тела и гидроскелета. Продольные мышцы развиты лучше, чем кольцевые; мощного развития достигают специализированные мышцы параподий, а септы часто неполные.

При медленном ползании параподий и щетинки работают как ноги, поочередно отталкиваясь от субстрата во время рабочего удара и приподнимаясь над субстратом при совершении возвратного движения. Для быстрого ползания (на это способны, например, представители *Nereidae* или *Hesionidae*) используются не только параподий, но и ундуляция тела в латеральном направлении. Последняя вызывается волнами сокращений продольных мышц, которые пробегают вдоль всего тела от его заднего конца к переднему. Одновременно навстречу ундуляционной волне смещается волна, образуемая работающими параподиями. Параподия осуществляет рабочее движение в тот момент, когда оказывается на вершине ундуляционной волны. Эта прочно прикрепившаяся к поверхности субстрата параподия при сокращении продольных мышц противоположной, вогнутой стороны тела получает дополнительный двигательный импульс. По мере того как продольные мышцы продолжают сокращаться и все сильнее сжимают вогнутую сторону тела, противоположная сторона удлиняется и выгибается. При этом прикрепленные к субстрату параподий еще больше отклоняются назад, вследствие чего соответствующий участок тела животного смещается вперед.

### **Нервная система и органы чувств**

Мозг и нервные стволы полихет образуют нервную систему лестничного типа, в целом характерную для кольчатых червей. В тех случаях, когда голова несет органы чувств, мозг достигает относительно крупных размеров и состоит из нескольких долей. Обычно у основания параподий залегают дополнительные педальные ганглии, связанные с нервными стволами. Они встречаются только у полихет и являются важными центрами, которые управляют сложными движениями параподий. Брюшной нервный ствол может быть двойным, «лестничным», что встречается, например, у представителей *Sabellidae*. У большинства полихет, однако, два ствола в той или иной степени соединяются по средней линии. У живущей в трубке *Owenia* в эпидермисе залегает непарный нервный ствол, лишенный ганглиев.

Основные органы чувств полихет — это нухальные органы, глазки истатоцисты, но часто имеются также антенны, пальпы и усики. Из этого набора наиболее обычны нухальные органы, присущие только полихетам. Нухальные органы представляют собой

пару ресничных сенсорных ямок или щелей, расположенных сзади и сбоку на простомииуме. Они выполняют хеморецепторную функцию, часто способны выворачиваться и играют важную роль в обнаружении пищи. Наиболее сильно эти органы развиты у хищных полихет. Например, у некоторых *Amphinomidae* они разрастаются, образуя на поверхности головы изогнутую «корону», или карункул. Глазки лучше всего развиты у бродячих полихет (*Aciculata*). Две, три или четыре пары глазков расположены на простомииуме. У сидячих полихет глазки также могут располагаться на простомииуме, но встречаются и на других частях тела. У сидячих роющих форм и обитателей трубок преобладают статоцисты. Пескожил *Arenicola* на голове имеет два высланных ресничным эпителием статоциста, погруженных в стенку тела. Каждый статоцист открывается наружу латеральным каналом. Статоцисты *Arenicola* содержат спиккулы, фрагменты диатомовых водорослей и кварцевые зерна, покрытые хитиновым материалом. Пескожил всегда роет грунт головой вниз. Если аквариум с червем перевернуть набок, пескожил тоже разворачивается на 90°. После удаления статоцистов червь утрачивает эту способность.

### **Пищеварительная система**

Кишка полихет обычно представляет собой прямую трубку, открывающуюся ртом на переднем конце тела и заканчивающуюся анусом на пигидий. Строение пищеварительной системы полихет хорошо укладывается в генерализованную схему, в целом характерную для кольчатых червей. Обычно пищеварительный тракт подразделяется на несколько отделов: глотку (или буккальную полость, если глотка отсутствует), короткий пищевод, желудок (у сидячих полихет), кишечник и прямую кишку. У одних видов глотка содержит бульбовидный мышечный орган, который может высовываться наружу наподобие языка, у других же она сама способна выворачиваться наизнанку. Бульбовидный орган обычно залегает в стенке передней кишки вентрально (в отличие от *Oligochaeta*, у которых он занимает дорсальное положение). В глотке полихет могут находиться различающиеся по строению и функциям зубы, которые иногда преобразуются в мощные челюсти. У полихеты *Nereis* в пищевод открываются два крупных слепых отростка. Эти железистые образования вместе с передним участком кишечника выделяют пищеварительные ферменты.

### **Питание**

Особенности питания разных полихет тесно связаны с образом их жизни. Многие роющие формы и сидячие обитатели норок и трубок — грунтояды, использующие содержащуюся в грунте органику. Одни из них заглатывают грунт непосредственно ртом или с помощью снабженной бульбусом глотки, которая способна выпячиваться наружу и характеризуется слабым развитием мышц. Это так называемые заглатывающие детритофаги, к числу которых относятся, например, пескожилы (*Arenicolidae*), мальданиды (*Maldanidae*) и напоминающие дождевых червей полихеты из групп *Orbiniidae* и *Capitellidae*. В противовес этому собирающие детритофаги, например представители *Terebellidae* и *Spionidae*, сначала собирают органические частицы специализированными придатками, которые затем отправляют пищу в рот. Представители *Terebellidae* собирают пищу с помощью способных растягиваться и сокращаться простомииальных щупалец, а спииониды (*Spionidae*) делают это длинными перистомииальными пальцами.

Плотоядные и растительноядные формы и полихеты-падальщики обычно представлены подвижными (бродячими, или эррантными) формами, которые ползают по субстрату или ловят планктон (*Alciopidae*), но некоторые из них живут в трубках или активно роются в грунте. Для захвата добычи или падали эти полихеты имеют хорошо развитую, мускулистую, способную выворачиваться глотку. Вывернутая глотка может иметь форму мускулистой трубки и служит для захвата добычи (*Phyllodocidae*). Иногда она снабжена толстой, похожей на терку нижней губой (*Amphinomidae*) или несет челюсти с хватательными (*Nereidae*, *Eunicidae*, *Lumbrineridae*) или ядовитыми (*Glyceridae*) зубами. Роговые челюсти построены из задубленного белка. Как только пища обнаружена, глотка мгновенно выворачивается. Расположенные на ее конце челюсти при этом выносятся вперед и раскрываются. Челюсти захватывают пищу, после чего глотка столь же быстро

втягивается. Хотя в ряде случаев полихеты имеют специальные мышцы-протракторы, выворачивание глотки, как правило, происходит за счет увеличения давления целомической жидкости в результате сокращения мышц стенки тела. Когда эти мышцы расслабляются и давление падает, глотка втягивается мышцами-ретракторами.

### **Газообмен**

У всех кольчатых червей газообмен осуществляется через стенку тела. Полихеты, однако, часто имеют дополнительные органы дыхания — специализированные жабры, которые особенно часто встречаются у крупных роющих форм и обитателей трубок. Жабры полихет представляют собой тонкостенные, нежные выросты, расположенные на поверхности тела. Специальных образований, защищающих жабры, и жаберных камер у полихет не бывает. Возможно, это обусловлено тем, что они живут в трубках и норках. Соответственно их жабры не нуждаются в дополнительной защите. Специализированные жабры отсутствуют у мелких полихет, а также у длинных, нитевидных форм.

Жабры обычно располагаются на параподиях, но часто они сами являются видоизмененными участками параподий. Например, жаберная лопасть нереид (*Nereidae*) представляет собой уплощенную нотоподию. Чаще всего в жабру целиком превращается спинной усик параподий или же она возникает на его основании. Представители *Cirratulidae* имеют длинные, нитевидные способные сокращаться жабры, каждая из которых прикреплена к основанию нотоподии.

Жабры сидячих полихет обычно находятся на переднем конце тела и не связаны с параподиями. Ветвящиеся красные жабры некоторых теребеллид (например, *Amphitrite*) несут реснички. Они сократимы и благодаря этому могут ритмично пульсировать. Напоминающие перья жаберные лучи (радиолы) сабеллид используются и для дыхания, и для сбора пищевых частиц путем фильтрации.

Ток свежей воды, омывающей жабры, создается работой расположенных на их поверхности ресничек или сокращением специализированных жаберных мышц, но очень часто оказываются задействованными оба механизма. Многие роющие формы и обитатели трубок усиливают поступление кислорода к жабрам, создавая ток воды через норки или трубки за счет перистальтических сокращений тела. Эта форма активности червей проявляется не постоянно, а подчинена определенному ритму — периоды вентиляции чередуются с периодами отдыха. Активная работа мышц, обеспечивающая перистальтику, почти в 15 раз повышает потребность организма в кислороде, но при этом поступление кислорода увеличивается примерно в 20 раз.

### **Внутренний транспорт**

У большинства полихет циркуляция жидкости осуществляется как в кровеносной системе, так и в целоме; Исключение составляют многие полихеты с редуцированными септами (например, представители *Glyceridae*), у которых сплошной целом функционально заменяет кровеносную систему, обеспечивая транспорт веществ по всему телу. Как правило, очень мелкие виды также лишены кровеносной системы, а иногда и целомов.

Строение кровеносной системы полихет в целом соответствует описанной ранее обобщенной схеме, характерной для всех кольчатых червей. К этой схеме добавляются лишь сосуды, по которым кровь циркулирует в параподиях и жабрах. В каждом сегменте от брюшного сосуда отходят одна пара параподиальных сосудов и несколько пар кишечных сосудов. Схема кровотока варьирует у представителей разных таксонов, но обычно параподиальные сосуды транспортируют кровь к параподиям, стенке тела и к нефридиям, а затем возвращают ее в спинной сосуд. Кишечные сосуды доставляют кровь от кишки в брюшной сосуд. Капиллярные сети в параподиях и в стенке кишки обеспечивают обмен в этих органах.

Жабры обычно снабжены как приносящими, так и выносящими сосудами, что делает возможным ток крови в двух направлениях. Таковы жабры пескожилов и превратившиеся в жабры нотоподии нереид. С другой стороны, каждая напоминающая перышко радиола сабеллид содержит единственный сосуд, по которому кровь течет то в

одном направлении, то обратно. У других полихет (например, *Glyceridae*) в параподialiные жаберы поступает не кровь, а целомическая жидкость.

Циркуляция целомической жидкости осуществляется за счет мускульных сокращений стенки тела, а иногда также за счет биения ресничек выстилки целома. Целомическая жидкость бесцветна или окрашена в красный цвет из-за содержащегося в целомоцитах(эритроцитах) гемоглобина с низкой молекулярной массой. У некоторых полихет (*Capitellidae*) пигмент содержится только в целоме, однако у многих других (например, *Terebellidae* и *Opheliidae*), есть два разных гемоглобина, один в крови, а другой в целомической жидкости. Кроме того, у *Glycera*, большинства *Aphroditidae*, *Polynoidae*, *Polyodontidae*, *Sigalionidae* и у некоторых других полихет гемоглобин (нейроглобин) содержится внутри или вокруг нервных стволов, которые поэтому окрашены в ярко-красный цвет. В мышцах многих *Aphroditidae*, *Polynoidae*, *Polyodontidae*, *Sigalionidae* присутствует миоглобин.

### Выделение

Органы выделения полихет представлены фильтрационными нефридиями, описание которых было приведено в разделе, посвященном характеристике *Annelida*. Хлорогенная ткань, целомоциты и стенка кишечника также могут участвовать в процессах экскреции, но играют при этом второстепенную роль. В зависимости от присущих им особенностей строения полихеты имеют или протонефридии, или метанефридиальные системы. Протонефридии встречаются у некоторых взрослых полихет, кровеносная система которых редуцирована или отсутствует. Большинство же полихет имеет и кровеносную, и метанефридиальную системы. Таким образом, при наличии кровеносных сосудов выделительная система полихет представлена метанефридиями; у форм, не имеющих кровеносной системы, экскреция осуществляется протонефридиями. Сам факт существования подобной корреляции свидетельствует о том, что ультрафильтрация, т.е. первый этап образования мочи, осуществляется между двумя функционально различающимися компартментами.

У полихет, обладающих метанефридиальными системами, в стенках сосудов имеются покрытые подоцитами фильтрационные участки и связанные с септами метанефридий. Расположенный непосредственно перед септой (пресептальный) конец метанефридия *Nereis*, например, несет покрытый ресничками воронкообразный нефростом. Длинный, проходящий сквозь септу в следующий сегмент, постсептальный каналец образует многочисленные петли, упакованные в виде плотной массы. Последняя заключена в тонкую мезотелиальную оболочку. Вероятно, удлинение каналца, сопровождающееся образованием петель, следует рассматривать как приспособление, обеспечивающее увеличение площади поверхности, через которую осуществляются секрция и реабсорбции в процессе образования вторичной мочи. Нефридиопор открывается у основания невроподии на брюшной стороне тела. По всей длине каналец выстлан ресничным эпителием.

Метанефридий большинства других полихет не сильно отличаются от только что описанного метанефридия *Nereis*. Правда, они могут быть приурочены лишь к экскреторным сегментам. Чрезвычайно показательный пример такой региональной специализации демонстрируют живущие в трубках сабеллиды (*Sabellidae*), которые имеют всего одну пару нефридиев в передней части тела. Протоки этих двух нефридиев объединяются на брюшной стороне тела по средней линии и открываются единственным нефридиопором на голове. Выставив голову с нефридиопором над отверстием трубки, червь выделяет мочу непосредственно во внешнюю среду, не загрязняя таким образом свою трубку.

### Размножение

Полихеты легко восстанавливают утраченные или поврежденные части тела. На месте щупалец, пальп, «хвостов» и даже голов, оторванных хищниками, скоро вырастают новые. Способность к регенерации — обычное свойство обитателей трубок и роющих форм. Как общее правило, регенерационный потенциал несколько выше у червей, тело которых состоит из одинаковых сегментов, нежели у форм, обладающих специализированными



грудным и брюшным отделами. Однако так бывает далеко не всегда. И *Chaetopterus*, и *Dodecaceria*, например, могут полностью восстанавливаться, даже если сохранился всего один сегмент. Экспериментальные исследования показывают, что важную роль индуктора процесса регенерации играет нервная система. Участвует в регенерации и нейроэндокринная система. Если перерезать нервный ствол полихеты, на месте среза у нее формируется новая голова. Если перерезать нервный ствол сразу позади подглоточного ганглия, а затем свободный конец ствола вывести вбок через отверстие в стенке тела, то голова формируется на этом участке.

Некоторые полихеты, в частности Cirratulidae (*Dodecaceria*), Syllidae, Sabellidae и Spionidae, способны к бесполому размножению. Чаще всего встречаются две его формы — почкование и поперечное деление (или фрагментация).

### **Половое размножение**

Большинство полихет, по-видимому, размножается исключительно половым способом. Полихеты, как правило, раздельнополы. В каждом сегменте находится пара гонад. Они залегают в соединительной ткани и связаны с септами, кровеносными сосудами и целомической выстилкой. Гонады часто присутствуют почти во всех сегментах, однако у некоторых полихет они приурочены к особым генитальным сегментам. У полихет, у которых хорошо выражены торакс и abdomen (Capitellidae), гонады обычно залегают только в абдомене. Гермафродитные полихеты немногочисленны. Среди них встречаются виды (некоторые Sabellidae), у которых передние брюшные сегменты производят яйца, а задние — сперму.

Половые клетки часто поступают в целом на стадии гониев (оо- или сперматогониев) или растущих гаметоцитов. Окончательный рост и дифференцировка гамет завершаются в целомической жидкости. У зрелого червя целом заполнен созревшими яйцами или спермой, которые часто видны сквозь прозрачную стенку тела. Например, abdomen зрелого самца *Pomatoceros* кажется белым, а abdomen самки — ярко-розовым или оранжевым, что связано с цветом спермы и яиц соответственно. Синие яйца *Proceratea fasciata* (Syllidae) просвечивают через беловатую с красными полосками стенку тела зрелого червя. Как правило, гаметы выводятся во внешнюю среду через метанефридии или через разрывы стенки тела. Последний способ обычен для полихет, которые в период размножения покидают грунт и переходят к плаванию в толще воды. Этот переход сопровождается их превращением в специализированные пелагические эпитокные формы, что характерно, например, для представителей Nereidae, Syllidae и Eunicidae. Выведение гамет через разрывы в стенках тела также весьма обычно у Nephtyidae и Glyceridae, взрослые особи которых имеют протонефридий. Поскольку свободные концы протонефридиев закрыты терминальными клетками, которые не позволяют яйцам или сперме выходить наружу, наиболее простой (хотя и губительный для червя) способ состоит в том, чтобы выпустить гаметы через разрыв стенки тела, подобно семенам, рассыпающимся из лопнувшего стручка.

### **Эпитокия**

Крайне своеобразный феномен эпитокии проявляется в период размножения многих полихет. Особенно хорошо это явление изучено у представителей Nereidae, Syllidae и Eunicidae. Эпитокия — это образование пелагической эпитокной особи, способной к половому размножению, из бентосной атокной особи, не способной производить половые продукты. Эпитокия выражается не только в достижении половой зрелости и производстве гамет, но и в перестройке ряда структур, непосредственно с репродукцией не связанных. Эти изменения направлены на усиление способности червей активно плавать и обнаруживать возможного партнера. Чаще всего у эпитокных форм увеличиваются глаза, модифицируются пароподий и щетинки, увеличиваются размеры сегментов и более мощного развития достигают мышцы.

Атокная особь может давать начало одной или нескольким эпитокным. В первом случае исходная атокная особь сама превращается в эпитокного червя, как это имеет место у представителей Nereidae. Во втором случае дифференцировке подвергается только задняя

половина тела, которая позднее отпочковывается и становится самостоятельной эпитокной особью (Eunicidae и Syllidae).

Содержащие гаметы сегменты эпитокной особи часто очень сильно видоизменяются, так что тело червя оказывается четко разделенным на два отдела<sup>26</sup>. Например, эпитокные формы *Nereis irrorata* и *N. succinea* имеют большие глаза и редуцированные простомиальные пальпы и щупальца. Передние 15 — 20 сегментов туловища изменены незначительно, зато следующие за ними сегменты, формирующие эпитокную область и набитые гаметами, увеличены; их параподий несут «веера» длинных, лопатовидных, плавательных щетинок. У *палоло* [*Palola (Eunice) viridis*] передний конец червя не изменен, в то время как эпитокная область представляет собой цепочку набитых яйцами сегментов.

### Роение

Эпитокия представляет собой адаптацию, позволяющую синхронизировать половое созревание и гарантировать близость партнеров во время вымета гамет. Обычно многочисленные эпитокные особи одновременно всплывают на поверхность моря и выбрасывают в воду яйца и сперму. Такое синхронное поведение называется роением. Экспериментальные данные говорят о том, что самки выделяют феромон, который привлекает самцов и стимулирует выброс спермы. Сперма в свою очередь стимулирует выброс яиц. Самец *Autolytus* (Syllidae) описывает вокруг самки круги, дотрагиваясь до нее своими антеннами и выпуская сперму. Свет часто играет важную роль в синхронизации хода полихет. Например, изменение освещенности на рассвете и на закате заставляет *Autolytus edwardsi* всплывать со дна к поверхности. На ход червей могут влиять также лунные циклы. Полихета *Odontosyllis enopla*, обитающая в Вест-Индии и на Бермудах, роится летом. Ход начинается через 3 дня после полнолуния и продолжается до 12 дней ежемесячно. Черви начинают появляться в воде через 56 мин после захода солнца. Самки плавают кругами у поверхности воды и испускают ровный люминесцентный свет, который привлекает находящихся в глубине самцов. Самцы быстро всплывают, периодически ярко вспыхивая. Это продолжается до тех пор, пока они не найдут самку. Затем самцы и самки выделяют гаметы, что сопровождается ярким свечением. После этого полихеты опускаются на дно и снова превращаются в атокных особей. Поразительный пример роения, связанного с лунными циклами, демонстрируют также *палоло* — полихеты из южных районов Тихого океана. Название *палоло* раньше относилось только к виду *Palola viridis* (Eunicidae) — тихоокеанскому *палоло* с островов Самоа, но теперь применяется и к другим близким видам. Тихоокеанский *палоло* обитает в расселинах скал и кораллов ниже нуля глубин. Эпитокные формы появляются в октябре—ноябре, когда Луна находится в начале последней четверти. Женские эпитокные особи в длину могут превышать 1 м. Местные жители считают эпитокных червей деликатесом (своего рода «красной икрой») и с нетерпением ждут наступления соответствующей фазы Луны. В ночи роения они собирают с океанской поверхности полные корзины набитых гаметами червей.

### Откладка яиц

Многие полихеты выбрасывают яйца прямо в морскую воду, где после оплодотворения они какое-то время находятся в планктоне. Некоторые виды, однако, откладывают яйца в свои трубки или норки или формируют студенистые кладки на поверхности трубок и других объектов. Например, *Axiiothella* прикрепляет овальную кладку, напоминающую крупную прозрачную виноградину, к свободному, верхнему концу своей трубки.

Многие полихеты вынашивают яйца. Яйца ряда представителей Spionidae и Serpulidae развиваются в жилых трубках некоторых спирорбисов (*Spirorbis*) — в полости оперкулума (крышечки), а *Autolytus* вынашивает их в особом секретированном мешочке, прикрепленном к брюшной поверхности тела. Иногда яйца созревают в целоме (например, у *Nereis limnicola*).

### Развитие и метаморфоз

Количество желтка в яйцах полихет варьирует у разных видов, но дробление всегда спиральное и голобластическое (полное). Обычно имеется эксцентрично расположенный бластоцель, однако у *Nereis*, *Capitella* и некоторых других полихет формируется стерробластула. Гастрюляция осуществляется путем инвагинации, эпиболии или сочетания обоих этих способов. После гастрюляции зародыш быстро развивается в грушевидную личинку трохофору. Собственно личиночные (провизорные) структуры лучше всего развиты у планктотрофных трохофор (*Owenia*, *Polygordius*, *Phyllodoctidae* и *Serpulidae*). В то же время трохофоры многих полихет лецитотрофны, т. е. содержат много желтка и не питаются (*Nereidae* и *Eunicidae*). Их короткая личиночная жизнь протекает поблизости от морского дна. В процессе метаморфоза трохофора превращается в ювенильную особь. Самым заметным проявлением этого превращения становится постепенное удлинение тела, по мере того как вперед от зоны роста (области, непосредственно предшествующей телотроху) последовательно закладываются и развиваются туловищные сегменты. Переднее полушарие трохофоры (претрохальная область) и апикальная пластинка дают начало простомииуму и мозгу, тогда как посттелотрохальный участок становится пигидием.

Иногда планктонный период жизни заканчивается вместе с началом метаморфоза, но чаще удлинённые, ещё не завершившие своего превращения личинки на некоторое время задерживаются в планктоне. У претерпевающих метаморфоз особей *Spionidae*, *Sabellariidae* и *Oweniidae* на переднем конце тела даже присутствуют сильно увеличенные, способные растопыриваться, защитные щетинки. У многих полихет стадия трохофоры протекает в яйце, а вылупление молодой особи происходит на более поздних этапах развития, причем у разных видов в разное время. В подобных случаях метаморфоз не выражен так ярко, так как личиночные структуры никогда не развиваются полностью. Даже когда планктонная трохофора отсутствует, молодой организм (стадия посттрохофоры) после вылупления может некоторое время вести планктонный образ жизни. Например, удлинённая личинка *Autolytus*, покидая выводковую сумку материнской особи, оказывается в планктоне. С другой стороны, для *Axiiothella mucosa* и *Scoloplos armiger* характерно прямое развитие. Вышедшие из студенистой капсулы ювенильные особи сразу же начинают вести образ жизни, свойственный взрослому животному.

#### **Класс Oligochaeta - Малощетинковые**

К таксону Oligochaeta, или малощетинковым червям (олигохетам), относятся дождевые черви, а также множество мелких пресноводных и морских форм. Всего известно около 3 500 видов малощетинковых червей. Пресноводные олигохеты, обладающие, как правило, небольшими размерами тела, поселяются в глинистых и илистых осадках, а также обитают среди водной растительности. Морские олигохеты (примерно 200 видов) — в основном крошечные животные, живущие между песчинками на морском дне, причем встречаются они на самых разных глубинах — от литорали до больших глубин. Самые крупные олигохеты — это дождевые черви. Обитающий в Австралии гигантский *Megascolides australis* достигает 3 м в длину.

#### **Строение и функции**

Строение тела типичного малощетинкового червя в целом соответствует ранее приведенной обобщенной схеме строения кольчатых червей вообще. Имеются хорошо развитые сегменты, каждый из которых несет четыре пучка щетинок, а также небольшие, лишенные придатков простомииум и пигидий. В редких случаях (например, у *Stylaria*) сам простомииум вытягивается, образуя щупальцевидный отросток. Простые (нечленистые) щетинки олигохет могут быть похожи на иголки, но иногда имеют раздвоенный, гребенчатый или иной сложный кончик. Щетинки на половых сегментах обычно устроены более сложно. Как общее правило, водные олигохеты имеют длинные щетинки, а наземные роющие черви — короткие сигмовидные щетинки, лишь немного выступающие над поверхностью покровов. По бокам сегмента расположены щетинконосные мешки, в которых и формируются щетинки. Два пучка щетинок расположены вентрально, а два — расположены вентро- или дорсолатерально. Число щетинок в пучке варьирует от одной до

25. У большинства дождевых червей (например, *Lumbricus*) и у представителей некоторых групп водных олигохет каждый сегмент несет только восемь щетинок — по две в каждом из четырех пучков. В любом случае у олигохет меньше щетинок, чем у большинства полихет, отсюда и название малощетинковые черви. Мышцы-протракторы и мышцыретракторы, прикрепленные к основанию каждой щетинки, втягивают и выдвигают ее.

#### **Стенка тела и целом**

Стенка тела олигохет, особенно наземных, очень похожа на стенку тела роющих полихет. Тонкая кутикула покрывает слой эпидермиса, в состав которого входят и железистые слизистые клетки. Под слоем кольцевых мышц залегают четыре ленты хорошо развитых продольных мышц. Септы относительно полные. У дождевых червей септы развиты особенно хорошо, а отверстия в септах иногда снабжены сфинктерами, так что червь может регулировать перемещение целомической жидкости из одного сегмента в другой. У большинства дождевых червей каждый целомический мешок, за исключением самых концевых, связан с наружной средой целомическими порами, расположенными дорсально вдоль средней линии в межсегментных бороздках. Пory снабжены сфинктерами. Через них целомическая жидкость изливается наружу, что необходимо для увлажнения покровов. Возможно, что при этом происходит и отпугивание хищников. Некоторые дождевые черви при раздражении выпускают из целомических пор мощную струю жидкости. Гигантский австралийский червь выбрасывает жидкость на высоту до 10 см, а *Didymogaster sylvaticus* — на высоту до 30 см.

#### **Локомоция**

Олигохеты ползают и роют почву за счет перистальтических сокращений тела, как это было описано в разделе «Эволюция и значение сегментации». Щетинки выдвигаются наружу при укорачивании тела (результат сокращения продольных мышц) и втягиваются в покровы при его удлинении. Каждый сегмент продвигается вперед шажками по 2-3 см со скоростью 7-10 шажков в минуту. При изменении направления движения перистальтических волн на противоположное червь начинает ползти в обратную сторону. Пресноводные олигохеты перемещаются между частицами детрита и водорослями таким же образом, как и роющие формы, однако микроскопические эолосомы (*Aeolosomatidae*) плавают, используя для этого покрытый ресничками простомииум.

#### **Нервная система**

У большинства олигохет два слившихся по средней линии нервных ствола залегают в мышечных слоях стенки тела. Как и у всех *Clitellata*, мозг у олигохет смещен назад. У представителей *Lumbricidae* он находится в третьем сегменте, над передним концом глотки. В вентральном нервном тяже дождевых червей находится пять гигантских аксонов: три аксона большого диаметра в дорсальной части тяжа и два аксона меньшего диаметра в вентральной. Медианный дорсальный аксон стимулируется сигналами, поступающими от рецепторов, расположенных на голове, а два дорсолатеральных волокна — сигналами, исходящими от заднего конца тела. В ганглии каждого сегмента эти гигантские аксоны образуют синапсы с гигантскими аксонами сегментарных нервов, иннервирующих продольные мышцы. Соответствующий стимул, воспринятый рецепторами любого конца тела, вызывает реакцию избегания: червь начинает извиваться и уползает обратно в норку. Эта реакция выражена особенно сильно, если воздействию подвергся передний (головной) конец тела червя. Обычно дождевые черви выползают из норок головой вперед, так что именно она наиболее доступна для птиц и других хищников. Любой рыбак, собиравший выползков, знает, с какой удивительной ловкостью черви уползают в норки, стоит попытаться схватить их или направить на них луч фонарика.

Подглоточный ганглий представляет собой главный двигательный центр, который к тому же контролирует все основные жизненно важные рефлексy. Он доминирует над остальными ганглиями брюшной нервной цепочки. При разрушении подглоточного ганглия черви утрачивают подвижность. После удаления мозга (т. е. надглоточного, или церебрального, ганглия) черви сохраняют способность двигаться, однако при этом их

двигательные реакции перестают соответствовать конкретным условиям внешней среды. Таким образом, отношения подглоточного ганглия с надглоточным напоминают отношения между продолговатым мозгом и нервными центрами более высокого порядка у позвоночных.

### **Органы чувств**

Олигохеты, как правило, лишены глаз. Исключение составляют некоторые водные формы, которые имеют простые глазки (пигментные бокалы). Однако в покровах присутствует множество разбросанных одноклеточных фоторецепторов, залегающих непосредственно в эпидермисе. Их особенно много на спинной стороне переднего конца тела. Другие рецепторы распределены по покровам более или менее равномерно. Скопления сенсорных клеток формируют туберкулы, чувствительные отростки которых выступают над кутикулой. Видимо, туберкулы представляют собой хеморецепторы. На поверхности каждого сегмента они образуют три кольца, но особенно много их на передних сегментах и простомииуме, который может нести до 700 туберкул на 1 мм<sup>2</sup> (*Lumbricus*). \*

### **Питание и пищеварительная система**

Большинство водных и наземных олигохет — «мусорщики», питающиеся мертвой органикой, в первую очередь растительного происхождения. Дождевые черви питаются разлагающейся органикой поверхностного слоя почвы и могут затаскивать опавшие листья в норки. Будучи детритофагами, они поглощают органический материал вместе с заглатываемым грунтом. Мелкодисперсный детрит, водоросли и микроорганизмы — важные источники пищи для некрупных пресноводных форм. Часто встречающиеся маленькие олигохеты *Aeolosoma* собирают детрит с помощью простомииума. В процессе питания червь прижимает вентральную, покрытую ресничками поверхность простомииума к субстрату, после чего центральная часть этого ресничного поля благодаря сокращению мышц приподнимается. В образовавшейся перевернутой «чашечке» создается разрежение, отрывающее от субстрата мелкие частицы детрита. Активно работающие реснички простомииума загоняют их в рот. Представители рода *Chaetogaster* — маленькие плотоядные олигохеты — захватывают пищу (амёб, инфузорий, коловраток и личинок трематод), используя для этого сосательную глотку. Кроме того, они часто паразитируют в пресноводных моллюсках.

Пищеварительный тракт олигохет прямой и устроен довольно просто. Находящийся под простомииумом рот ведет в небольшую буккальную полость, которая открывается в более обширную глотку. Главный орган, с помощью которого поглощается пища, представляет собой мускулистый вырост, или валик, выступающий на внутренней поверхности дорсальной стенки глотки и называемый глоточной луковицей. Виды, обитающие в воде, собирают пищевые частицы, используя для этого клейкую поверхность луковицы, высовывающейся через рот наружу. Глотка дождевых червей работает как насос. Глоточные железы продуцируют слюну, содержащую ферменты и слизь.

Глотка открывается в узкий трубчатый пищевод, который может подразделяться на несколько специализированных отделов. Чаще всего это мускульный желудок, в дополнение к которому у дождевых червей еще формируется зуб. Мускульный желудок, предназначенный для измельчения пищевых частиц, действительно обладает мощными мышцами и выстлан хитиновой кутикулой. У некоторых форм имеется от 2 до 10 последовательно расположенных мускульных желудков, каждый в отдельном сегменте. Тонкостенный зуб, характерный для представителей *Lumbricidae*, служит для хранения пищи. Стенка пищевода часто несет известковые железы. Если они хорошо развиты, то выдаются над поверхностью пищевода в виде латерально или дорсально расположенных вздутий. Известковые железы выделяют в пищевод карбонат кальция в виде кристаллов кальцита. Последние транспортируются по кишке. При этом они не подвергаются реабсорбции, а выводятся наружу с фекалиями. Известковые железы не участвуют в пищеварении, и их назначение не вполне понятно. В литературе по этому поводу высказываются два предположения. Одно из них базируется на том, что благодаря жизнедеятельности бактерий содержание углекислого газа в почве может в сотни раз

превышать его содержание в атмосфере. Когда дождевые черви оказываются в подобных условиях, удаление путем диффузии углекислого газа, образующегося при их дыхании, может затрудняться отсутствием достаточного градиента концентрации. В этом случае углекислота, содержащаяся в крови и других тканях в виде ионов  $\text{HCO}_3^-$ , может в известковой железе соединяться с ионами кальция с образованием карбоната кальция (кальцита). Таким образом,  $\text{CO}_2$  выводится из организма не обычным способом через покровы, а через кишку. Согласно второму предположению, главная функция известковых желез заключается в удалении из организма излишнего кальция, поглощаемого вместе с пищей. Весь остальной отрезок пищеварительного тракта представлен ресничным кишечником. Он проходит в виде прямой трубки по всему телу, кроме передней четверти. В передней части кишки происходит секреция ферментов и осуществляется переваривание пищи, а в ее задней части имеет место абсорбция. Помимо обычных пищеварительных ферментов в кишечном эпителии дождевых червей присутствуют необходимая для расщепления клеточных стенок растений целлюлаза и хитиназа, с помощью которой перевариваются клеточные стенки грибов. Эти два фермента продуцируются симбиотическими бактериями. Абсорбированная пища поступает в кровеносные синусы, залегающие между кишечным эпителием и мышцами кишечника. У многих червей площадь поверхности кишечника многократно увеличивается за счет тифлозоля — особой тянувшейся вдоль средней линии дорсальной складки стенки кишки.

### Кровеносная система

Кровеносная система олигохет устроена принципиально так же, как и у всех остальных кольчатых червей. У дождевых червей обнаруживается несколько специфических особенностей, к числу которых можно отнести присутствие капилляров в толще покровов и наличие сердец, которые у многих олигохет функционально дополняют работу сократимого спинного кровеносного сосуда. Сердца представляют собой расширенные мускулистые области окологлазничных сосудов, связывающие брюшной и спинной продольные сосуды. Число сердец варьирует. *Lumbricus* имеет пять пар сердец, кольцами охватывающих пищевод (в VII — XI сегментах). *Tubifex* имеет лишь одну пару окологлазничных сердец. Сердца снабжены клапанами, представляющими собой складки их стенок. Сходные клапаны присутствуют также и в спинном кровеносном сосуде в местах соединения последнего с сосудами сегментов.

### Газообмен

Почти у всех олигохет, включая и водных, и наземных, газообмен осуществляется путем диффузии газов через стенку тела. У крупных форм, например у дождевого червя *Lumbricus terrestris*, в эпидермис заходят петли капилляров. Выделения слизистых желез и выводимая через целомические дорсальные поры жидкость увлажняют поверхность эпидермиса земляных червей, облегчая газообмен. Специализированные жабры есть только у немногих олигохет. У обитающих в воде *Dero* и *Aulophorus* несколько пальцевидных жабр расположены кольцом на заднем конце тела. Относящаяся к тубифицидам олигохета *Branchiura* несет дорсальные и вентральные нитевидные жабры на сегментах задней четверти тела.

У крупных олигохет гемоглобин обычно растворен в плазме крови. Гемоглобин *Lumbricus* транспортирует 15 — 20% кислорода, используемого червем при обычных условиях существования, когда парциальное давление кислорода в норке примерно такое же, как и на открытом воздухе. Снижение содержания кислорода компенсируется увеличением сродства гемоглобина к кислороду. После обильных дождей уровень содержания кислорода во влажной почве резко падает. Это обстоятельство, возможно, и заставляет дождевых червей выползать на поверхность, где для них становится доступным атмосферный кислород. Многие водные олигохеты переносят относительно низкое содержание кислорода в воде, а в течение короткого периода могут обходиться совсем без кислорода. Ярким примером могут служить *трубочники* (Tubificidae), обитающие в донных осадках, в том числе и в непроточных водоемах. Некоторые трубочники, например *Tubifex tubifex*, погибают

после длительного нахождения в среде с нормальным содержанием кислорода. В застойной воде *Tubifex* осуществляет вентиляцию, совершая ундулирующие движения выставленным из грунта задним концом тела.

### Выделение и диапауза

Органы выделения взрослых олигохет представлены метанефридиальной системой. Как правило, в каждом сегменте присутствуют два метанефридиальных канальца. Исключение составляют лишь самые передние и самые задние сегменты тела. Каналец, берущий начало от нефростома, в следующем сегменте образует многочисленные петли, а у некоторых форм (например, у *Lumbricus*) даже несколько обособленных групп петель. У некоторых видов непосредственно перед нефридиопором каналец расширяется и образует мочевой пузырек. Нефридиопоры обычно располагаются на вентролатеральной поверхности каждого сегмента.

В отличие от большинства олигохет, имеющих в каждом сегменте единственную пару типичных метанефридиев (голонефридиев), многие представители двух наземных семейств *Megascolecidae* и *Glossoscolecidae* имеют еще дополнительные нефридии, причем у одних видов они весьма многочисленны, а у других обильно ветвятся. И типичные, и видоизмененные нефридии могут открываться наружу нефридиопорами, однако бывает, что они открываются и в различные отделы кишки. В последнем случае их называют энтеронефридиями. Одна особь может обладать энтеронефридиями разных типов, каждый из которых приурочен к определенному участку тела.

Хотя дождевые черви выделяют некоторое количество мочевины, они в отличие от других наземных животных не полностью перешли на уреотелическую экскрецию. Важным экскреторным продуктом в моче земляных червей остается аммиак. Содержание мочевины зависит от состояния червя и условий окружающей среды. Поддержание водно-солевого баланса, что особенно важно для форм, заселяющих пресные воды и наземные местообитания, отчасти контролируется нефридиями. Моча наземных и пресноводных олигохет гипоосмотична, а это означает, что по мере прохождения жидкости по нефридиальному канальцу должна осуществляться значительная реабсорбция солей. Кроме того, некоторые соли активно абсорбируются покровами.

У наземных форм поглощение воды и ее потеря главным образом осуществляются через покровы. Когда в окружающей среде достаточно воды, нефридии обильно выделяют гипоосмотическую мочу. Не вполне понятно, насколько важна для сохранения влаги в организме реабсорбция воды голонефридиями, но энтеронефридии, по всей видимости, действительно являются приспособлениями для удержания влаги. Когда моча поступает в пищеварительный тракт, существенная часть еще остающейся в ней воды может быть реабсорбирована в кишечнике. Черви с энтеронефридиями могут жить в гораздо более сухой почве, нежели их родственники без энтеронефридиев, и в засушливые периоды им не приходится зарываться слишком глубоко.

При наступлении неблагоприятных условий некоторые водные олигохеты могут инцистироваться. При этом они выделяют прочную слизистую оболочку, которая становится стенкой цисты. Некоторые формы образуют летние цисты, защищающие организм от высыхания, а другие — зимние цисты, предохраняющие от воздействия низкой температуры. В засушливые сезоны, а также зимой дождевые черви мигрируют в более глубокие слои почвы. Представители некоторых индийских видов погружаются на глубину до 3 м. После этого черви могут впадать в диапаузу, теряя до 70 % влаги. Как только вода вновь становится доступной, баланс восстанавливается и червь переходит к активной жизни.

### Вегетативное размножение

Вегетативное (бесполое) размножение широко распространено среди водных олигохет, особенно *Aelosomatidae*, *Naididae* и *Lumbriculidae*. Более того, у многих вегетативно размножающихся наидид половые особи встречаются очень редко или вообще ни разу не были обнаружены. Судьба клона *Aulophorus furcatus* была прослежена на протяжении 150 поколений в течение трех лет: за это время не было обнаружено ни одной

половой особи, а интенсивность деления вегетативных особей нисколько не снизилась. Другие олигохеты летом размножаются бесполым путем, а осенью переходят к половому размножению. При бесполом размножении родительская особь всегда делится в поперечном направлении на две (или более) дочерние особи. Для *Lumbriculus* характерна фрагментация, т.е. деление предшествует дифференциации, а *Nais* и *Aelosoma* размножаются путем паратомии. В этом случае дифференциация предшествует разделению дочерних особей, что приводит к образованию цепочки в той или иной степени сформированных зооидов.

### Половое размножение

Олигохеты — гермафродиты. Хорошо развитые гонады локализованы в небольшом числе половых сегментов в передней половине червя. Женский половой сегмент (или сегменты) всегда располагается следом за мужскими. У большинства водных форм имеется один мужской сегмент, за которым следует один женский сегмент, тогда как виды, относящиеся к наземным таксонам, часто имеют два мужских сегмента. Положение половых сегментов варьирует у представителей разных таксонов.

Парные яичники и семенники располагаются на передней септе полового сегмента. Они прикреплены к ее задней поверхности и выдаются в целомическую полость. Созревающие гаметы освобождаются из гонад на ранних стадиях гаметогенеза и попадают в специализированные целомические мешки, которые соответственно носят названия семенных мешков (когда речь идет о сперме) или яйцевых мешков (когда речь идет о развивающихся яйцеклетках). Как семенные, так и яйцевые мешки представляют собой «карманы», образованные септой полового сегмента. Их количество, размер и точное положение варьируют у представителей разных таксонов. В этих мешках и завершается формирование гамет.

Каждый половой сегмент снабжен двумя гонодуктами: семяпроводами для выведения спермы или яйцеводами, по которым выводятся яйца. Гонодуks тянутся назад через один или несколько сегментов, после чего открываются на вентральной поверхности тела. У дождевых червей с двумя парами семяпроводов протоки, проходящие по одной стороне тела, обычно сливаются друг с другом и открываются наружу единым мужским половым отверстием, приподнятые края которого образуют «губы». У многих водных форм гонопору предшествует особая камера (атриум), в которой залегает пенис. Иногда его заменяет способный выворачиваться наружу участок стенки тела. С семяпроводами часто связаны участки железистой ткани — простатические железы. У некоторых мегасколецид эти железы открываются не в семяпровод, а на вентральную поверхность сегментов, расположенных рядом с мужским половым отверстием. У большинства люмбрицид простатические железы отсутствуют.

Семяприемники функционально относятся к женской половой системе, однако полностью изолированы от яйцеводов. Семяприемник представляет собой мешочек для хранения спермы партнера перед оплодотворением. Поры семяприемников открываются вентрально в ближайшей бороздке между сегментами. Число семяприемников варьирует от одной до многих пар, причем каждая пара, как правило, располагается в отдельном сегменте. Обычно сегменты с семяприемниками предшествуют женским сегментам с яйцеводами, однако их точное положение варьирует у представителей разных таксонов.

### Поясок

Поясок — это характерное для Clitellata специальное образование, функционально связанное с процессом репродукции. Число сегментов, образующих поясок олигохет, сильно варьирует. Многие водные формы имеют два поясковых сегмента, *Lumbricus* — 6 или 7, а у некоторых Glossoscolecidae их число достигает 60. У водных олигохет, а также у земляных червей из группы Megascolecidae поясок часто располагается в той же области, что и женские половые отверстия, а у люмбрицид он сильно смещен назад. Степень развития пояска значительно варьирует у представителей разных таксонов. Поясок водных олигохет состоит из одного слоя клеток, тогда как толстый поясок многих земляных червей образован клетками нескольких типов, образующих три различающихся слоя. Степень развития пояска



зависит также от сезона. Как правило, поясok появляется при достижении червем половой зрелости, но есть олигохеты, поясok которых становится заметным только в течение периода размножения.

### Копуляция

Олигохеты в отличие от большинства полихет размножаются более или менее непрерывно. Практически всегда имеет место копуляция и взаимный обмен спермой между гермафродитными партнерами. Копуляция начинается с того, что два червя располагаются навстречу друг другу и вступают в контакт между собой, соприкасаясь вентральными поверхностями передних участков тела. При этом у большинства олигохет (исключение составляют лишь люмбрициды, особенности копуляции которых описаны ниже) мужские половые отверстия одной особи располагаются непосредственно напротив семяприемников другой. Выделенная поясками слизь обволакивает червей, помогая им удерживаться в такой позиции. Кроме того, сцепление дополнительно обеспечивается специализированными половыми щетинками (модифицированные брюшные щетинки), расположенными в области мужского полового отверстия или семяприемников. У наземного вида *Pheretima communissima* заполнение одной пары семяприемников спермой занимает более полутора часов, после чего процесс повторяется для передачи спермы в каждую из двух пар оставшихся семяприемников.

Во время копуляции люмбрицид (включая *Lumbricus*) мужские гонопоры не контактируют с семяприемниками. Сперматозоиды должны самостоятельно преодолеть расстояние между мужскими половыми отверстиями одной особи и смещенными назад по отношению к ним отверстиями семяприемников другой. Благодаря функциональной активности пояска и специализированных участков поверхности других сегментов создаются благоприятные условия для движения сперматозоидов. В процессе копуляции поясok одного червя прижимается к содержащим семяприемник сегментам другого. Выделяемая поясками слизь образует вокруг двух червей влажную слизистую трубку. Генитальные щетинки способствуют сцеплению червей. После выхода спермы из мужских половых отверстий на теле каждого из партнеров благодаря сокращению специализированных мышц образуется семяпроводящая бороздка, соединяющая мужское половое отверстие и поясok. По заполненным слизью бороздкам и движется сперма. Мышцы стенки тела в районе бороздок сокращаются до тех пор, пока сперма не достигнет пояска выделившего ее червя. Здесь она перемещается на тело партнера и поступает в его семяприемники. Выделение спермы партнерами может быть одновременным или последовательным. Копуляция *Lumbricus* занимает 2 — 3 ч.

### Кокон

Через несколько дней после копуляции поясok секретирует кокон, куда откладываются яйца. Образование кокона начинается с выделения слизистой трубки вокруг передних сегментов, включая и сегменты пояска. Далее последний выделяет плотный хитиноподобный материал, который становится стенкой кокона. Наконец, самый глубокий слой железистых клеток пояска секретирует альбумин, заполняя им пространство между стенкой кокона и поверхностью пояска. Заполненный альбумином кокон начинает смещаться вперед, по мере того как сам червь пытается двигаться назад. Когда кокон проходит над женскими половыми отверстиями, из последних в его полость выделяются яйца. Далее кокон смещается к отверстиям семяприемников, из которых выпрыскивается сперма, полученная от партнера в процессе копуляции, и происходит оплодотворение яиц. Таким образом, оплодотворение олигохет наружное и осуществляется в коконе. В конце концов кокон соскальзывает с головы червя в грунт. Слизистая трубка быстро разрушается, концы кокона сжимаются и «запечатываются». В итоге кокон содержит зиготы и питательный альбумин, необходимый для их развития. Наземные виды откладывают коконы в почву, а водные либо оставляют их в придонном слое ила, либо прикрепляют к растениям.

Кокончики олигохет имеют яйцевидную форму и желтоватый цвет. Размеры коконов *Tubifex* составляют 1,60 x 0,85 мм, а коконов *Lumbricus terrestris* — 7x3,5 мм. Наиболее

крупные коконы (75х 22 мм) у австралийского гигантского червя *Megascolides australis*. В зависимости от вида кокон содержит от 1 до 20 яиц. Один червь может последовательно производить несколько коконов. При благоприятных условиях люмбрициды размножаются непрерывно на протяжении весны, образуя коконы каждые три-четыре дня. Пресноводные тубифициды и люмбрикулиды обычно размножаются всего один раз в год. После размножения их половая система резорбируется и в следующем году формируется заново. Появляется все больше данных, говорящих о том, что рост и размножение олигохет контролируются нейросекреторной активностью мозга, как это имеет место у полихет. Однако в отличие от последних у олигохет нейроны мозга продуцируют гормоны, которые скорее стимулируют, а не ингибируют размножение.

### **Развитие**

Для олигохет характерно прямое развитие и, следовательно, они имеют довольно богатые желтком яйца. Яйца водных форм, как правило, содержат больше желтка, нежели яйца наземных видов. Последние продуцируют мелкие яйца с небольшим количеством желтка, ибо потребности развивающегося зародыша в питательных веществах в основном обеспечивает заполняющий кокон альбумин. Личинка отсутствует; развитие протекает внутри кокона. Хотя дробление оплодотворенного яйца олигохет и сохраняет ряд признаков, свойственных исходному спиральному типу дробления, в целом оно видоизменено очень сильно, особенно у дождевых червей. Развитие продолжается от восьми дней до нескольких месяцев, после чего из кокона выходит ювенильная особь. Молодой дождевой червь (*Lumbricus*) вылупляется через 12 — 13 недель после образования кокона. Обычно развиваются только некоторые из отложенных в кокон яиц, а у *Lumbricus terrestris* — только одно яйцо.

Многие олигохеты живут несколько лет. Дождевых червей содержат в террариумах до шести лет, хотя в природе, где им грозит много опасностей, их жизнь, наверное, гораздо короче. Люмбрициды достигают половой зрелости к 6 — 12 месяцам, в зависимости от конкретного вида и условий окружающей среды; *Lumbricus terrestris* для этого требуется, по меньшей мере, 200 дней. У некоторых водных олигохет половая зрелость наступает быстрее. Энхитреиды, живущие на фильтрах очистных станций в довольно теплой воде, достигают половой зрелости за 13 — 28 дней, в зависимости от вида, а коконы развиваются за 1 — 2 месяца. С другой стороны, продолжительность жизни некоторых тубифицид — 2 года; они размножаются только один раз и после этого погибают.

### **Класс Hirudinomorpha - Пиявкообразные**

К этому таксону поясковых червей относятся мелкие бранхиобделлиды (*Branchiobdellida*), обитающие на покровах пресноводных ракообразных, чаще всего речных раков, а также крупные, активные, иногда прямотаки устрашающие пиявки (*Euhirudinea*). Пиявки населяют преимущественно пресные воды, но встречаются также в морях и во влажных наземных местах обитания. Все представители *Hirudinomorpha* имеют заднюю присоску, с помощью которой они прикрепляются к хозяину или к субстрату. Анус всегда расположен на спинной поверхности тела перед присоской. Такое смещение ануса с заднего конца тела (что было свойственно предкам пиявок) на спинную сторону обусловлено наличием присоски, возникшей путем специализации последнего сегмента туловища (иногда нескольких последних сегментов) и пигидия. Если бы анус не изменил своего положения, он оказался бы на нижней стороне присоски в ее центре. Всего описано около 500 видов *Hirudinomorpha*.

### **Euhirudinea**

К этому таксону относится около 350 видов морских, пресноводных и наземных червей. Хотя слово «пиявка» в народе прочно ассоциируется с кровососущим организмом, на самом деле многие *Euhirudinea* не сосут кровь, а являются хищниками. Наличие ряда общих признаков позволяет объединять пиявок с олигохетами в таксон поясковых червей, однако пиявки также характеризуются несколькими уникальными признаками, на рассмотрении которых мы и остановимся ниже. Пиявки никогда не бывают такими маленькими, как

некоторые олигохеты и полихеты. Длина самого мелкого представителя Euhirudinea — 1 см, в то время как многие оказываются в размерном диапазоне 2 — 5 см. Медицинская пиявка (*Hirudo medicinalis*) достигает 12 см, что не такой уж редкий случай в этой группе. Однако абсолютный рекорд принадлежит амазонской пиявке *Haementeria ghilianii*, длина которой равна 30 см! Многие пиявки окрашены в черный, коричневый, оливково-зеленый и красный цвет и нередко несут яркий узор из полос или пятен.

Хотя некоторые пиявки и обитают в море, все же большинство водных форм заселяет пресные воды, предпочитая мелкие, заросшие растительностью стоячие водоемы или спокойные ручейки. Лишь очень немногие могут жить в реках с быстрым течением. При благоприятных условиях — а это зачастую означает высокий уровень органического загрязнения — пиявки достигают очень большой численности, в чем нетрудно убедиться, перевернув поднятый со дна камень: на его нижней поверхности будет масса извивающихся пиявок. По результатам исследований, проводившихся в штате Иллинойс (США), плотность поселений пиявок может достигать 10000 особей на 1 м<sup>2</sup> дна. Некоторые пиявки впадают в оцепенение на период летней засухи. Они зарываются в грунт на дне водоема и высыхают, теряя до 90 % веса.

Пиявки распространены по всему миру, но в наибольших количествах они встречаются в озерах и прудах умеренного пояса Северного полушария. В фауне пиявок Северной Америки и Европы много общих видов. Обитающие в пресной воде представители таксона Hirudinidae, к которому относится и медицинская пиявка, и представители группы, освоившие наземные места обитания Haemadipsidae, питаются преимущественно кровью млекопитающих, включая человека.

### **Внешнее строение**

Анатомия пиявок удивительно единообразна. Уплощенное в дорсовентральном направлении тело зачастую сужено кпереди. Сегменты на концах тела видоизменены в присоски. Передняя присоска обычно меньше задней и, как правило, окружает рот. Дисковидная задняя присоска смещена на брюшную сторону. По сравнению с остальными аннелидами число сегментов, составляющих тело пиявки, уменьшается до 33, и при этом оно строго постоянно. Снаружи истинные сегменты незаметны: их скрывает поверхностная вторичная кольчатость. Пиявки лишены щетинок.

Голова состоит из редуцированного простомиума и пяти сегментов (I — V). Со спинной стороны голова несет несколько глазков, а с брюшной стороны находится передняя присоска, окружающая рот. Туловище состоит из 21 сегмента (VI — XXVI) и подразделяется на предпоясковую область, поясок и постпоясковую область. Поясок, занимающий три сегмента (IX—XI), заметен только в период размножения. На вентральной стороне заднего конца тела находится крупная задняя присоска, образованная семью сегментами (XXVII—XXXIII). Анус располагается на дорсальной поверхности последнего сегмента туловища или рядом с ним, непосредственно перед задней присоской.

Число вторичных колец, приходящихся на один истинный сегмент, варьирует не только в разных областях тела, но и у представителей разных видов. Первичная сегментация пиявок лучше всего прослеживается в строении центральной нервной системы и в иннервации вторичных колец сегментарными нервами. Прежде всего это кольца, несущие сенсорные папиллы. Последние всегда приурочены к первому вторичному кольцу каждого сегмента. Кроме того, границы истинных сегментов можно определить по повторяющимся элементам рисунка и положению нефридиопоров на брюшной поверхности тела.

### **Нервная система и органы чувств**

Нервная система Euhirudinea в целом устроена так же, как и у других кольчатых червей, однако у пиявок передние и задние ганглии объединяются в ганглиозные массы. Это обусловлено преобразованием соответствующих сегментов в переднюю и заднюю присоски. Мозг, расположенный в V сегменте, состоит из парных надглоточных ганглиев, которые возникают из ганглиев простомиума и перистомиума. На вентральной стороне тела первые четыре пары ганглиев (II — V сегменты) слились в подглоточный ганглий. От последнего

назад тянется брюшной нервный ствол, по ходу которого располагается 21 пара ганглиев (VI — XXVI сегменты). На заднем конце тела еще 7 пар ганглиев (XXVII — XXXIII сегменты) объединяются в каудальный ганглий, иннервирующий заднюю присоску. Вся центральная нервная система залегает в непарном брюшном целомическом канале.

Относительно небольшое число нейронов и их крупные размеры сделали пиявок, наряду с кальмарами, морскими зайцами и речными раками, одним из излюбленных объектов нейроморфологических и нейрофизиологических исследований. Каждый из 21 сегментарного ганглия медицинской пиявки *Hirudo* содержит 175 пар нервных клеток, расположенных симметрично по отношению к центральной массе, представляющей собой скопление нервных отростков, или нейропилей, в котором формируются многочисленные синапсы. Крупные размеры нейронов пиявки позволяют изучать их с применением электродной техники и детально картировать.

Некоторые пиявки из группы Rhynchobdellida могут резко изменять окраску за счет перераспределения пигмента в крупных специализированных клетках — хроматофорах. Процесс находится под контролем нервной системы. Подобное изменение окраски не связано с маскировкой и не зависит от цвета субстрата. Биологическое значение этого феномена не вполне понятно. Специализированные органы чувств представлены 2 — 10 глазками (пигментными бокалами) и чувствительными папиллами — мелкими дисковидными образованиями, выступающими над поверхностью тела. Они образуют ряды на спинной поверхности тела или целые «кольца», залегающие на одном из вторичных колец каждого сегмента. Каждая папилла состоит из многочисленных сенсорных клеток и поддерживающего эпителия.

Несмотря на отсутствие специализированных и сложно устроенных органов чувств, пиявки могут воспринимать очень слабые стимулы самой разной природы. Такая острая чувствительность представляет собой адаптацию, позволяющую обнаруживать потенциальную жертву или хозяина. Рыбы пиявки реагируют на движущуюся тень и ритмические колебания давления воды. Экспериментально показано, что хищные и кровососущие пиявки пытаются прикрепиться к объектам, на которые предварительно нанесены продукты, выделяемые жертвой или хозяином: слизь рыб, тканевая жидкость, секрет сальных желез, потовые выделения. Пиявки *Hirudo*, питающиеся кровью теплокровных животных, плывут навстречу волне, источником которой может оказаться потенциальный хозяин. Но их могут привлекать также секреторные выделения хозяина и повышенная температура его тела. Известно, что эти пиявки подплывают к неподвижно стоящему в воде человеку. Предположительно, и тропические наземные кровососущие пиявки (Haemadipsidae) сползаются по кронам деревьев по направлению к человеку (или иному млекопитающему), который стоит в лесу без движения.

#### **Стенка тела, целом, кровеносная система и локомоция**

Покровы пиявок включают типичную кутикулу, присущую и другим аннелидам, и эпидермис. Однако в отличие от полихет и большинства олигохет волокнистая соединительная ткань, расположенная под эпидермисом, у пиявок достигает очень мощного развития. Она занимает большую часть объема тела. Мускулатура и другие органы залегают в толще этой соединительной ткани. Некоторые достаточно крупные одноклеточные эпидермальные железы погружены в периферическую зону соединительной ткани, называемую дермисом. Под дермисом лежит слой кольцевой мускулатуры, а под ним — диагональные мышцы и мощная продольная мускулатура. Имеются также дорсовентральные мышцы.

Такое усиленное развитие компартмента соединительной ткани связано с редукцией целома и септ — признак, который резко отличает пиявок от прочих кольчатых червей. Пиявки лишены целомических мешков, столь характерных для аннелид вообще. Единственное исключение составляет пиявка *Acanthobdella peledina*. Целом, лишенный септ и мезентериев, непрерывно тянется вдоль всего тела пиявки. Таким

образом, он превратился в общую циркуляторную систему, которая поначалу взяла на себя лишь часть функций кровеносной системы, а позднее полностью ее заменила.

В процессе замещения целомическая система приобрела черты сходства со старой кровеносной системой. Она состоит из двух главных продольных сосудов, артерий, вен и даже капилляров, но два признака все же выдают ее целомическое происхождение. Во-первых, два главных продольных сосуда проходят по бокам тела, а не по спинной и брюшной сторонам. Во-вторых, сосуды выстланы мезотелием, в то время как сосуды обычной кровеносной системы ограничены только базальной пластинкой. Существенная часть целомического мезотелия, особенно в капиллярах, специализирована и превратилась в особые крупные клетки, в которых запасаются питательные вещества. Такой видоизмененный мезотелий называется хлорогеной тканью у *Rhynchobdellida* и ботрионидной тканью у *Arhynchobdellida*. Движение целомической жидкости осуществляется за счет мышечных сокращений боковых продольных каналов. Утрата пиявками септ, щетинок и сегментарных целомических полостей функционально обусловлена переходом от передвижения в толще грунта с использованием перистальтики к новым способам локомоции. Пиявки никогда не роются в грунте, а их тело практически не способно к перистальтическим сокращениям. Они перемещаются по поверхности субстрата наподобие гусеницы-пяденицы или плавают в толще воды. Во время движения с субстратом контактируют только присоски пиявки. Когда прикреплена задняя присоска, тело пиявки удлиняется за счет перемещающейся вдоль него волны сокращения кольцевой мускулатуры. Передний конец при этом значительно продвигается вперед. Затем к субстрату прикрепляется передняя присоска. Задняя присоска освобождается, тело животного укорачивается в результате сокращения продольных мышц, и задняя присоска подтягивается вперед. Диагональные мышцы, вероятно, позволяют пиявке, прикрепившейся к субстрату задней присоской, удерживать тело в приподнятом положении и при этом поворачиваться и изгибаться. При плавании благодаря сокращению дорсовентральных мышц тело уплощается, а пробегающие волнами сокращения продольной мускулатуры обеспечивают его ундуляцию в вертикальной плоскости.

### Газообмен

У большинства *Hirudinea* газообмен осуществляется через всю поверхность тела. Жабры, т.е. листовидные или ветвящиеся выросты на боковых поверхностях тела, встречаются только у *рыбных пиявок* (*Piscicolidae*). Дыхательный пигмент в виде внеклеточного гемоглобина обнаружен только у *Arhynchobdellida*. На него приходится примерно половина общего транспорта кислорода.

### Выделительная система

Выделительная система пиявок состоит из 10 — 17 пар метанефридиев (по паре на сегмент), расположенных в средней трети тела. Поскольку целом редуцирован и септы отсутствуют, нефридиальные каналы погружены в соединительную ткань, а нефростомы выдаются в каналы целома. Каждый ресничный нефростом открывается в расположенную непосредственно под ним нересничную капсулу. Последняя соединена с каналом нефридия, однако у большинства пиявок не сообщается непосредственно с его просветом. Более того, у некоторых видов капсула и проток нефридия совершенно независимы. В протоке нефридия выделяется главный канал, в который впадают многочисленные ветвящиеся более тонкие каналы. Как правило, дистальная часть главного канала расширяется и образует мочевой пузырь. Последний открывается наружу нефридиопорами, залегающими вентролатерально. Мезотелий целомических каналов в области расположения нефростомов и каналы протока нефридия несут «поры». Образующие их клетки напоминают подоциты. Это обстоятельство позволяет предполагать, что на первом этапе образования мочи жидкость из целомических каналов фильтруется под давлением через их стенки в соединительную ткань около протока нефридия или непосредственно в каналы последнего. Когда ультрафильтрат поступает в главный канал, соли реабсорбируются, и в

мочевом пузыре накапливается «жидкая» гипоосмотическая моча, которая затем выводится наружу. Таким образом, нефридии играют важную роль в осморегуляции.

### Пищеварительная система и питание

У некоторых пиявок глотка способна выдвигаться наружу, и в данном случае ее часто называют хоботком, хотя это очень неточное использование термина. Сосательная глотка других пиявок, которой иногда сопутствуют челюсти, выдвигаться не может. Трубочатая глотка (*Rhynchobdellida*) соединена с вентрально расположенным ртом коротким узким каналом. Стенка глотки образована очень мощными мышцами. Треугольный в поперечном сечении просвет глотки, как и ее наружная поверхность, выстланы кутикулой. В глотку открываются протоки крупных одноклеточных слюнных желез. При питании пиявка выдвигает глотку через ротовое отверстие и погружает ее в ткани хозяина.

У так называемых челюстных пиявок (*Gnathobdelliformes*, *Arhynchobdellida*), лишенных способной выдвигаться глотки, рот располагается в центре передней присоски. Как правило, непосредственно в ротовой полости располагаются три крупные, овальные, похожие на лезвия челюсти с зазубренным свободным краем. Они расположены треугольником: одна дорсально, а две другие — по бокам. При питании передняя присоска прикрепляется к добыче, а края челюстей, словно скальпелем, разрезают покровы. Челюсти сдвигаются и раздвигаются под действием мышц, соединяющихся с их основаниями. Слюнные железы выделяют антикоагулянт гирудин. Непосредственно за челюстями буккальная полость открывается в мускулистую сосательную глотку. Хищные пиявки из группы *Pharyngobdelliformes* (*Arhynchobdellida*) тоже имеют сосательную глотку, но вместо челюстей она несет мускулистые складки. Последующие отделы пищеварительного тракта организованы достаточно сходно у всех *Euhirudinea*. Короткий пищевод либо непосредственно открывается в довольно длинный желудок, либо предварительно расширяется, образуя зоб. Желудок иногда представляет собой прямую трубку (*Pharyngobdelliformes*), но чаще несет по бокам парные слепые выросты; их число варьирует от одного до 11. За желудком следует кишечник. Как правило, это прямая трубка, но у *Rhynchobdellidae* она снабжена четырьмя парами тонких латеральных отростков. Кишечник открывается в короткую прямую кишку, содержимое которой выводится наружу через анус, расположенный на спинной стороне перед задней присоской.

Все пиявки — хищники или кровососущие эктопаразиты, при этом хищники составляют около четверти всех описанных видов. Переход от хищничества к паразитизму, возможно, связан с размером жертвы. Хищные пиявки всегда питаются мелкими беспозвоночными: червями, улитками, личинками насекомых и др. Как правило, добыча заглатывается целиком, и питание происходит часто. В лабораторных условиях хищная пиявка *Erpobdella punctata* (*Arhynchobdellidae*) за день съедает в среднем 1,78 трубочника (*Tubificidae*, *Oligochaeta*), а *Helobdella stagnalis* — 0,57 трубочника. Многие хищные *Rhynchobdellida* высасывают мягкие ткани жертв и таким образом могут считаться переходными формами между хищниками и настоящими кровососами. Кровососущие пиявки нападают на разнообразных животных, как беспозвоночных, так и позвоночных. Паразитические пиявки редко ограничиваются использованием одного вида хозяина: обычно они выбирают представителей какой-то одной группы позвоночных животных. Например, *Placobdella* питаются практически на любых водных черепахах и даже на аллигаторах, но редко нападают на амфибий и млекопитающих. Напротив, *Hirudo* предпочитают млекопитающих. Наконец, некоторые виды пиявок во взрослом состоянии являются гематофагами, в то время как их молодь ведет хищнический образ жизни. Пиявки, сосущие кровь млекопитающих (например, *Hirudo*), прочно прикрепляют переднюю присоску к коже хозяина там, где она особенно тонкая, и делают надрез. Челюсти медицинской пиявки совершают примерно два надреза в секунду. Ранка анестезируется веществом неизвестной природы. Глотка обеспечивает непрерывное высасывание крови, а выделение гирудина предотвращает ее коагуляцию.

Не вполне понятно, каким образом пронзают покровы хозяина многочисленные кровососущие пиявки, лишенные челюстей. Вероятно, дело в том, что вывернутая глотка становится довольно упругой, а выделяемые ферменты способствуют ее проникновению в ткани. У пиявок весьма своеобразно осуществляется процесс пищеварения. Прежде всего, в их кишечнике не образуются основные пищеварительные ферменты — амилазы, липазы и эндопептидазы. Присутствуют только экзопептидазы, чем, видимо, и объясняется очень небольшая скорость переваривания пищи. Кроме того, для пиявок характерно присутствие в их пищеварительной системе мутуалистических бактерий. На примере распространенных в Европе кровососущей медицинской пиявки *Hirudo medicinalis* и хищной пиявки *Erpobdella octoculata* было показано, что именно обитающие в кишке бактерии в большой мере обеспечивают пищеварение. Возможно, это характерно для всех пиявок. *Aeromonas hydrophila* — симбиотическая бактерия из пищеварительного тракта *H. medicinalis* — расщепляет высокомолекулярные белки, жиры и углеводы. Популяция бактерий существенно увеличивается, после того как желудок пиявки заполнился пищей. Бактерии могут производить также витамины и другие используемые пиявкой соединения.

Кровососущие пиявки питаются редко, однако когда такая возможность появляется, они поглощают максимальное количество крови. После одного акта питания вес *Haemadipsa* увеличивается в 10 раз, а вес медицинской пиявки возрастает в 2 — 3 раза. Из поглощенной крови сначала удаляется вода, которая выводится через нефридии наружу, а затем следует очень длительное переваривание клеток. В это время пиявка не нуждается в новых порциях пищи: известно, что медицинские пиявки в неволе не питались полтора года. Для переваривания поглощенной за один раз крови медицинской пиявке необходимо около 200 дней. Это означает, что ей достаточно питаться всего два раза в год для того, чтобы не только полностью покрывать свои энергетические потребности, но и нормально расти.

#### Размножение

В отличие от большинства других аннелид пиявки не размножаются бесполым путем и не могут восстанавливать утраченные части тела. Как и все Clitellata, пиявки — гермафродиты, однако для них характерна протандрия, т.е. более раннее созревание семенников по сравнению с яичниками. Непарное мужское половое отверстие расположено вентрально на средней линии тела на X сегменте, а женское — на XI. Имеется всего два удлинённых яичника и два семенника. Каждый из двух очень длинных семенников тянется через десять сегментов и поделен перетяжками на дольки, мешки или фолликулы-«семенники». Вспомогательные репродуктивные органы входят в состав выводящих протоков женской и мужской половой систем. Это отличает пиявок от олигохет, у которых семенные мешки и семяприемники отделены друг от друга. Оплодотворение у всех пиявок внутреннее. Перенос спермы у представителей Hirudinidae, многие из которых имеют пенис, напоминает прямой перенос спермы у наземных олигохет. Копулирующие партнеры контактируют брюшными поверхностями тела в области пояса, при этом они располагаются навстречу друг к другу. Мужское половое отверстие одной пиявки подводится к женскому отверстию другой, после чего пенис вводит сперму во влагалище. Последнее, вероятно, также служит и местом хранения спермы.

Все представители Rhynchobdellida и Pharyngobdelliformes лишены копулятивного органа. У многих из них перенос спермы происходит путем подкожной импрегнации. Обычно копулирующие черви сплетаются и удерживаются вместе с помощью передних присосок. В области поясов их вентральные поверхности тесно контактируют друг с другом. За счет мышечных сокращений атриума (самого последнего участка выводящего протока мужской половой системы) сперматофор покидает тело одной пиявки и втыкается в покровы другой. Как правило, это происходит в области пояса, реже — на некотором расстоянии от него. Внедрение сперматофора в стенку тела партнера, вероятно, обусловлено действием двух механизмов. С одной стороны, это возникающее механическое давление, ибо сперматофор с силой выводится из атриума, а с другой — его собственная цитолитическая активность. Как только головка сперматофора прошла сквозь покровы, сперма

впрыскивается в ткани. Затем сперма мигрирует в яйцевые мешки либо по целомическим каналам, либо непосредственно через ткани. Для этого, правда, существует специализированная ткань (ткань-мишень), которая предназначена для внедрения сперматофора и последующего проведения спермы.

У разных видов продолжительность откладки яиц после копуляции варьирует от двух дней до нескольких месяцев. Как и у олигохет, в это время поясок становится заметным и формирует кокон. Особые поясковые железы секретируют заполняющий кокон питательный альбумин. Затем кокон проходит над женским половым отверстием и в него поступает одно или много оплодотворенных яиц. Подобно олигохетам, которые тоже продуцируют альбумин, пиявки откладывают мелкие яйца, содержащие довольно мало желтка. В условиях американского штата Мичиган *Erpobdella punctata* производит около 10 коконов за лето, в каждом из которых содержится 5 яиц. Молодь выходит из яиц через 3—4 недели. Обычно пиявки прикрепляют коконы к подводным предметам и растениям. Некоторые рыбы пиявки прикрепляют коконы к поверхности тела своих хозяев, рыб. Наземные пиявки откладывают коконы во влажную землю под камнями. Представители Hirudinidae (например, *Hirudo* и *Haemopsis*) тоже откладывают коконы во влажную землю, для чего специально покидают воду.

Для представителей Glossiphoniidae характерна забота о потомстве. В некоторых случаях пиявка ложится сверху на прикрепленный ко дну кокон и вентилирует его движениями тела. Другие глоссифонииды вынашивают пленчатые, прозрачные коконы на своей вентральной поверхности. Маленькие пиявочки после выхода из кокона тоже некоторое время держатся на брюшной стороне тела материнской особи. В коконе представителей Arhynchobdellidae развивается «скрытая личинка». Она имеет пару протонефридиев и рот, через который поглощает содержащуюся в коконе питательную жидкость. Жизненный цикл большинства Hirudinea укладывается в один или два года. Пиявки размножаются весной или летом, а на следующий год молодь достигает зрелости. Особенности биологии и поведения пиявок во многом определяются характером питания того или иного конкретного вида. Некоторые пиявки (*Hirudo*) контактируют с хозяином исключительно во время кровососания. Другие (морская рыба пиявка *Hemibdella*) никогда не покидают хозяина. Большинство пиявок оставляет хозяина, по крайней мере, на время размножения. Весь жизненный цикл *Hemibdella* укладывается менее чем в три месяца.

#### Филогения Annelida

Результаты современного филогенетического анализа позволили внести некоторые изменения в старую систему кольчатых червей, включавшую три класса — Polychaeta, Oligochaeta и Hirudinea. В настоящее время таксон Annelida делят на два монофилетических сестринских таксона равного ранга: Polychaeta и Clitellata (поясковые). Представители Polychaeta имеют придатки (параподий) и нухальные органы (они описаны ниже), а представители Clitellata лишены и того и другого, зато имеют высокоспециализированные репродуктивные структуры (поясок, коконы), что связано с гермафродитизмом и наличием богатых желтком яиц. В пределах Clitellata таксон Hirudinomorpha (пиявки) считается монофилетическим. Что же касается таксона Oligochaeta, то некоторые систематики рассматривают его как парафилетический, в котором без разбора перемешаны формы, сохранившие примитивные признаки как аннелид, вообще, так и поясковых червей, в частности. Другие систематики (например, Р. О. Бринкхерст) предполагают, что мускулистый вырост дорсальной стенки глотки, встречающийся только у малощетинковых червей, — аутапоморфия представителей этой группы. В таком случае Oligochaeta следует считать монофилетическим таксоном. Мы пока что принимаем последнюю точку зрения и считаем Oligochaeta монофилетическим таксоном в пределах группы Clitellata и сестринским таксоном Hirudinomorpha.

Вопрос о том, какая группа является сестринским таксоном Annelida, — предмет интенсивных исследований и нескончаемых дебатов. Традиционная точка зрения, основанная на данных эволюционной морфологии и эмбриологии, сводится к тому, что кольчатые черви



и панартроподы (*Onychophora* и *Arthropoda*) представляют собой сестринские таксоны в составе группы *Articulata* (сегментированные первичноротые животные). Гипотеза основана на широком распространении в этих таксонах сегментации, телобластического роста и экспрессии гена *engrailed* по заднему краю развивающихся сегментов. Однако систематики, использующие молекулярно-биологические данные, и некоторые морфологи не согласны с такой точкой зрения. Базируясь на данных о генных последовательностях и во многом переосмысливая результаты морфологических исследований, они предлагают альтернативную филогенетическую схему и помещают кольчатых червей вместе с сипункулидами, моллюсками и другими первичноротыми, у которых имеется личинка трохофора, в таксон *Trochozoa*, а панартропод и других линяющих животных — в таксон *Ecdysozoa*, неродственный *Trochozoa*. Если эта гипотеза правильна, то сегментация кольчатых червей и панартропод возникла и эволюционировала, скорее всего, независимо.

Изучая эволюцию кольчатых червей, исследователи пытаются объяснить происхождение и селективные преимущества сегментации. Сегментированное тело — общий (хотя, возможно, негомологичный) признак кольчатых червей и членистоногих. За редкими исключениями, к предлагаемым объяснениям следует относиться всего лишь как к гипотезам, нуждающимся в проверке и подтверждении. Поиск удовлетворительного объяснения возникновения сегментации — одна из самых трудных задач современной эволюционной морфологии. Ныне существующие гипотезы происхождения сегментации подразделяются на три группы.

**1. Гоноцельная теория.** Предок *Articulata* был несегментированным животным, которое, однако, обладало по крайней мере одним набором органов, расположенных в виде правильной серии вдоль тела, как, например, гонады у немертин. Эти органы увеличились в размерах, приобрели дополнительные функции и в конце концов превратились в парные целомические мешки каждого сегмента.

**2. Цикломерная теория.** Предок *Articulata* был олигомерным организмом, т.е. его тело состояло из небольшого числа метамеров (сегментов). Предполагают, что исходно его тело состояло из трех сегментов, содержащих соответственно три пары целомов. Подразделение последней пары привело к формированию сегментированного туловища. Ныне живущие олигомерные животные, которых можно рассматривать как своего рода «модель» подобной предковой формы, представлены брахиоподами, полухордовыми и иглокожими.

**3. Колониальная теория.** Предок *Articulata* размножался вегетативным путем, образуя цепочку зооидов, подобно некоторым плоским червям, делящимся путем паратомии. Затем зооиды утратили «независимость», степень их интеграции повысилась, и они превратились в сегменты. Согласно еще одной, сходной гипотезе, личинка трохофора кольчатых червей рассматривается как аксиальный зооид, который по мере роста образует симметричные парные почки (сегменты). Такой способ роста напоминает модульный рост многих колониальных кишечнополостных, в первую очередь А-форм гидроидов и сифонофор.

Каким бы путем ни возникла сегментация, она была поддержана отбором у кольчатых червей (сказанное относится также к членистоногим и позвоночным). Какие же селективные преимущества дает сегментированное тело? Возможно, сегментированный целомический гидроскелет позволяет кольчатым червям передвигаться в толще грунта более эффективно, чем это делают родственные им несегментированные формы, также ведущие роющий образ жизни, например немертины, эхиуриды и сипункулиды. Эту гипотезу «повышения роющей активности» можно проиллюстрировать, сравнив двух воображаемых целомических червей, идентичных во всем, кроме того, что один из них имеет сегментарные септы, которые делят целом на ряд изолированных компартментов, а целом другого не разделен на компартменты и непрерывен по всей длине тела. Оба червя передвигаются в грунте за счет чередующихся сокращений продольных и кольцевых мышц, в результате чего генерируются перистальтические волны, распространяющиеся вдоль тела. В каждый момент времени перистальтические волны обоих червей внешне идентичны, но мускулатура

несегментированного животного более активна, чем у сегментированного, и требует большего количества энергии для поддержания необходимой формы тела. У несегментированного организма давление целомической жидкости достигает максимума в той части тела, где кольцевые или продольные мышцы максимально сокращены (области минимального и максимального диаметра тела соответственно). Поскольку целом неразделен, это высокое давление полостной жидкости поддерживается во всем его объеме, и мышцам стенки тела приходится противодействовать ему по всей длине тела, чтобы предотвратить возникновение аневризм и других нарушений перистальтической волны. Напротив, у сегментированных животных изменения давления целомической жидкости затрагивают отдельные сегменты или их группы. В результате участки тела между сократившимися сегментами не испытывают высокого давления жидкости и для сохранения необходимой формы их мышцы могут сокращаться лишь незначительно или не сокращаться вообще.

Возникновение сегментации в процессе эволюции, по сути дела, создало мощный потенциал для последующей специализации тела. Причина этого коренится в том, что сегментированное тело состоит из последовательно расположенных компартментов. Регуляция в пределах каждого из них может протекать более или менее независимо от других. Сегментация, подобно многоклеточности или колониальности, заложила основу для широкой специализации. У колоний последняя четко выражена в полиморфизме зооидов, а в основе специализации тела сегментированных животных лежит региональная специализация сегментов — тагмозис. Простейшие примеры тагмозиса можно обнаружить у некоторых кольчатых червей, тело которых подразделено, хотя и не слишком четко, на три тагмы — голову, торакс (грудь) и абдомен (брюшко). У насекомых и многих ракообразных те же самые три тагмы выражены исключительно четко.

Тагмозис может быть результатом любого из трех процессов. Первый из них — формирование некоторых сегментарных структур лишь в нескольких определенных сегментах, что предопределяет их строгую приуроченность к определенному отделу тела. Например, гонады часто приурочены только к нескольким специализированным генитальным сегментам. Во втором случае сегментарные структуры сохраняются во всех сегментах, однако по длине тела они подвергаются морфологической и функциональной дифференцировке. Подобная дивергенция часто затрагивает сегментарные придатки. В зависимости от положения на теле животного они могут быть специализированы для локомоции, захвата добычи, жевания, газообмена или размножения. И наконец, региональная специализация может возникать в результате слияния сегментов. Такое слияние может захватывать любой участок тела сегментированного животного, однако обычно оно имеет место на переднем конце тела, где один или более сегментов сливаются с простомиемом и перистомиемом, формируя сложную голову. Например, голова широко распространенной полихеты *Nereis* состоит из простомиеума, перистомиеума (первого сегмента) и двух дополнительных сегментов. Голова плодовой мушки *Drosophila* включает акрон (эквивалент простомиеума кольчатых червей) и пяти сегментов.

### **Вопросы самоконтроля**

1. Характерные признаки представителей Annelida.
2. Что такое целом и где он располагается?
3. В чем особенность строения выделительной и нервной системы Annelida?
4. Какие характерные признаки свойственны многощетинковым червям?
5. Какие характерные признаки свойственны малощетинковым червям?
6. Какие признаки существенно отличают Hirudinomorpha от остальных Annelida?

### **11-ТЕМА: ТИП ARTHROPODA (ЧЛЕНИСТОНОГИЕ), ПОДТИП CHELICERATA (ХЕЛИЦЕРОВЫЕ)**

### **План:**

1. Общие характерные признаки типа Членистоногие
2. Характерные признаки подтипа Хелицеровые
3. Класс Xiphosura (Мечехвосты)
4. Класс Arachnida (Паукообразные)
5. Филогения Chelicerata(Хелицеровые)

### **Общие характерные признаки типа «Членистоногие»**

Хорошо известные всем и широко распространенные Arthropoda (членистоногие) — это пауки, скорпионы, насекомые, многоножки, крабы и креветки. Однако все эти группы — лишь часть огромного разнообразия сегментированных животных, обладающих экзоскелетом и членистыми конечностями. Фактически большая часть обитающих на Земле видов животных относится к членистоногим, и, хотя сейчас их известно около миллиона, нет сомнений, что описана лишь малая доля ныне существующего видового разнообразия. Некоторые энтомологи полагают, что общее число видов только одних насекомых (Insecta) превышает 30 млн, так что значительная их часть все еще ждет своего описания. По-видимому, лишь ехватка специалистов-зоологов с их интересами, навыками и поддержкой сдерживает описание большого количества новых форм членистоногих. Членистоногих значительно больше, чем всех остальных многоклеточных вместе взятых: они составляют около 80 % всех ныне известных видов животных. Потрясающая адаптивная пластичность членистоногих позволила им выживать практически в любых местах. Они исключительно важны, а зачастую и доминируют в морских, наземных и пресноводных сообществах. Они сумели приспособиться даже к воздушной среде: членистоногие — одна из трех ныне живущих групп животных с хорошо развитыми крыльями (птицы, летучие мыши и насекомые). Arthropoda — один из Двух крупных таксонов (вместе с амниотическими позвоночными — рептилиями, птицами и млекопитающими), представители которых приспособились к жизни в засушливых условиях. Они, несомненно, оказались наиболее успешными завоевателями суши.

Членистоногие — первичноротые, билатерально-симметричные животные. До последнего времени не было сомнений в их близости к кольчатым червям, поскольку с этой группой у них много общих морфологических признаков. Новые молекулярно-биологические данные, однако, свидетельствуют о значительной разобщенности этих двух таксонов. Фактически членистоногие сближаются с нематодами и циклонеуральями.

В состав ныне живущих Arthropoda входят два крупных таксона: Chelicerata (мечехвосты, морские пауки, или пантоподы, и все паукообразные) и Mandibulata. Третий таксон — Trilobitomorpha представлен вымершими формами. Mandibulata включает сестринские таксоны Crustacea (крабов, усоногих рачков, водяных блох, или дафний, и др.) и Tracheata (насекомых, двупарноногих и губоногих многоножек, и др.). Все эти таксоны объединяет несколько важных общих признаков, к числу которых относятся сегментированное тело, хитиновый экзоскелет и линьки, членистые парные конечности на сегментах, отсутствие работающих локомоторных ресничек. По-видимому, совокупность перечисленных признаков свидетельствует о происхождении всех членистоногих от общего предка. Приобретение же указанного комплекса признаков в процессе эволюции получило название артроподизация.

### **Основные характерные признаки:**

1. Членистоногие гетерономно сегментированные беспозвоночные животные. Различные части тела состоят из сегментов различающихся строением. Сходные по строению сегменты образуют особые отделы тела называемые тагмами. Чаще различают три тагмы: голову, грудь, брюшко. Сегменты в тагмах могут сливаться. Количество сегментов образующих тело варьирует в различных систематических группах. Наиболее постоянен сегментарный состав головы, который состоит из акрона и 4-х следующих за ним сегментов.

Акрон гомологичен простому полихету. Количество грудных и брюшных сегментов изменчивы. Тело заканчивается тельсоном, гомологичному пигидию аннелид.

2. Конечности развились филогенетически из пароподий полихет. Они членистые, соединение с телом и частей между собой суставное. Конечности могут совершать сложные движения. Конечности, расположенные на различных тагмах часто специализируются.

3. Тело членистоногих покрыто хитинизированной кутикулой, образующей наружный скелет состоящий из пластинок – склеритов соединяющихся мембраной. Рост членистоногих сопровождается линьками.

4. Мускулатура Членистоногих не образует кожно-мускульный мешок, а состоит из отдельных мышечных пучков-мышц. Мышцы имеют поперечнополосатую структуру. Полость тела членистоногих имеет двойственное происхождение. При эмбриональном развитии закладывается сегментированный целом, который впоследствии разрушается и остатки целома сливаются с первичной полостью. Таким образом формируется смешанная полость тела, или миксоцель.

5. Пищеварительная система состоит из трёх отделов – передней, средней и задней кишок. Передний и задний отделы эктодермального происхождения и поэтому выстланы изнутри кутикулой.

6. Кровеносная система членистоногих характеризуется появлением центрального пульсирующего органа – сердца, который отсутствовал у кольчатых червей. Кровеносная система незамкнутая. Кровь членистоногих гемолимфа жидкость двойственной природы состоящей из настоящей крови и целомической жидкости.

7. Органы дыхания членистоногих разнообразны. У водных видов имеются жабры, наземные виды дышат легкими или трахейной системой.

8. Нервная система построена по типу кольчатых червей и состоит из головного мозга и брюшной нервной цепочки. Головной мозг состоит из трех отделов – протоцеребрума, дейтоцеребрума и тритоцеребрума.

9. Выделительная система членистоногих представлена видоизмененными целомодуктами – коксальными железами или особыми органами характерными для высших групп мальпигиевыми сосудами.

10. Членистоногие размножаются только половым путем, все они раздельнополые. Имеется в некоторых случаях явный половой диморфизм.

#### **Характерные признаки подтипа Хелицеровые**

Группы Chelicerata и Mandibulata это два сестринских таксона современных членистоногих. К группе хелицеровых, насчитывающей примерно 70000 ныне живущих видов, относятся пауки, скорпионы, сенокосцы, клещи и мечехвосты, а также морские пауки и вымершие морские скорпионы. Большинство современных хелицеровых ведет наземный образ жизни. Это один из двух главных таксонов наземных членистоногих. Исходно членистоногие были водными животными, давшими начало двум четко разграниченным эволюционным линиям — Chelicerata и Mandibulata. Представители каждой из них независимо и весьма успешно освоились на суше.

Хелицеровые включают в себя сухопутную группу Arachnida (пауки, клещи, скорпионы и др.), обитающих в море Xiphosura (мечехвосты) и многие ископаемые таксоны.

#### **Внешнее строение**

Тело хелицеровых разделено на две тагмы, головогрудь (цефалоторакс) и брюшко. Головогрудь, или просома, состоит из акрона и семи сегментов и несет шесть пар.придатков. Она образуется у эмбриона путем слияния головы (несущей глаза и хелицеры) и груди (несущей педипальпы и ходные конечности). Первый сегмент головогруды утрачивает придатки. У других членистоногих этот сегмент несет антенны, но у хелицеровых их нет. С потерей антенн связано и отсутствие дейтоцеребрума в мозге.

Первая пара придатков — две хватательные хелицеры, расположенные, по сути дела, на втором, а не на первом сегменте головогруды. Каждая хелицера состоит из двух или

трех члеников, причем два дистальных членика образуют клешню. Вторая пара придатков — педипальпы, которые у представителей разных таксонов специализируются на выполнении самых разнообразных функций, чаще всего сенсорных. Остальные четыре пары придатков головогруды — это ходные ноги. Исходно голова несет четыре простых глазка (оцелли), устроенных по типу пигментного бокала и расположенных медиально. По бокам головогруды находятся два сложных латеральных глаза.

Остальные сегменты туловища образуют брюшко (абдомен, или опистосому), которое состоит из 12 или меньшего числа сегментов. Брюшные придатки, если они есть, изначально имеют вид пластинок и выполняют респираторную функцию. У более продвинутых хелицеровых сильно модифицированные придатки обычно несут лишь отдельные сегменты брюшка. У некоторых форм брюшные придатки отсутствуют полностью. Исходно брюшко подразделяется на расположенное впереди переднебрюшие (мезосому), состоящее из семи сегментов, и следующее за ним заднебрюшие (метасому), в состав которого входят пять сегментов, а на конце имеется тельсон, или хвостовая игла. Такое первоначальное деление тела на отделы у представителей разных таксонов может заметно модифицироваться. Гонопор сместился вперед на второй брюшной сегмент.\*

### **Класс Xiphosura (Мечехвосты)**

#### **Характерные признаки**

- Самые крупные современные хелицеровые достигающие 75 см в длину
- Одни из самых древних членистоногих сохранивших много признаков
- Обитают в тропических морях на мелководье
- Сегменты головогруды слитны и покрыты щитом
- От заднего конца абдомена отходит длинный хвостовой шип
- Брюшко также не сегментировано и покрыто панцирем
- Описано всего 4 современных представителя

Xiphosura и Arachnida, сестринские таксоны в составе группы Euchelicerata, в настоящее время представленной мечехвостами, пауками, скорпионами и родственными им формами. В противоположность морским паукам (Pseudoscorpionida) у представителей группы Euchelicerata брюшко хорошо развито и часто сегментировано. Сегменты головогруды сливаются и покрыты сплошным склеритом, карапаксом. У Euchelicerata сохранились латеральные сложные глаза предковых форм, хотя они и могут быть сильно модифицированы. Одна из двух пар расположенных медиально простых глазков утрачивается, а половые отверстия находятся на втором брюшном сегменте.

Мечехвосты (Xiphosura) являются самыми крупными современными хелицеровыми, и поскольку они достигают 75 см в длину, пауки, скорпионы, клещи и сенокосцы рядом с ними кажутся маленькими, хотя и самые большие ныне живущие мечехвосты заметно уступают по размерам некоторым вымершим хелицеровым. Поскольку они сохранили много древних признаков, которые были присущи формам, лежащим в основании филогенетической ветви Chelicerata, в том числе и водный образ жизни, их изучение дает ценный материал для понимания филогении членистоногих вообще и хелицеровых в частности.

Ископаемые остатки мечехвостов восходят к силурийскому периоду, однако к настоящему времени этот таксон практически полностью вымер. В современной фауне представлены всего три рода (*Limulus*, *Tachypleus* и *Carcinoscotpius*), включающих четыре ныне живущих вида. Один из них — широко распространенный вдоль атлантического побережья Северной Америки *Limulus polyphemus*. Три других существующих ныне вида мечехвостов встречаются вдоль берегов Азии: от Кореи и Японии до Филиппин и Индонезии. Мечехвосты обитают на морском мелководье на мягких, илистых грунтах. При движении они пробираются сквозь самый верхний слой донных отложений, в который их тело может быть частично погружено. Американский вид *Limulus polyphemus* живет на

континентальном шельфе, но мигрирует на мелководье на время размножения. Длина взрослых самок может превышать 60 см, тогда как самцы заметно мельче.

### Внешнее строение

Ни головогрудь, ни abdomen не несут явных признаков сегментации, и каждый из отделов одет сплошным, жестким экзоскелетом. Две тагмы соединяются между собой с помощью подвижного сочленения, и обе на вентральной поверхности несут конечности. Длинный, похожий на острое хвостовой шип отходит от заднего конца abdomen.

Головогрудь имеет форму лошадиного копыта, отсюда происходит английское название этого животного — *horseshoe crab* (англ. *horseshoe* — копыто). Дорсальный экзоскелет представлен карапаксом. Его передний край напоминает нож бульдозера и соответственно используется для разрыхления мягкого грунта. Карапакс несет пару небольших простых глазков (они лежат медиально в его передней части), а также пару более крупных сложных глаз, расположенных латерально. Вентральная поверхность головогруды сильно вогнута и несет шесть пар придатков и рот.

Первая пара придатков представлена хелицерами. Они состоят из трех члеников и снабжены клешнями. За ними следуют четыре пары не специализированных ходных ног, характеризующихся более или менее сходным строением. Каждая нога состоит из шести члеников — коксы (соха), вертлуга (*trochanter*), бедра (*femur*), пателлы (*patella*), голени (*tibia*) и лапки (*tarsus*), причем два последних членика образуют клешню. У самцов первая

пара ходных ног (иногда их называют педипальпами) служит для захватывания самки перед спариванием и лишена клешней. Двуветвистые конечности шестой пары также не имеют клешней и используются для движения в мягком грунте. Каждая из таких толкательных ножек снабжена четырьмя листовидными выростами, прикрепленными к концу первого членика тарзуса. Кокса этой конечности несет латеральный, похожий на шпатель экзоподит, или флабеллум. Роль собственно локомоторной конечности выполняет эндоподит. Коксы, относящиеся к второй — шестой парам конечностей, имеют зазубренную гнатобазу, направленную к средней линии тела. Спереди над ротовым отверстием нависает верхняя губа (*labrum*), или гипостом, прикрывающая передний край пищевой бороздки.

Брюшко также не сегментировано и имеет вогнутую вентральную поверхность. Его передний конец входит в небольшую вырезку, расположенную на заднем крае головогруды. Вогнутая вентральная поверхность abdomen представляет собой жаберную камеру, служащую для защиты расположенных в ней брюшных ножек, преимущественно листовидных жабр. Брюшко мечехвостов образовано девятью слившимися сегментами. Сами сегменты видны не очень хорошо, но об их количестве можно судить по внешним признакам, т.е. по придаткам, следам прикрепления мышц и латеральным шипам. Девятый сегмент представляет собой рудиментарное заднебрюшие, тогда как сегменты 1 — 8 составляют переднебрюшие. Рудиментарный первый сегмент сливается с головогрудью и, по-видимому, морфологически перестает быть частью abdomen. Придатки этого сегмента — это небольшие одночлениковые хиларии (ед. число — *chilarium*).

Второй брюшной сегмент несет пару крупных дорсальных шиловидных отростков и две слившиеся конечности, образующие широкую плоскую половую крышку с парными мужскими или женскими половыми отверстиями на задней поверхности. Эти и другие брюшные придатки имеют две ветви и состоят из лежащего в основании протоподита и отходящих от него эндоподита и экзоподита. Протоподит и экзоподит широкие и плоские, тогда как эндоподит более тонкий и больше похож на конечность.

Сегменты с третьего по седьмой включительно несут парные жаберные книжки и по два крупных латеральных шипа, обладающих подвижностью. Жаберные книжки по происхождению являются плавательными ножками, которые вторично специализировались как органы дыхания. Молодые мечехвосты используют их для плавания, но взрослые особи практически не покидают дно. Жабры, как и половая крышка, двуветвисты, но в отличие от последней несут на задней поверхности многочисленные листовидные пластинки —

ламеллы. Ламеллы являются выростами экзоподита, а эндоподиты выполняют функцию органов чувств.

Восьмой сегмент несет боковые шипы, но не имеет жабр, а девятый сегмент лишен и шипов, и жабр. От девятого сегмента назад отходит длинный хвостовой шип (тельсон). В основании хвостового шипа залегают специальные мышцы, которые обеспечивают его подвижность. Если мечехвост случайно перевернулся навзничь, он отталкивается шипом от грунта и возвращается в исходное положение. Анус открывается вентрально на мягком участке покровов между девятым сегментом и хвостовым шипом. Большое количество клешней и длинный острый хвостовой шип придают мечехвостам устрашающий вид, хотя эти животные вполне безобидны. Клешни у них слабые, а шип не используется ни для защиты, ни для нападения.

### **Питание**

Мечехвосты — всеядные животные, питающиеся бентосными моллюсками, червями и другими организмами. Входят в их диету и водоросли. В отличие от остальных ныне живущих хелицерных пищеварительный тракт мечехвостов приспособлен к перевариванию твердой пищи. Гнатобазы правых и левых ходных ног образуют пищевую бороздку вдоль средней линии головогруды. Бороздка начинается между толкательными ножками и тянется вперед ко рту, расположенному почти посередине головогруды. Задний конец пищевой бороздки прикрыт хиляриями. Поскольку кишечник имеет форму буквы J, рот обращен в сторону переднего конца бороздки. Животное захватывает своими многочисленными клешнями мелких беспозвоночных и помещает их в область пищевой бороздки. Движения конечностей при ходьбе и питании сопровождаются движением их кокс, в результате чего гнатобазы измельчают и размалывают пищу в пищевой бороздке. Зубцыдвигающихся гнатобаз проталкивают пищу вперед, в сторону ротового отверстия. Гнатобазы толкательных ножек несут по одному крупному зубу (моляру). Молярами мечехвост раздавливает твердую пищу, например мелких двустворчатых моллюсков или ракообразных.

Эктодермальная передняя кишка выстлана кутикулой и состоит из пищевода и провентрикулюса. Последний включает тонкостенный, эластичный зоб для хранения пищи и мускулистый жевательный желудок, кутикулярная выстилка которого несет зубцы. В мускулистом желудке пища сильно измельчается, а неперевариваемые остатки отрываются. Мускулистый желудок отделен от средней кишки пилорическим клапаном.

Энтодермальная средняя кишка подразделена на расположенный спереди короткий желудок и собственно кишку, которая тянется назад. В желудок открываются печеночные протоки двух пар крупных пищеварительных желез (гепатопанкреасов). Каждая железа состоит из огромного количества очень тонких разветвленных трубочек, их просвет сообщается с просветом средней кишки. Пищеварительные железы занимают большую часть гемоцеля головогруды и абдомена и являются местом внеклеточного пищеварения и абсорбции. Обычно железы окрашены в коричневый цвет, но в них часто можно обнаружить белые конкреции фосфата кальция. Избыточный фосфат кальция из крови поглощается пищеварительными железами, осаждается в просвете желез и далее поступает в просвет средней кишки, откуда вместе с фекалиями выводится наружу. Эпителий средней кишки секретирует перитрофическую мембрану, состоящую из хитина и мукопротеинов, она одевает пищевую массу и фекалии. Эктодермальная задняя кишка представляет собой короткий, выстланный кутикулой ректум, заканчивающийся анальным отверстием. Ткани мечехвоста смертельно опасны для хищников. Имеются сообщения о высокой концентрации саксотоксина во внутренностях обитающего в Азии *Carcinoscorpius*. \*

### **Внутренний транспорт**

Полость тела мечехвостов представляет собой гемоцель, тогда как целом остается зачаточным. Длинное трубковидное сердце тянется по средней линии тела от заднего конца провентрикулюса почти до хвостовой иглы. Оно лежит в дорсальной части гемоцеля и заключено в перикардиальный синус.

Во время диастолы кровь поступает в сердце из перикардиального синуса через девять пар остий. Во время систолы кровь выбрасывается из сердца по хорошо развитой артериальной системе, состоящей из аорты, которая ведет в переднюю часть головогруды, и многочисленных парных боковых артерий. По артериям кровь достигает синусов гемоцеля, в которых располагаются различные внутренние органы. Затем она поступает в два расположенных вентрально крупных продольных синуса, а оттуда к листовидным жабрам, где и обогащается кислородом. Те же самые движения жабр, которые создают вентилирующий ток воды, обеспечивают и ток крови через жаберные ламеллы. Из жабр обогащенная кислородом кровь возвращается в окружающий сердце перикардиальный синус. В крови растворен дыхательный пигмент гемоцианин и содержатся два типа гемоцитов. Гранулоциты отвечают за свертывание крови, а цианоциты продуцируют гемоцианин. Из-за того, что из взрослого мечехвоста можно получить большой объем крови, они являются излюбленным объектом физиологов и биохимиков, изучающих гемоцианин и другие компоненты крови.

### **Дыхание**

Дыхание осуществляется с помощью многочисленных плоских листовидных ламелл, расположенных на задней поверхности пяти пар жабр. Последние лежат в жаберной камере на вентральной поверхности живота. Ламеллы представляют собой тонкие, пластинчатые выросты покровов, покрытые тонкой кутикулой. Они ориентированы параллельно друг другу и напоминают книгу с большим количеством листов. Экзоподит каждой жабры несет от 80 до 200 ламелл. Совокупная площадь дыхательной поверхности всех ламелл составляет около 2 м<sup>2</sup>. Гемоцель продолжается внутрь каждой ламеллы, тонкая кутикула которых не препятствует газообмену между кровью и окружающей средой.

Ритмичные движения жабр поддерживают постоянный ток воды через жаберную камеру. В последнюю вода поступает со спинной стороны тела через боковые щели между головогрудью и брюшком. Затем вода движется назад по вентральной поверхности живота, омывая ламеллы, и выбрасывается наружу по бокам от хвостового шипа. Чувствительные флабеллюмы толкательных ножек, расположенные во входящем потоке, отслеживают качество воды, поступающей в жаберную камеру.

### **Экскреция**

Как и у большинства водных животных, у мечехвостов азотистый обмен осуществляется по аммонотелическому типу. Аммоний, другие продукты обмена и токсины выводятся за счет диффузии через проницаемые поверхности жаберных ламелл. С помощью жабр осуществляется также регуляция ионного состава. Специализированный эпителий ламелл переносит ионы из окружающей среды в кровь. В солоноватоводной среде осморегуляция осуществляется четырьмя парами мешковидных нефридиев, которые выводят некоторые метаболиты, токсины и отработанные гормоны. С каждой стороны тела залегают по четыре кирпично-красных мешковидных нефридия (коксальные железы), объединенных общим протоком, мочевой пузырь и нефридиопор. Нефридиопоры открываются на коксах пятой пары конечностей. У эмбрионов закладывается по два мешковидных нефридия в каждом сегменте головогруды, но у взрослых животных две пары полностью исчезают.

### **Нервная система и органы чувств**

Центральная нервная система мечехвостов демонстрирует все признаки цефализации. В ней доминируют крупный мозг, или супраэзофагальный ганглий, расположенный над пищеводом, две околопищеводных коннективы и субэзофагальный ганглий, расположенный под пищеводом. Мозг представляет собой синцеребрум, состоящий из двух пар крупных нейромеров. Глаза иннервируются протоцеребрумом, а хелицеры — второй парой нейромеров, которые традиционно считаются гомологичными тритоцеребруму. Субэзофагальный ганглий состоит из слившихся ганглиев остальных головогрудных сегментов и первых двух сегментов живота. Два продольных нервных ствола, которые идут назад от субэзофагального ганглия, несут пять пар ганглиев, принадлежащих сегментам брюшка и иннервирующих соответственно пять пар жабр.



Латеральные глаза относятся к типу сложных глаз. Каждый из них состоит примерно из 1 000 омматидиев. Ретинула омматидия образована 8—14 ретинулярными клетками. Они окружают образуемый ими центрально расположенный рабдом. Каждый омматидий имеет роговичную линзу (или кутикулярный конус), концентрирующую лучи света на рабдоме. Омматидий окружают проксимальные и дистальные пигментные клетки. Возможно, мечехвосты способны заметить движение, но у них слишком мало омматидиев, чтобы сформировать изображение. Относительно простое строение «сложных» глаз мечехвостов привлекает к ним внимание нейрофизиологов, которые часто используют их для изучения связи между стимулом и аксональным ответом в сложных глазах членистоногих.

Расположенные медиально глазки (оцелли) устроены по типу пигментного бокала и снабжены сферической кутикулярной линзой. На вентральной поверхности карапакса присутствует также рудиментарный вентральный глазок. Кроме того, разнообразные сенсиллы выполняют функции механорецепторов, хеморецепторов или осморецепторов.

### **Размножение и развитие**

Мечехвосты раздельнополы и обладают истинным наружным оплодотворением, которое членистоногим в целом несвойственно. Парные гонады представляют собой дериваты целома. Яичники и семенники образованы сильно ветвящимися трубочками, которые свободно располагаются в гемоцеле и переплетаются с трубчатыми отростками пищеварительных желез. Половые протоки соединяют гонады с гонопорами, расположенными на протоподитах половой крышки — специализированных конечностях второго абдоминального сегмента. Сперматозоиды имеют жгутик, его аксонема в зависимости от вида характеризуется формулой  $9 + 2$  или  $9 + 0$ .

«Спаривание» и откладка яиц происходят у *Limulus* во время чрезвычайно сильных приливов в полнолуние или новолуние весной и летом. Самцы и самки мигрируют на мелководье и скапливаются вдоль берегов узких проливов, губ и эстуариев. Более мелкий самец забирается на брюшной щит самки и удерживается там с помощью первой пары крючковидных ходных ног (педипальп). Тем временем самка выкапывает в песке ямку у верхней границы прилива и откладывает от 2000 до 30000 крупных яиц. За один сезон она может отложить до 75 000 яиц. После того как яйца отложены, самец выпускает на них сперму. Пара расходится, яйца прикрываются песком и остаются в нем. В результате эмбрионального развития формируются личинки, они покидают ямки в песке и выходят в воду, когда отмель снова окажется залитой во время следующего сильного весеннего прилива.

Яйцо покидает трилобитная личинка, названная так из-за своего сходства с трилобитом, длиной около 1 см, она может плавать и зарываться в песок. Личинка напоминает взрослого мечехвоста, за исключением того, что ее хвостовой шип едва выражен и имеется лишь две пары жабр из пяти. Все остальные придатки у нее есть, так же как и оба типа глаз. В процессе последующих линек добавляются недостающие жабры, удлиняется хвостовой шип, молодое животное приобретает форму взрослого организма. Карапакс молодых мечехвостов, обычных на песчаных литоралиях, за первый год жизни достигает ширины 4 см. Половая зрелость наступает только после достижения 9—12-летнего возраста, а общая продолжительность жизни

### **Класс Arachnida - Паукообразные**

Почти все современные хелицеровые представлены паукообразными, число которых насчитывает около 70000 описанных и не менее миллиона или даже более видов, которые еще предстоит открыть и описать. Этот таксон включает как хорошо знакомых животных — пауков, скорпионов, клещей, так и ряд менее известных групп. Существует около 11 главных таксонов паукообразных, но более 80 % видов составляют пауки и клещи. Почти все паукообразные — это наземные хищники.

В группу Arachnida входят Scorpiones (скорпионы), Palpigradi (кенении), Uropigi (телефоны, или жгутоногие), Agapeae (пауки), Amblypigi (фрины, или жгутоногие),

Pseudoscorpiones (лжескорпионы), Solifugae (сольпуги, или фаланги), Opiliones (сенокосцы), Ricinulei (рицинулы) и клещи (Acari), причем все они в линнеевской классификации рассматриваются как отряды.

Паукообразные представляют собой один из двух таксонов членистоногих, представители которого наиболее успешно освоили наземный образ жизни. Вторым таким таксоном являются трахейнодышащие (Tracheata) — разнообразные многоножки и насекомые. Представители обоих таксонов совершенно независимо друг от друга заселили наземные места обитания, адаптировались к ним и широко распространились на суше. Большинство проблем, связанных с проживанием в негостеприимной наземной среде, были решены паукообразными и трахейнодышащими независимо, но у них была общая отправная точка — древнее членистоногое животное с присущими ему морфологическими и физиологическими особенностями. В результате возникли две эволюционные линии во многом похожих друг на друга животных. Однако необходимо постоянно помнить, что какие-то свойственные им общие признаки были унаследованы от общего предка, а какие-то являются конвергентными и приобретены ими вторично в процессе адаптации к жизни на суше.

К паукообразным относятся все ныне живущие наземные хелицеровые и те немногие виды, которые вторично вернулись в водную среду обитания. Как все успешные завоевания суши, переход паукообразных от существования в воде к жизни в наземных местах обитания потребовал от них фундаментальной морфологической и физиологической перестройки тела, унаследованного от предковой формы (водного членистоногого). В первую очередь речь идет о сохранении влаги в организме, ибо для наземных организмов это становится самой важной задачей. Чтобы уменьшить потери воды, эпикутикула приобрела наружный восковой слой. Жаберные книжки в процессе адаптации к воздушному дыханию у паукообразных преобразовались в легочные книжки. Позднее органами воздушного дыхания в обеих группах становятся трахеи. Удаление конечных продуктов азотистого обмена осуществляется по урикотелическому типу, а органами выделения становятся мальпигиевы сосуды. Сегментарные придатки преобразовались в ходные ноги, специально приспособленные для передвижения по суше. Появились специализированные сенсиллы, эффективно функционирующие в воздушной среде. Представители разных таксонов независимо друг от друга приобрели ряд уникальных новых признаков, в частности способность производить шелк (пауки, псевдоскорпионы и некоторые клещи), ядовитые железы (скорпионы, пауки и псевдоскорпионы).

Появление ископаемых представителей существующих ныне наземных таксонов паукообразных датируется началом девона, а ископаемые скорпионы известны еще из силурийских отложений. Силурийские скорпионы были водными животными, современниками гигантских щитней, от которых, возможно, они и произошли. Гигантские щитни, или эвриптерида, были крупными морскими животными со сложными глазами. Длина некоторых из них превышала 1 м. Первое наземное паукообразное, относившееся к ныне вымершему таксону Trigonotarbid, появилось в верхнем силуре и было родственно паукам. К скорпионам они не имели прямого отношения — в палеонтологической летописи эти организмы появляются задолго до первых наземных скорпионов, остатки которых обнаруживаются лишь в каменноугольном периоде. Настоящие пауки, а также лжескорпионы, амблипиги и клещи появляются в девоне. Большинство остальных таксонов возникло в карбоне.

### **Внешнее строение**

Паукообразные, относящиеся к самым разным таксонам, имеют общий для всех хелицеровых план строения: их тело разделено на две тагмы, передний цефалоторакс (головогрудь) и расположенный сзади абдомен (брюшко). Несегментированная головогрудь на спинной стороне покрыта карапаксом, который у представителей большинства таксонов представляет собой единый склерит, хотя у некоторых он разделен. Сегментация брюшка

обычно хорошо выражена, однако у представителей некоторых таксонов, в том числе и весьма значимых, она исчезает.

Придатки головогруды сходны у всех паукообразных. Самые первые из них, хелицеры, состоят из 2—3 члеников, снабжены клешней и используются для питания или защиты. Иногда хелицеры снабжены ядовитыми или продуцирующими шелк железами. Хелицеры закладываются у эмбриона позади ротового отверстия, но у взрослых располагаются перед ним.

Вторая пара придатков представлена состоящими из шести члеников педипальпами, которые могут заканчиваться клешней, а могут быть похожи на обычную конечность. Педипальпы выполняют самые разнообразные функции: участвуют в добывании и удерживании пищи и локомоции, используются для защиты или копания грунта, играют важную роль в репродукции или выполняют функции органов чувств. У многих паукообразных коксы педипальп снабжены гнатобазами, служащими для измельчения пищи в предротовой полости.

Остальные четыре пары придатков — это ходные ноги, каждая из которых состоит из семи члеников. Проксимально располагается кокса (соха), далее следуют вертлуг (trochanter), бедро (femur), надколенник (patella), голень (tibia), предлапка (metatarsus) и лапка (tarsus). Коксы первой пары ног часто снабжены гнатобазами. Во многих случаях коксы смещены к средней линии тела, где они фактически замещают стерниты и играют роль панциря на брюшной поверхности тела. Ходные ноги имеют внутренние мышцы-сгибатели, но у большинства паукообразных выпрямление конечности осуществляется гидростатически, за счет повышения давления крови в гемоцеле. Однако у представителей некоторых таксонов имеются мышцы-разгибатели (скорпионы, псевдоскорпионы, сенокосцы и сольпуги). Ходные ноги заканчиваются коготками и часто несут сенсорные структуры — трихоботрии и щелевидные органы чувств. Иногда конечности модифицируются для выполнения разнообразных функций, непосредственно с локомоцией не связанных.

Головогрудь и брюшко могут соединяться тонкой перемычкой — стебельком, формирующимся из седьмого сегмента, однако у многих форм тело лишено этой перетяжки. У клещей головогрудь и брюшко полностью сливаются, и граница между ними неразличима. У представителей большинства таксонов брюшко сегментировано подобно тому, как это имеет место у гигантских щитней и скорпионов, а экзоскелет образующих их сегментов представлен склеротизованными тергитами и стернитами. Иногда оно разделено на переднебрюшие и заднебрюшие. У клещей и большинства пауков склериты и другие признаки сегментации брюшка утрачены. Брюшко обычно не несет конечностей, а если они имеются, то не похожи на ходные ноги и сильно видоизменены. Они могут превращаться в легочные книжки, паутинные бородавки, половую крышечку и гребешки (гребневидные органы). Тельсон обычно не выражен, однако у некоторых форм он сохраняется в модифицированном виде. Таковы, например, хвостовая игла скорпионов или жгутовидный чувствительный придаток на заднем конце брюшка кенений (Palpigradi), телефонов (Uropygi) и шизомид (Schizomida).

### Питание

Все паукообразные, за исключением некоторых клещей и сенокосцев, являются хищниками. Переваривание начинается еще вне тела, в рот попадает только жидкая пища, а кишка приспособлена к перевариванию жидкости. Большая часть кишечника, в том числе рот и трубочки пищеварительных желез, имеет очень узкий просвет, не позволяющий проходить крупным частицам пищи. Добычей обычно служат мелкие членистоногие, которых паукообразные захватывают и убивают с помощью хелицер и/или педипальп, а потом пережевывают или хотя бы разрывают на куски. Пища переваривается в преоральной полости и только потом проглатывается. Преоральная полость представляет собой карман, образованный передним концом карапакса и расположенными здесь придатками. Она не входит в состав пищеварительного тракта, а лишь предшествует ему. В нее из ротового отверстия выделяются пищеварительные ферменты, поступающие из средней кишки по

пищеводу. Они смачивают и гидролизуют пережеванную или измельченную добычу, находящуюся в преоральной полости. Получающаяся в результате такой обработки мелкодисперсная взвесь частично переваренных пищевых частиц затем всасывается через рот в переднюю кишку.

Передняя кишка состоит из выстланной кутикулой глотки, пищевода и иногда желудка. Либо глотка, либо желудок функционируют как мышечный насос. В передней кишке часто имеется фильтр из щетинок, исключающий попадание частиц, которые могли бы закупорить трубочки пищеварительных желез. Густая жидкость попадает в среднюю кишку и пищеварительные железы в виде смеси молекул и микроскопических частиц. Дальнейшее внеклеточное пищеварение, а также абсорбция, фагоцитоз и внутриклеточное пищеварение протекают в средней кишке и пищеварительных железах. Задняя кишка, в состав которой могут входить тонкий кишечник, клоака и прямая кишка (ректум), соединяет среднюю кишку с анусом. В ректуме осуществляется реабсорбция воды, обезвоживаются и формируются фекалии.

### Дыхание

Органами газообмена у паукообразных служат либо легкие, устроенные по типу легочных книжек, либо трахеи, причем и те, и другие представляют собой глубокие впячивания экзоскелета в гемоцель. У некоторых мелких паукообразных нет специализированных участков покровов для осуществления газообмена. В этих случаях в дыхании участвуют покровы всей поверхности тела (кенении и часть клещей).

Считается, что легочные книжки произошли от жаберных книжек при выходе водных паукообразных на сушу. Вероятно, у некоторых паукообразных (пауков, сенокосцев, лжескорпионов) трахеи развились из легочных «книжек», в то время как у других представителей этой группы (сольпуги, клещи) они возникли независимо, возможно, из аподем. Жаберные книжки сформировались из экзоподитов брюшных конечностей водных хелицероных. Вследствие этого легочные книжки и любые трахеи, возникшие на их основе, представляют собой сильно модифицированные брюшные конечности.

Легочная книжка помещается в склеротизованном мешковидном углублении покровов вентральной поверхности живота — атриуме. С помощью щелевидного дыхальца (стигмы) полость атриума сообщается с наружной средой. От его передней стенки внутрь отходят многочисленные тонкие, плоские, наполненные кровью ламеллы. Короткие клиновидные столбики между ламеллами не дают им слипаться, позволяя воздуху свободно циркулировать между ними. Через тонкую проницаемую кутикулу ламеллы осуществляется газообмен между воздухом, находящимся в просвете между ламеллами, и кровью в ламелле. Заполненная кровью полость ламеллы составляет часть легочного синуса, окружающего легкое.

Газы поступают в атриум и покидают его главным образом за счет диффузии через дыхальца. Вентиляция атриума может осуществляться с помощью мышцы, при сокращении которой его объем увеличивается и воздух активно засасывается внутрь через дыхальце. При расслаблении мышцы эластичные кутикулярные стенки атриума возвращаются в исходное состояние, его объем уменьшается, и воздух выталкивается наружу через дыхальце. Хотя легочные «книжки» были исходными органами дыхания паукообразных, в настоящее время они сохранились только у скорпионов (четыре пары), пауков (одна или две пары), фрин (две пары) и телифонов (две пары). Кровь переносит газы от легких к тканям. Трахеи были приобретены паукообразными независимо от трахейнодышащих (многоножек и насекомых), и между ними имеются существенные отличия. Как и легкие, трахеи — это выстланные кутикулой трубчатые впячивания покровов. Трахеи берут начало от дыхалец (стигм) на поверхности тела и глубоко заходят в гемоцель. У паукообразных трахеи омываются кровью и не контактируют непосредственно с клетками, в которых протекает обмен веществ. Таким образом, перенос кислорода к тканям осуществляется кровью. В этом заключается существенное отличие трахей паукообразных от трахей насекомых. У последних трахеи непосредственно контактируют с клетками и даже проникают в них, так что кровь в

переносе кислорода участия не принимает. Трахеи сохраняют воду лучше, чем легочные мешки. Сильнее всего они развиты у мелких паукообразных, поскольку легочные книжки характеризуются высоким значением отношения площадь поверхности/объем, что приводит к избыточной потере воды. Паукообразные имеют два типа трахей. Ситовидные трахеи, будучи производными легочных книжек, состоят из дыхальца и атриума, который несет многочисленные ламеллы. Однако сами ламеллы скорее представляют собой тонкие разветвленные трубочки, а не плоские листки. Ситовидные трахеи встречаются у некоторых пауков, лжескорпионов и ризинулей. Трубочатые трахеи имеют вид разветвленных или простых неветвящихся трубочек, которые отходят по одной от стигм на поверхности тела. Трубочатые трахеи обнаружены у сенокосцев, большинства пауков, клещей и сольпуг. Они имеют разное происхождение, ибо в одних случаях сформировались на основе легочных книжек, а в других — это модифицированные полые аподемы. Несомненно, что в разных таксонах паукообразных трахеи возникали независимо и неоднократно.

### **Внутренний транспорт**

Сердце представляет собой расположенную дорсально мышечную трубку, лежащую в передней части брюшка, и только в редких случаях продолжающуюся в голову. В самом примитивном случае сердечная трубка длинная и несет семь пар посегментно расположенных остий, однако у представителей разных отрядов сердце в различной степени подвергается редукции. Мелкие паукообразные, такие как кенении (*Palpigradi*) и большинство клещей, вторично полностью утратили сердце. Стенка сердца образована преимущественно кольцевыми мышцами, однако снаружи располагаются еще слои продольных мышц и соединительной ткани. Сердце заключено в перикардиальный синус.

От переднего и заднего концов сердца берут начало передняя и задняя аорты соответственно. По бокам от него отходят парные сегментарные артерии. Передняя аорта доставляет кровь в перивисцеральный синус головы и обеспечивает центральную нервную систему питательными веществами и кислородом. Задняя аорта и сегментарные артерии снабжают кровью перивисцеральный синус брюшка. Кровь обогащается кислородом в ламеллах легочных книжек и/или омывая трахеи. Каждое легкое паукообразных заключено в легочный синус. Кровь поступает в него из перивисцерального синуса. В состав легочного синуса входит внутреннее пространство ламелл легочных книжек. От каждого легочного синуса к перикардиальному синусу идет пневмоперикардиальная вена, несущая обогащенную кислородом кровь от легких к сердцу. Кровь некоторых паукообразных, имеющих легкие (скорпионов и многих пауков), содержит дыхательный пигмент гемоцианин.

### **Экскреция**

Выведение азотистых продуктов обмена, образующихся в результате метаболизма белков и нуклеиновых кислот, обычно связано с большими потерями воды, и наземные животные должны так перестраивать свой азотистый обмен, чтобы для удаления его конечных продуктов не требовалось много воды. Поскольку для выведения аммония, производимого водными животными, необходимо большое количество воды, паукообразные экскретируют главным образом гуанин, аденин, ксантин или мочевую кислоту. Эти вещества относительно нетоксичны, практически нерастворимы и требуют незначительного количества воды для удаления их из организма.

Для удаления отходов подобного рода паукообразные используют экскреторные органы двух типов. Мешковидные нефридии, или коксальные железы, были унаследованы ими от водных предков. Мальпигиевы сосуды были приобретены паукообразными (как и трахейнодышащими), по крайней мере, один раз, хотя не исключено, что это происходило неоднократно. Представители некоторых таксонов паукообразных имеют и мешковидные нефридии, и мальпигиевы сосуды, тогда как у других присутствуют либо одни, либо другие. Мешковидные нефридии, возникшие из целомических мешков, обычно приурочены к

одному или двум сегментам головогруды, и их протоки открываются в основании кокс этих сегментов.

Мальпигиевы сосуды представляют собой трубчатые выросты кишечника, расположенные рядом с границей средней и задней кишок. Мальпигиевы сосуды паукообразных имеют энтодермальное происхождение и формируются за счет средней кишки, тогда как у трахейнодышащих они являются производными задней кишки и соответственно имеют эктодермальное происхождение.

В крови паукообразных можно обнаружить группы нефроцитов — крупных, способных к фагоцитозу клеток. Нейроциты свободно перемещаются в гемоцеле и поглощают продукты обмена. Последние либо просто накапливаются в их цитоплазме, либо подвергаются детоксикации и затем возвращаются в кровь.

### **Нервная система и органы чувств**

Центральная нервная система паукообразных характеризуется далеко зашедшей цефализацией. Признаком этого может служить концентрация ганглиев в головогруды. Мозг состоит всего из двух отделов. Протоцеребрум включает оптические центры и соединен с глазами оптическими нервами. Пара иннервирующих хелицеры ганглиев обычно рассматривается как гомолог тритоцеребрума мандибулят. Дейтоцеребрум отсутствует. Большинство (или все) ганглии сегментов головогруды и брюшка смещаются вперед и образуют крупный субэзофагальный ганглий, занимающий большую часть объема гемоцеля головогруды. У всех паукообразных от субэзофагального ганглия отходят чувствительные и моторные нервы к педипальпам и всем остальным конечностям головогруды. У большинства паукообразных брюшные ганглии входят также в состав субэзофагального ганглия, и только у относительно примитивных скорпионов сохраняется абдоминальный отдел нервного ствола, несущий обособленные ганглии брюшных сегментов. Мозг и субэзофагальный ганглий соединены околкишечными коннективами.

Большинство паукообразных обычно имеет органы чувств трех типов. Это самые разнообразные чувствительные щетинки, глаза и щелевидные органы чувств. Щетинки, главные органы чувств у большинства паукообразных, представлены механорецепторами, хеморецепторами и трихоботриями. Трихоботрии (trichos — волосок, bothrium — чаша) — это механорецепторы, служащие для определения слабых движений воздуха. Трихоботрия представляет собой длинную тонкую твердую щетинку, прикрепленную ко дну чашевидного углубления кутикулы — ботрии. Щетинка соединена с кутикулой, выстилающей дно ботрии, с помощью тонкой кутикулярной мембраны. Такое гибкое соединение позволяет щетинке изменять положение в ответ на малейшее давление. К проксимальному концу основания щетинки прикреплены дендриты не менее четырех чувствительных нейронов, что позволяет этой сенсорной системе определять направление действия стимула. Щетинки отклоняются под влиянием самых незначительных движений воздуха, и это перемещение активирует дендриты. Потоки воздуха, создаваемые движениями крыльев насекомых, могут стимулировать трихоботрии, позволяя тем самым слепому пауку ловить мух. Трихоботрии особенно распространены у паукообразных, у которых они играют важную роль, но имеются они и у насекомых.

Предки паукообразных имели латеральные сложные глаза и медиальные простые глазки (оцеллы), устроенные по типу пигментных бокалов. Хотя некоторые ископаемые скорпионы и обладали крупными сложными глазами, похожими на глаза мечехвостов, у современных паукообразных они редуцировались до 3—5 маленьких глаз с крайне модифицированными омматидами. Омматидий латеральных глаз паукообразных, в отличие от сложных глаз других членистоногих, слились и имеют одну общую роговичную линзу и общую сетчатку. Современные паукообразные могут обладать либо латеральными, либо медиальными глазами. У некоторых имеются и те, и другие. Существуют и слепые формы, у которых глаза отсутствуют.

Фоторецепторные клетки могут быть направлены в сторону, откуда поступает свет, либо в противоположную сторону, как в обращенных, или инвертированных, глазах. У

некоторых паукообразных имеются только эвертированные или только инвертированные глаза, но у многих пауков присутствуют глаза обоих типов.

Щелевидные органы чувств — это кутикулярные сенсорные структуры, которые воспринимают мельчайшие напряжения, возникающие в экзоскелете при его деформации. Они реагируют на нагрузки, которые испытывают гибкие сочленения при движении организма и функционально являются проприоцепторами. Щелевидные органы чувств могут также воспринимать направление силы тяжести и вибрацию воздуха. Каждый из них состоит из длинной, узкой щели в экзоскелете длиной от 8 до 200 мкм и шириной 1 — 2 мкм. Снаружи щель прикрыта очень тонкой кутикулярной мембраной. Дендриты рецепторного нейрона соединены с внутренней поверхностью мембраны. Напряжение, возникающее в экзоскелете, приводит к сжатию щели, она сужается, мембрана прогибается внутрь. В ответ на деформацию мембраны дендрит деполяризуется, и в мозг поступает соответствующий сигнал. Щелевидные органы чувств имеются у всех паукообразных, но наибольшего разнообразия они достигают у пауков. Щелевидные органы чувств часто располагаются поодиночке или собраны в группы; в последнем случае их называют лировидными органами. Лировидные органы находятся вблизи сочленений склеритов экзоскелета, тогда как одиночные щелевидные органы обычно в большом количестве распределены по всему телу и конечностям, где они ориентированы параллельно продольной оси члеников. Паук *Cupiennius salei*, например, имеет около 3000 щелевидных органов, частично входящих в состав лировидных органов и частично одиночных.

Отсутствие антенн на первом головном сегменте у многих паукообразных компенсируется преобразованием в чувствительные придатки каких-то других конечностей. Иногда это бывает одна из пар ходных ног. У представителей некоторых таксонов тельсон преобразован в длинный чувствительный придаток, или жгут (флагеллум), функционирующий как задняя антенна.

### **Размножение и развитие**

Все паукообразные — раздельнополые животные. Для них характерно только внутреннее оплодотворение, но перенос спермы может осуществляться как прямым, так и косвенным способами. Некоторые представители имеют пенис, с помощью которого в процессе копуляции сперма непосредственно передается самке (прямой перенос семени). Многие же организмы — скорпионы, уропиги, шизомиды, псевдоскорпионы, амблипиги — передают сперму в сперматофорах (косвенный перенос семени). По-видимому, это исходный способ оплодотворения самки у паукообразных, возникший как приспособление к размножению на суше. Косвенный перенос спермы, только без сперматофоров, имеет место у пауков. Половые отверстия и у самцов, и у самок обычно располагаются на вентральной стороне второго брюшного сегмента. Гонады лежат внутри брюшка и могут быть либо одиночными, либо парными.

Многие виды перед копуляцией осуществляют сложный ритуал ухаживания. Представители обоего пола, особенно самки, реагируют на химические, тактильные или зрительные сигналы, исходящие от потенциального партнера. Эти сигналы не только позволяют особям одного вида узнавать друг друга, но и вызывают ряд сложных взаимных действий партнеров. Они приводят партнеров в состояние готовности к копуляции: животные принимают определенные позы, необходимые для успешного совершения косвенного переноса спермы. Подобное сложное поведение имеет особенно важное значение для активных хищников, ибо позволяет самке распознать в самце партнера для спаривания, а не легкую добычу. Большинство паукообразных откладывают яйца, но для всех скорпионов и некоторых клещей характерно рождение.

### **Разнообразие паукообразных**

#### **Scorpiones (скорпионы)**

Скорпионы принадлежат к древнему таксону, ископаемые представители которого встречаются начиная с силура. Силурийские и девонские скорпионы вели водный образ жизни, имели жаберы, а клешни на ногах отсутствовали. Наземные скорпионы появились в

девоне. Описанные 1200 видов современных скорпионов распространены преимущественно в тропиках и субтропиках, но встречаются на всех континентах, за исключением Антарктиды. В Западном полушарии их можно встретить от южной Канады до юга Южной Америки, а в Северной Америке скорпионы наиболее многочисленны на юго-востоке и юго-западе.

Скорпионы — это преимущественно ночные животные, ведущие скрытный образ жизни. В дневное время они прячутся под поваленными деревьями, корой или камнями, в расщелинах скал и в норках. Скорпионов можно обнаружить практически во всех наземных местах обитания, в том числе в лесах, на лугах и в пустынях, причем некоторые виды связаны с растительностью, известны также виды, живущие на деревьях и обитающие в пещерах, а небольшое число форм приурочено к морской литорали. Часто скорпионов можно обнаружить вблизи или даже внутри человеческого жилья, и привычка жителей пустыни вытряхивать обувь, прежде чем ее надеть, является мудрой предосторожностью. Многие виды характерны для пустынных регионов, причем в аридной зоне Южной Калифорнии наблюдается самое большое в мире разнообразие видов скорпионов. Однако это вовсе не означает, что скорпионы населяют только засушливые места обитания. Многим требуется влажная окружающая среда, а некоторые живут в тропических лесах. Скорпионы обладают способностью светиться ярко-зеленым светом под ультрафиолетом, и их легко можно видеть ночью, используя ультрафиолетовую лампу.

Скорпионы — это относительно крупные паукообразные. Длина большинства представителей составляет 3—9 см. Самый маленький скорпион — обитатель пещер *Typhlochactas mitchelli*, достигающий лишь 9 мм в длину, а самый крупный — африканский *Hadogenes troglodytes* длиной 21 см. Длина некоторых скорпионов, живших в карбоне, составляла 86 см.

#### **Агапеае (пауки)**

Возможно, за исключением клещей, Агапеае (пауки) являются самым крупным таксоном паукообразных. Всего описано около 40000 видов пауков, которые группируются в 3000 родов, образующих примерно 100 семейств. В настоящее время на Земле, вероятно, существуют еще около 170000 видов. Плотность популяций пауков может быть очень большой. Так, в Великобритании на один гектар неповрежденного заросшего травой луга приходится более 5 млн пауков. Причиной удивительного эволюционного успеха пауков по сравнению с другими паукообразными, скорее всего, стало приобретение ими способности производить и использовать шелк. Многие особенности биологии пауков определяются использованием шелка, и по своей адаптивной значимости этот обретенный пауками новый признак может быть эквивалентен полету насекомых, поскольку оба нововведения обусловили возможность широкой адаптивной радиации. Зримым проявлением этих процессов стало огромное разнообразие видов. За немногими исключениями, пауки являются наземными животными и встречаются на всех континентах, кроме Антарктики. На суше их можно обнаружить практически повсюду, тогда как в море они отсутствуют полностью, а в пресных водоемах под водой обитает всего один вид. Пауков легко отличить от представителей большинства других отрядов паукообразных по наличию отчетливо выраженного стебелька между головогрудью и брюшком. Пауки являются также единственными паукообразными, обладающими особыми придатками на заднем конце брюшка — прядильными органами. Все пауки без исключения — агрессивные хищники.

Таксон Агапеае обычно подразделяется на три подтаксона — Mesothelae, Mygalomorphae (Orthognatha) и Araneomorphae. Большинство пауков, в том числе наиболее эволюционно продвинутые, относятся к третьей группе и имеют лабидогнатные острые когтевидные членики хелицер, которые совершают движения в поперечной (горизонтальной) плоскости, так что могут располагаться навстречу друг другу (рис. 18.18, Б). Более примитивные мигаломорфные пауки (тарантулы, пауки-птицееды и ктенизиды) имеют ортогаатные хелицеры, в которых когтевидные членики перемещаются только в продольной (вертикальной) плоскости. Совершать движения в поперечной плоскости они не могут и



соответственно не могут расположиться навстречу друг другу. Пауки из группы Mesothelae наиболее примитивны и помимо архаичных ортогнатных хелицер имеют сегментированное брюшко и ряд других столь же примитивных признаков.

### **Solifugae (сольпуги, или фаланги)**

Сольпуги образуют таксон, включающий от 800 до 1 000 тропических и субтропических паукообразных. В США несколько видов сольпуг обнаружено во Флориде и более 100 — на юго-западе, а некоторые заходят далеко на север, вплоть до Колорадо. Многие сольпуги встречаются в теплых сухих районах земного шара, но известны также виды, обитающие на лугах и в лесах. Сольпуги прячутся под камнями и в расщелинах, многие роют норки. Их длина варьирует от нескольких миллиметров до 7 см. Головогрудь на спинной стороне покрыта большим передним карапаксом, несущим на своем переднем крае пару близко расположенных медиальных глаз, и коротким задним карапаксом, или тергумом. Сочленение между передним и задним отделами карапакса сохраняет подвижность. В месте соединения крупного сегментированного брюшка с головогрудью имеется небольшое сужение.

Самая заметная деталь строения сольпуг — громадные, сильно выступающие вперед хелицеры, которые поднимаются вверх при сгибании головогруды в месте гибкого сочленения. Учитывая размеры сольпуг, можно сказать, что они обладают самыми большими челюстями среди всех существующих в мире животных. Каждая хелицера состоит из двух члеников, образующих клешню, причем подвижный членик перемещается в вертикальной плоскости. На нижней поверхности хелицеры несут стридуляционный орган. Длинные, похожие на ноги педипальпы заканчиваются своеобразным прикрепительным диском, который, пока не вывернут, обычно не заметен. Коксы педипальп преобразованы в гнатобазы, они измельчают пищу до начала ее внекишечного переваривания. Первая пара ног используется как антенны, а остальные три пары — для локомоции. Сегментированное брюшко большое, мягкое, имеет овальную форму и растяжимо. Оно соединяется с головогрудью своим широким основанием и несет на сегментах хорошо заметные тергиты и стерниты. Тельсон отсутствует. Сольпуги — хищники или всеядные животные, причем термиты составляют важную часть рациона многих видов, обитающих в Америке. Чувствительными педипальпами сольпуга определяет местоположение добычи, а с помощью хелицер убивает ее и разрывает на куски. Органы дыхания представлены сильно ветвящимися трахеями, которые, по-видимому, возникли независимо и в своем происхождении не связаны с легочными книжками. Трахеи сольпуг больше похожи на трахеи насекомых, чем на трахеи других паукообразных. Экскреторную функцию выполняют два мешковидных нефридия, нефроциты и два мальпигиевых сосуда. Сердце из брюшка заходит в головогрудь и несет восемь пар остий, два из которых находятся в головогрудь. Нервная система состоит из обычного мозга и субэзофагального ганглия, но в состав последнего входят не все брюшные ганглии. Вместо этого сегментарные ганглии задней части брюшка сливаются в отдельный ганглий, который смещен в переднюю часть абдомена. На коксах и вертлугах четвертой пары ног имеется от двух до пяти особых чувствительных органов — маллеолей («ракеток»).

У некоторых сольпуг перенос спермы не прямой и осуществляется с помощью сперматофоров. Самец хватается самку и своими непродолжительными прикосновениями и поглаживаниями приводит ее в состояние оцепенения. Затем он переворачивает самку и открывает своими хелицерами ее половое отверстие. Самец выпускает сперматофор на землю, поднимает его хелицерами и помещает в половое отверстие самки. Вся процедура занимает всего несколько минут, затем самец убегает. У американских сольпуг перенос спермы прямой, сперма передается от самца в половое отверстие самки без сперматофора.

### **Opiliones (сенокосцы)**

В группу Opiliones, или Phalangida, входят хорошо знакомые всем длинноногие паукообразные, которых называют сенокосцами. Всего описано 5000 или немногим более видов, обитающих в умеренном и тропическом поясах и предпочитающих влажные места

обитания. Сенокосцы встречаются в большом количестве среди растительности, в лесной подстилке, на стволах живых и поваленных деревьев, в гумусе и пещерах. Они не вырабатывают ни шелка, ни токсинов и не кусаются, хотя (очень редко) могут слегка ущипнуть. Широко распространенное мнение о том, что сенокосцы обладают чрезвычайно токсичным ядом, объясняется тем, что их путают с представителями семейства пауков Pholcidae, тоже имеющих длинные конечности. Эти пауки действительно внешне напоминают сенокосцев, но в отличие от последних производят сильный яд, хотя их хелицеры лишь вред человеку. Большинство сенокосцев — хищники, однако среди них немало растительноядных форм и типичных падальщиков. В отличие от других паукообразных, они способны поглощать оформленные кусочки пищи и переваривать их в кишечнике. Поступление пищевых частиц в пищеварительный тракт происходит неизбежно, поскольку в глотке сенокосцев отсутствует обычный фильтр из щетинок. Средняя длина тела сенокосцев без учета длины конечностей обычно составляет 5—10 мм, но некоторые тропические гиганты достигают 22 мм и имеют ноги длиной 160 мм. Самые крошечные, коротконогие виды, внешне напоминающие клещей, не превышают 1 мм в длину. Большинство сенокосцев окрашено в разные оттенки коричневого цвета, но встречаются красные, оранжевые, желтые, зеленые или пестрые виды. У ряда форм на теле имеются шипики.

### **Acari (клещи)**

Чрезвычайно разнообразный таксон Acari насчитывает около 40000 известных видов клещей<sup>53</sup> (рис. 18.40), причем, по осторожным оценкам, своего описания ждут еще около миллиона новых видов. Для человека это наиболее важные паукообразные, ибо они могут создавать серьезные проблемы в здравоохранении и экономике. Хотя большая часть клещей ведет свободный образ жизни, многие виды паразитируют на человеке, домашних животных и злаковых культурах. Другие повреждают пищевые продукты в хранилищах. Клещи — одни из самых вездесущих животных, причем свободноживущие наземные виды чрезвычайно многочисленны, особенно на растениях, во мхах, подстилке из листьев, гумусе, почве, гнилой древесине и детрите. Плотность их популяций огромна и, несомненно, превосходит плотность популяций представителей всех других отрядов паукообразных. Горсть лесной подстилки из листового опада часто содержит сотни особей, принадлежащих десяткам видов. Клещи — это единственные паукообразные, в значительных количествах присутствующие в водных местах обитания. Они обычны и в море, и в пресных водоемах. Несмотря на их обилие и значение для экономики, клещи не так хорошо изучены, как другие паукообразные.

Некоторые акарологи считают, что клещи представляют собой полифилетическую группу, имевшую несколько предков среди паукообразных, в том числе сенокосцев и рицинулей, и разделяют их на семь самостоятельных таксонов (отрядов). Однако большинство специалистов все же полагает, что это монофилетичная группа, и деление тела на две особые тагмы, гнатосому и идиосому, является аутапоморфным признаком, отличающим их от всех других паукообразных.

### **Филогения Chelicerata(Хелицеровых)**

Хелицеровые появились в ордовике или кембрии. Их предками, по-видимому, были представители группы Arachnomorpha — таксона древних членистоногих, в который входят трилобиты и еще несколько вымерших групп. Эти предковые формы хелицерат дали начало двум сестринским таксонам — Rynognonida и значительно более крупной группе Euchelicerata, к которой относятся Eurypterida, Xiphosura и Arachnida. Правда, иногда морских пауков рассматривают как сестринский таксон группы Chelicerata и не включают их в состав последних. Предки хелицеровых были, несомненно, водными организмами, но за исключением морских пауков, мечехвостов и некоторых клещей, современные хелицеровые обитают на суше. Главным эволюционным успехом хелицеровых следует считать широчайшую адаптивную радиацию наземных паукообразных, в основе которой лежит приобретение ими совершенных адаптаций к жизни на суше.

### **Филогения Паукообразных**

Предки паукообразных были водными членистоногими, и присущие им особенности организации с некоторыми модификациями были унаследованы их современными потомками. Наружное (внекишечное) пищеварение в преоральной полости и поглощение жидкой пищи — это важнейшие признаки, свойственные практически всем современным паукообразным. От своего имевшего хелицеры предка паукообразные унаследовали две хватательные (снабженные клешнями) хелицеры, состоящие из трех члеников, две педипальпы и четыре пары ходных ног. Исходно брюшко состояло из 12 сегментов и тельсона.

Из четырех пар мешковидных нефридиев, присущих предковым хелицератам, паукообразные сохранили исходно только две пары, приуроченные к сегментам, несущим первую и третью пары ходных ног. Вероятно, паукообразные неоднократно приобретали мальпигиевы сосуды и, главное, совершенно независимо от мальпигиевых сосудов трахейнодышащих. Пластинчатые жабры водных предков превратились в четыре пары легочных книжек, приспособленных к дыханию атмосферным воздухом. Цельный карапакс исходно нес две пары медиальных и, возможно, пять пар латеральных глаз, причем последние, вероятно, возникли из сложных глаз предков хелицеровых. Каждый латеральный глаз состоял из нескольких омматидиев, имевших общий роговичный хрусталик и сетчатку. Концентрация сегментарных ганглиев привела к увеличению субэзофагального ганглия, в который вошли все ганглии головогруды и четыре парных ганглия переднего отдела брюшка. Общие предки современных паукообразных имели трихоботрий и щелевидные органы чувств. Половое отверстие на втором брюшном сегменте непарное. Непрямой перенос спермы с помощью сперматофоров также унаследован от предковых форм.

### **Вопросы самоконтроля**

1. Какие характерные признаки свойственны Arthropoda?
2. Строение стенки тела Arthropoda её функции.
3. Какие характерные признаки свойственны Chelicerata?
4. Чем отличаются Xiphosura от других Arthropoda?
5. Какие характерные признаки свойственны Arachnida?
6. Чем отличаются Acari от других Chelicerata?

## **12-ТЕМА: ПОДТИП CRUSTACEA-BRANCHIATA (РАКООБРАЗНЫЕ-ЖАБРОДЫШАЩИЕ)**

### **План:**

1. Общая характеристика представителей подтипа Ракообразные
2. Класс Remipedia - Ремипедии
3. Класс Cephalocarida - Цефалокорида
4. Класс Anostraca - Жаброногие
5. Класс Phyllopoda - Листоногие
6. Класс Malacostraca – Высшие раки
7. Класс Maxillopoda - Челюстеногие
8. Филогения Crustacea

### **Общая характеристика представителей подтипа Ракообразные**

Группа, Crustacea объединяет около 42 000 известных видов креветок, речных раков, лангустов, омаров, мокриц и множество других мелких животных, которых неподготовленный наблюдатель часто не замечает. Ракообразные, а среди них в первую очередь мелкие и неприметные формы, занимают центральное положение в биосфере в качестве важнейшего звена в трофической цепи, связывающей первичных продуцентов (фитопланктон) и консументов более высоких порядков (рыб). Ракообразные возникли в

море. Это единственный крупный таксон членистоногих, представители которого ведут преимущественно водный образ жизни. Некоторые группы (речные раки, ряд креветок, крабы, ветвистоусые и веслоногие рачки, жаброногие раки и др.) независимо заселили пресные воды. Отдельные представители ракообразных (мокрицы, ряд крабов) освоили сушу, хотя и не так хорошо адаптировались к наземному образу жизни как паукообразные и трахейнодышащие.

Ракообразные входят в состав Mandibulata — одного из двух таксонов высокого ранга, выделяемых среди ныне живущих членистоногих (хелицеровые — второй из этих таксонов). Креветки, крабы, насекомые, многоножки относятся к Mandibulata, однако распределяются по двум разным субтаксонам: преимущественно водные Crustacea и преимущественно наземные Tracheata (Hexapoda и Myriapoda).

Первый головной сегмент мандибулят несет антенны. Их мозг состоит из трех отделов и включает дейтоцеребрум. Мандибулы (верхние челюсти) приурочены к третьему головному сегменту, максиллы (нижние челюсти) — к четвертому. Предки мандибулят, вероятно, вели водный образ жизни и, будучи фильтраторами, транспортировали пищевые частицы к ротовому отверстию по пищевому желобку, расположенному на вентральной поверхности тела. Конечности были дву- или многоветвистыми, обладали гнатобазами. J-образный кишечник открывался ротовым отверстием, которое располагалось у переднего края пищевого желобка и было обращено назад. Сложные глаза ракообразных и насекомых (но не многоножек) устроены сходным образом, однако отличаются от глаз хелицеровых. Омматидий содержит кристаллический конус (у многоножек отсутствует), образованный четырьмя коническими клетками, и ретинулу, состоящую из восьми ретинулярных клеток. Роговица (она же хрусталик) образована двумя специализированными клетками. Кроме того, имеются медиальные простые глазки (исключение составляют лишь многоножки). Вероятно, уже предковым формам были свойственны линька, контролируемая экдизином, и небольшие по размеру яйца, претерпевавшие полное дробление.

Группа ракообразных включает несколько таксонов, традиционно считавшихся отдельными классами, однако использование методов кладистического анализа показало, что их таксономический ранг различается. Традиционно выделяют следующие группы: Remipedia, Cephalocarida, Anostraca (жаброногие раки и родственные формы), Phyllopoda (ветвистоусые раки и двустворчатые листоногие раки), Malacostraca (креветки, бокоплавы, мокрицы, криль, омары и др.), Copepoda, Mystacocarida, Tantulocarida, Ascothoracida, Cirrepedia (морские уточки, морские желуды), Ostracoda (пакушковые раки), Branchiura (карповые вши) и Pentastomida.

Морфологическое и экологическое разнообразие Crustacea намного превышает все, что известно для любых других таксонов животных. Наряду с очень мелкими организмами, которые едва достигают 1 мм, в составе этой группы есть и такие гиганты, как краб-паук (*Macrocheira*), у которого размах ног составляет 3 м. Внешне ракообразные могут иметь вид креветок, крабов либо напоминают кольчатых червей и даже моллюсков. Большинство из них — свободноживущие животные, которые плавают (*natantia*), ползают (*reptantia*), проделывают ходы в субстрате (*fossorial*) или поселяются между частичками грунта (интерстициальные формы). Они могут обитать в пелагиали, входить в состав эпифауны или инфауны и, наконец, жить на суше. Немногие ведут сидячий образ жизни и постоянно прикреплены к субстрату. Некоторые настолько видоизменены и специализированы, что их невозможно было бы отнести к ракообразным, если бы не личинки. Ракообразные в большей степени, чем другие членистоногие, сумели использовать широкий спектр возможностей, открывшихся перед ними в результате специализации большого числа конечностей.

Ракообразные — единственная среди членистоногих группа, для представителей которой характерно наличие двух пар антенн и расположенного медиально науплиального глаза. Последний образован 3 — 4 простыми глазками, устроенными по типу пигментных бокалов. Основная личинка — науплиус. Максимальное количество мешковидных нефридиев, которыми могут обладать ракообразные, — две пары; одна из них приурочена к

сегменту, несущему вторую пару антенн, вторая — ко второму максиллярному сегменту. Сложно указать еще какие-либо общие для всех ракообразных признаки, помимо перечисленных ранее. Разнообразие Crustacea вынуждает в дальнейшем использовать подробную классификацию этих животных, включающую большое число таксонов промежуточного ранга.

Отличаются от других членистоногих следующими признаками:

1. Одновременное присутствие двух пар антенн(усиков). Первая пара-антеннулы придатки акрона, вторая пара-антенны видоизмененные конечности 1го сегмента тела.
2. Только у ракообразных ножки двуветвистые. У некоторых видов конечности вторично стали одноветвистыми.
3. Дышат жабрами являющимися выростами ножек – эпиподитами.

### **Внешнее строение**

Тело ракообразных разделено как минимум на два отдела (тагмы) — голову и туловище. Голова состоит из акрона и следующих за ним первых пяти сегментов, которые, сливаясь, формируют несегментированную покрытую кутикулой капсулу. Оставшаяся часть тела представляет собой туловищный отдел. В типичных случаях голова ракообразных несет 5 пар придатков. Первая (начиная от переднего конца тела) пара представлена антеннами I, или антеннулами, которые, как принято считать, являются гомологами антенн Hexapoda и других Tracheata. Вторая пара придатков — антенны II, или антенны, закладывается в ходе эмбриогенеза позади ротового отверстия. Поскольку антенны II, как и хелицеры паукообразных, иннервируются тритоцеребрумом, возможно, эти структуры гомологичны. Мандибулы (третья пара придатков) ограничивают ротовое отверстие с боков и в большинстве случаев прикрывают его снизу. Они состоят из нескольких члеников. Короткий и массивный основной членик имеет специальный участок, предназначенный для измельчения и откусывания кусочков пищи, тогда как остальные образуют узкую палыгу (щупик). За мандибулами следуют еще две пары конечностей, принимающих участие в питании: максиллы I (максиллулы) и максиллы II (максиллы). Голова несет два расположенных по бокам сложных глаза или медиальные простые глазки, устроенные по типу пигментных бокалов. Некоторые виды сохранили глаза обоих типов.

Предковые формы ракообразных, вероятно, обладали гомономным туловищем, которое было построено из последовательно расположенных одинаковых сегментов, снабженных столь же одинаковыми придатками. Оно не было поделено на тагмы. Подобный идеальный исходный вариант строения не встречается ни у одного из современных представителей Crustacea, и все же некоторые группы (например, Remipedia) очень близки к нему. У всех ныне живущих ракообразных тело состоит из головы и туловища; у большинства видов туловище подразделяется на передний торакальный (грудь) и задний абдоминальный (брюшко) отделы. Каждая тагма образована специализированными сегментами, которые несут соответствующим образом модифицированные конечности, однако у представителей большинства таксонов сегменты брюшка вообще лишены придатков. Число сегментов в грудном и брюшном отделах варьирует у форм, относящихся к разным таксонам.

У многих ракообразных несколько передних грудных сегментов, сливаясь с головой, формируют тагму, обозначаемую как цефалоторакс (головогрудь). Оставшиеся свободными грудные сегменты образуют переон. Конечности первых грудных сегментов, вошедших в головогрудь, модифицируются в дополнительные части ротового аппарата — ногочелюсти, или максиллопеды, тогда как придатки переона становятся переоподами. Все торакальные сегменты называются торакомерами, а их конечности — торакоподами. Торакомеры могут входить в состав как цефалоторакса, так и переона; торакоподы соответственно являются либо максиллопедами, либо переоподами.

Часто у ракообразных имеется напоминающая мантию складка стенки тела, которая отходит от задней части головы, обычно от заднего края последнего головного сегмента, несущего максиллы II. Эта складка представляет собой карапакс, размеры которого

варьируют. Он может сливаться с несколькими или со всеми сегментами, которые он прикрывает. У одних видов карапакс отсутствует, у других он покрывает тело животного целиком либо только частично. Будучи по своему происхождению складкой стенки тела, он образован двумя слоями покровов, узкий промежуток между которыми представляет собой продолжение гемоцеля.

Древние ракообразные обладали многочисленными гомономными полифункциональными конечностями, приспособленными для плавания, ходьбы и питания. У современных ракообразных конечности подверглись многочисленным преобразованиям, изменившим их исходную структуру и функции. Типичные двуветвистые конечности состоят из базальной части — протоподита, прикрепленного к вентральной поверхности тела, и двух ветвей (rami). Протоподит может состоять из двух члеников: проксимально расположенной коксы и дистального базиподита (базиса). В некоторых случаях часть коксы может трансформироваться в гнатобазу, медиальный край которой несет шипы или «зубы» для измельчения пищи. К базиподиту прикреплены две ветви, каждая из которых образована рядом последовательно расположенных члеников. Латеральная (наружная) ветвь называется экзоподитом, медиальная — эндоподитом. Обе ветви могут сильно видоизменяться. Конечности, узкие и длинные ветви которых действительно похожи на настоящие ноги и напоминают складной метр, называются стеноподиями, а широкие листовидные ножки — филлоподиями. Миксоподии представляют собой комбинацию из этих двух типов. Нередко одна из ветвей отсутствует, в этих случаях конечности становятся одноветвистыми. Например, одноветвистые ходные ноги *Malacostraca* утратили экзоподит и сохранили лишь эндоподит стеноподного типа. Часто конечность несет дополнительные не столь крупные отростки — экзиты, эндиты и эпиподиты, которые не являются настоящими ветвями конечности. Эндиты располагаются медиально, а экзиты и эпиподиты — латерально.

В эволюции ракообразных, как и других членистоногих, отчетливо проявляется тенденция к уменьшению числа сегментов и специализации конечностей разных отделов тела на выполнение строго определенных функций. Например, у плавающих крабов две пары конечностей выполняют сенсорную функцию, пять пар входят в состав ротового аппарата, одна пара несет клешни, три пары используются для ходьбы по субстрату, одна для плавания, а остальные участвуют в передаче спермы и вынашивании молоди.

Число сегментов в заднем отделе тела (брюшке) варьирует. У представителей большинства таксонов сегменты этой тагмы лишены конечностей. Брюшко иногда называют плеоном, составляющие сегменты — плеомерами, а их придатки — плеоподами. Самое заднее положение в теле занимает тельсон, на котором располагается анус. Тельсон не обладает признаками, присущими настоящим сегментам. Часто он несет состоящую из двух ветвей каудальную фурку (хвостовую вилочку), не гомологичную конечностям остальных сегментов.

Кутикула ракообразных состоит из четырех основных слоев. В состав самого поверхностного из них, эпикутикулы, входят липиды и задубленные протеины. Экзокутикула (пигментированный слой) обычно сама включает несколько более тонких слоев; наружный слой образован задубленными белками, а внутренние — хитином, который может подвергаться обызвествлению. Эндокутикула (известковый слой) состоит из незадубленных белков и большого количества хитина и может подвергаться очень сильному обызвествлению. Именно на этот слой приходится основная масса кутикулы. Ракообразные имеют дополнительный «мембранный» слой, непосредственно контактирующий с эпидермисом. В его состав входят незадубленные белки и необызвествленный хитин. Степень склеротизации и обызвествления варьирует у представителей разных таксонов. Например, мягкий, гибкий экзоскелет *Artemia salina* слабо склеротизован и практически необызвествлен. С другой стороны, наружный скелет крупных представителей *Malacostraca*, таких как крабы, омары, речные раки, сильно обызвествлен и склеротизован. Все слои кутикулы секретируются клетками эпидермиса.

### Питание

Пищевой рацион Crustacea и используемые ими способы добывания пищи удивительно разнообразны. Предковые формы ракообразных скорее всего были небольшими бентосными животными, которые питались взвешенными в воде частицами, отфильтровывая их при помощи покрытых щетинками плавательных конечностей. Подобно трилобитам эти древние раки, вероятно, использовали свои миксоподии для формирования пищевого комка в вентральной пищевой бороздке и последующей транспортировки его к ротовому отверстию. Придатки туловищного отдела были двуветвистыми, их протоподиты несли медиально расположенные гнатобазы. Экзоподит был листовидным (филоподит), он использовался для создания токов воды и для плавания. Эндоподит был узким (стеноподит) и использовался для ходьбы. Гнатобазы конечностей туловищного отдела формировали продольную пищевую бороздку, которая тянулась вперед вдоль всего тела и заканчивалась у обращенного назад ротового отверстия. Пищевые частицы попадали в пищевую бороздку за счет движений филоподитов и стеноподитов, движения же гнатобаз перемещали пищу вперед к ротовому отверстию, а если частицы были достаточно крупными, то и перетирали их. Этот механизм позволял использовать пищевые частицы разного размера — от фитопланктона и детрита до беспозвоночных, таких как полихеты, амфиподы и мелкие моллюски. Многочисленные представители ныне существующих примитивных таксонов членистоногих, включая Xiphosura, Cephalocarida, Phyllopoda, добывают пищу именно таким способом.

Многие современные ракообразные продолжают питаться взвешенными в воде частицами; механизмы, обеспечивающие подобный тип питания, возникали в эволюции этой группы независимо несколько раз. Более продвинутые представители Crustacea перешли к другим способам питания: они превратились в растительноядных или хищных животных, а некоторые стали паразитами. В качестве примера можно привести Malacostraca. Эти преимущественно крупные бентосные животные приобрели новые способы питания, по своей сути альтернативные питанию взвешенными в воде частицами. Некоторые конечности этих раков стали более массивными, что позволяет использовать их для поглощения растительной или животной пищи, ползать с их помощью по поверхности субстрата или рыться в грунте. В целом, у ракообразных конечности последних головных и первых туловищных сегментов (мандибулы, максиллы, ногочелюсти) специализированы именно как ротовые придатки, участвующие в процессе питания.

Ротовое отверстие у ракообразных располагается на вентральной поверхности головы, пищеварительный тракт практически на всем протяжении прямой, за исключением резкого изгиба в самом переднем участке, придающего кишечнику в целом J-образную или L-образную форму. Передняя кишка обычно представлена пищеводом и желудком. У ракообразных, поглощающих крупные пищевые частицы (например Malacostraca), желудок приспособлен для их измельчения, его стенки несут противостоящие друг другу хитиновые гребни, зубцы и известковые тельца, в совокупности образующие «желудочную мельницу». Специальные фильтры, образованные многочисленными щетинками, отфильтровывают все, за исключением самых мелких частиц, которые и поступают в кишку. Поскольку маленькие рачки обычно используют пищевые частицы очень небольшого размера, не требующие дополнительного перемалывания, специализированный желудок подобного рода у них отсутствует.

Энтодермальная средняя кишка обеспечивает секрецию пищеварительных ферментов, гидролиз и всасывание продуктов гидролиза. Эти процессы в основном реализуются в гепатопанкреасе, образованном двумя (или большим количеством) слепых выростов кишечника. Длина средней кишки варьирует; она может быть представлена очень коротким участком, располагающимся непосредственно за желудком, или же может тянуться вдоль всего брюшка. Эпителий, выстилающий слепые выросты, содержит клетки, накапливающие гликоген, липиды и кальций.

Длина выстланной кутикулой задней кишки варьирует в зависимости от длины средней кишки и обратно пропорциональна ей. В задней кишке в первую очередь

осуществляется реабсорбция воды, формируются и накапливаются фекалии. Наружу задняя кишка открывается анальным отверстием, расположенным в основании тельсона.

### **Питание взвешенными в воде частицами**

Организм, питающийся взвешенными в воде частицами, должен, как правило, извлечь из достаточно большого объема воды относительно небольшое количество пищевых частиц. Для этого могут быть задействованы любые механизмы, обеспечивающие концентрирование пищевых частиц и удаление профильтрованной воды. Поскольку ракообразные являются первично водными животными, то именно к их числу относится подавляющее большинство членистоногих, питающихся взвешенными в воде частицами. Исключение составляют лишь некоторые водные насекомые. Многие ракообразные для извлечения пищевых частиц используют фильтрацию, т.е. ток воды через сито, которое задерживает частицы. Фильтры ракообразных всегда образованы плотно упакованными щетинками (или их боковыми выростами — сетулами), которые обычно располагаются как зубья гребенки. Фильтрующие гребешки располагаются на одной или нескольких парах конечностей, однако их локализация варьирует у представителей разных таксонов. Это свидетельствует о том, что фильтрация как способ питания возникала много раз в пределах Crustacea. Ритмичные движения конечностей генерируют фильтрационный поток воды.

Фильтрация является наиболее очевидным и простым способом извлечения частиц из воды, и до недавнего времени считалось, что именно она всегда используется при питании взвешенными в воде частицами. Полагали, что именно величина «ячеек» фильтра (расстояние между щетинками) определяет размер собираемых частиц. Изучение водяных блох (*Cladocera*) показало, что это далеко не всегда так. В эксперименте водяным блохам *Daphnia magna* предлагали смесь полистерольных шариков трех размерных классов, причем диаметр двух из них был больше, а одного — меньше, нежели размер ячеек фильтра (расстояние между сетулами составляло 1 мкм). Водяные блохи отлавливали значительное количество самых мелких шариков, которые должны были проходить между сетулами, функционировавшими исключительно в качестве фильтра. Эффективность отлова самых маленьких шариков составила 60 %, а вот для шариков двух других размерных классов она достигала 100%. Стало очевидным, что в основе процесса сбора частиц лежит не только фильтрация. Когда вода обтекает какой-нибудь объект, адгезивные свойства молекул воды приводят к образованию пограничного слоя воды на поверхности объекта. Молекулы воды, непосредственно контактирующие с поверхностью объекта, совершенно неподвижны, находящиеся рядом с объектом движутся значительно медленнее, чем те, которые оказываются на некотором расстоянии от него. Таким образом, скорость потока возрастает с увеличением расстояния от поверхности объекта. Этот пограничный слой медленно движущейся воды приобретает особое значение, когда размеры обтекаемых им предметов очень малы. У *Daphnia*, например, пограничный слой, формирующийся вокруг каждой сетулы фильтра, достигает и перекрывает соседнюю сетулу. Это означает, что неподвижный слой воды занимает все пространство между сетулами, и между ними может поддерживаться лишь очень слабый ток воды (если только на нее не воздействует более высокое давление). Чем меньше размер таких покрытых щетинками придатков и чем медленнее они движутся, тем более слабый ток они создают. Таким образом, у *Daphnia* извлечение частиц осуществляется не за счет просеивания. Частицы задерживаются в результате действия сил притяжения, возникающих вследствие того, что частицы и поверхность фильтрационного аппарата имеют противоположные заряды. Частицы притягиваются к поверхности фильтрационного аппарата за счет заряда, которым они обладают, однако не могут пройти через фильтрационный аппарат из-за наличия пограничного слоя. В экспериментах можно влиять на количество улавливаемых дафниями полистирольных шариков, изменяя их поверхностный заряд. Достаточно долгое время считали, что у веслоногих рачков (*Copepoda*) снабженные фильтрующим гребешком максиллы II пассивно извлекают пищевые частицы из направленного к переднему концу тела тока воды, который создают остальные конечности. Регистрируя подкрашенные потоки воды вокруг тела малоподвижных копепод,



исследователи обнаружили, что эти рачки, двигая своими максиллами II, активно вылавливают отдельные пищевые частицы. Когда копеподы не питаются, поток воды, генерируемый остальными конечностями, проходит мимо, а не через сито, образуемое неподвижными максиллами II. Если рачок определил наличие клеток водорослей в приближающемся потоке воды (возможно, при помощи чувствительных щетинок, расположенных на антеннах или на каких-то других органах), правые и левые конечности начинают работать с разной интенсивностью, в результате чего рачок поворачивается к пищевой частице, а его максиллы II расправляются в разные стороны. При таком движении поток воды, несущий частицу, смещается к средней линии тела, и максиллы II энергично схлопываются над ней, отбрасывая при этом большую часть окружающей воды. Отловленная пища транспортируется к мандибулам и к ротовому отверстию. В конечном счете, большинство так называемых фильтраторов и организмов, питающихся взвешенными в воде частицами, извлекают пищевые частицы из воды не за счет процеживания, а другими способами. В целом, при питании взвешенными в воде частицами необходимый для этого поток воды создается либо непосредственно самими конечностями, которые несут фильтрующие гребешки, либо, что встречается чаще, за счет работы других конечностей, специально приспособленных для выполнения этой функций. Собранные частицы удаляются с поверхности «фильтрующих» щетинок специализированными «чистящими» щетинками, которые образуют разного рода гребни и щетки. Далее пища передается к ротовым частям либо другими конечностями, либо, как это имеет место у ряда видов, по вентральной пищевой бороздке. Несомненно, что в ходе эволюции ракообразные неоднократно осваивали питание взвешенными в воде частицами. У представителей разных таксонов фактически любые конечности (даже антенны и мандибулы) могли приспособливаться для выполнения этой функции. Возможно, что именно плавание в толще воды способствовало возникновению подобного способа добывания пищи, в реализации которого, таким образом, исходно участвовал туловищный отдел тела: одни и те же конечности обеспечивали и локомоцию, и создание потоков воды, приносящих пищевые частицы. В большинстве таксонов Crustacea прослеживаются общие эволюционные тенденции. Пищедобывающий аппарат смещается вперед, к ротовому отверстию, вследствие чего участие в процессе питания ограничивается только передними конечностями туловищного отдела или придатками головы.

### **Внутренний транспорт**

Кровеносная система ракообразных устроена так же, как и у остальных членистоногих. Форма и размер сердца, располагающегося в перикардальном синусе, варьируют. Сердце примитивных форм может иметь вид длинной трубки, простирающейся на всю длину тела; у более продвинутых оно представляет собой короткий и компактный мешочек. Сердце располагается в той тагме, которая несет жабры; у самых мелких ракообразных сердце отсутствует. Маленькие рачки, как правило, не имеют кровеносных сосудов, хотя у некоторых все же сохраняется передняя аорта, снабжающая мозг кровью, обогащенной кислородом. У большинства ракообразных сердце нагнетает кровь в гемоцель, где она омывает ткани перед тем, как вернуться обратно в сердце. Крупные ракообразные обладают хорошо развитыми артериями и капиллярами.

В крови Crustacea всегда присутствуют разнообразные амебоциты. Часть из них является фагоцитами, другие же обеспечивают свертывание крови. При определенных травматических повреждениях, таких как аутоотомия, специализированные амебоциты, называемые «взрывающимися клетками» (explosive cells), разрушаются и высвобождают вещество, которое превращает содержащийся в плазме крови фибриноген в фибрин. В результате этих процессов появляются сгустки коагулировавшей плазмы, которые постепенно объединяются друг с другом и блокируют клетки крови. В конце концов образуется настоящий тромб.

### **Дыхание**

У самых маленьких ракообразных специализированные участки поверхности тела, через которые осуществляется газообмен, часто отсутствуют. У многих (таких, как водяные блохи и усоногие раки) в газообмене принимает участие тонкая проницаемая кутикула внутренней поверхности карапакса. Крупные ракообразные, для которых характерно невыгодное соотношение площади поверхности и объема тела, вынуждены приобретать особые структуры, обеспечивающие значительное увеличение площади поверхности тела. Эти специализированные выросты стенки тела и являются жабрами. Жабры почти всегда связаны с конечностями, однако они могут очень сильно различаться по строению, происхождению и расположению. Обычно жабры залегают внутри специально защищенной жаберной камеры, образованной карапаксом и/или стенкой тела и вентилируемой движениями разных конечностей. Только таким образом удастся обеспечить поступление необходимого количества кислорода.

Транспорт газов от жабр к тканям осуществляется кровью по синусам или венам, которые обеспечивают направленный ток крови к жабрам и от них. Газообмен между водной или воздушной средой и кровью осуществляется через поверхность жабр. Кислород либо просто растворен в плазме крови, либо связан с дыхательным пигментом (гемоцианином или гемоглобином). В тех случаях, когда такой пигмент имеется, он всегда находится непосредственно в плазме, а не в клетках крови. Гемоцианин обнаружен у Malacostraca, в то время как гемоглобин встречается у представителей ряда других Crustacea.

### **Экскреция**

Органы выделения ракообразных, представлены парой мешковидных нефридиев. Они состоят из залегающего в гемоцеле концевой целомического мешочка, стенки которого содержат подоциты. С внешней средой концевой мешочек соединяется трубчатым протоком, производным метанефридия. Нефридии играют очень небольшую роль в удалении продуктов азотистого обмена. Основная их функция, по-видимому, связана с поддержанием соответствующего баланса ионов и объема жидкости в организме.

У взрослых животных парные нефридии приурочены либо к сегменту антенн II, либо к сегменту максилл II и называются соответственно антеннальными либо максиллярными железами. У представителей разных таксонов органы выделения носят разные названия — зеленые, раковинные или коксальные железы, однако они всегда приурочены к одному из упомянутых ранее сегментов (реже к обоим). Соответственно нефридиопоры открываются на поверхности тела или в основании антенн II, или в основании максилл II. У личинок ракообразных обычно закладываются обе пары нефридиев, однако у взрослых животных в большинстве случаев сохраняется лишь одна из них. У цефалокарид в основании грудных конечностей были обнаружены группы подоцитов. Если рассматривать эти образования как остатки дегенерировавших мешковидных нефридиев, то можно предположить, что предки Crustacea, подобно кольчатым червям, обладали парными нефридиями в каждом сегменте тела. Выведение продуктов азотистого обмена преимущественно осуществляется за счет диффузии аммония через проницаемые участки покровов, обычно там же, где происходит газообмен.

Большинство ракообразных — морские организмы, обитающие в изотоничной среде. Поскольку они являются осмоконформерами, осморегуляция не является для них серьезной проблемой. С другой стороны, пресноводные формы неизбежно должны быть осморегуляторами, и, по крайней мере, у речного рака мешковидные нефридии принимают участие в осморегуляции. Моча речного рака по сравнению с кровью гипоосмотична, что компенсирует поступление пресной воды через поверхность жабр. У пресноводных и солоноватоводных ракообразных жабры активно абсорбируют из окружающей среды ионы. Ракообразные, как и многие другие членистоногие, имеют нефроциты. Эти клетки, обладающие способностью к фаго- и пиноцитозу, аккумулируют продукты обмена. Нефроциты обычно располагаются в гемоцеле осевой части жабр и в основании конечностей.

### **Нервная система и органы чувств**

Нервная система ракообразных имеет типичное для членистоногих строение. Головной мозг состоит из трех отделов: прото-, дейто- и тритоцеребрума. В эволюции ракообразных прослеживается тенденция к цефализации и слиянию ганглиев. Все варианты организации нервной системы, отражающие последовательные стадии этого процесса, можно обнаружить у современных представителей Crustacea. У некоторых форм все сегментарные ганглии полностью обособлены и субэзофагальный ганглий отсутствует. Альтернативный вариант имеет место у тех видов, у которых все сегментарные ганглии сливаются в один крупный субэзофагальный ганглий, сместившийся в передний конец тела. Висцеральная нервная система объединяется с центральной нервной системой на переднем конце тела в тритоцеребруме, а на заднем — в самом последнем ганглии вентрального нервного ствола. Висцеральный отдел нервной системы иннервирует сердце, кишечник и его слепые выросты (гепатопанкреас), другие внутренние органы. Гигантские аксоны, быстро проводящие импульсы, обнаружены в центральной нервной системе многих ракообразных. Они особенно хорошо развиты у крупных форм, таких как креветки и речные раки, которые могут очень быстро перемещаться назад, совершая резкие движения задним концом тела. Сенсорные структуры ракообразных представлены глазами,статоцистами, чувствительными щетинками и проприоцепторами. У большинства ракообразных имеются медиальные глазки и/или латеральные сложные глаза. Наличие группы медиальных глазков, называемой науплиальным глазом, — характерная особенность личинки ракообразных — науплиуса. У взрослых животных одних видов он подвергается редукции, у других сохраняется на протяжении всей жизни. Науплиальный глаз образован 3—4 небольшими глазками типа пигментных бокалов. Каждый отдельный глазок включает очень небольшое число фоторецепторных клеток. Пигментные бокалы залегают непосредственно над протоцеребрумом, с которым их связывает оптический нерв. Один из глазков ориентирован вентрально, а два других — дорсолатерально. У одних видов пигментные бокалы объединены в компактную массу, у других обособлены друг от друга. Науплиальный глаз не способен создавать изображение, он лишь дает возможность определить направление источника света. Это, в свою очередь, позволяет животному ориентироваться по отношению к поверхности воды (источник света и вообще «верх») или субстрату. Большинство взрослых раков имеют два сложных глаза. У одних видов они располагаются на концах подвижных глазных стебельков, у других не выступают над поверхностью головы. Роговичная поверхность глаза часто бывает очень выпуклой, что заметно увеличивает площадь зрения. В первую очередь это относится к стебельчатым глазам, наружная поверхность которых в сечении выглядит как дуга, охватывающая 180°, а иногда и больше. Число омматидиев, образующих сложные глаза ракообразных, сильно варьирует. Например, каждый глаз мокрицы *Armadillidium* включает менее 25 омматидиев, а у омара *Homarus* их около 14000. Ракообразные с хорошо развитыми сложными глазами (например, некоторые креветки, омары и крабы) способны различать размер и форму предметов. Представители большинства эволюционно продвинутых таксонов ракообразных, за исключением Cephalocarida, Mystacocarida, Tantulocarida и Copepoda, имеют сложные глаза. Цефалокариды и мистакокариды, кроме того, лишены и медиальных глаз.

Некоторые ракообразные могут различать цвета. Возможно, что эта способность достаточно широко распространена среди представителей рассматриваемого таксона. Например, рак-отшельник *Pagurus* отличает желтые и голубые раковины улиток от раковин, окрашенных в различные оттенки серого. Хроматофоры креветки *Crangon* могут обеспечивать ей желтый, оранжевый или красный основной тон окраски, тогда как приобретение животным любых оттенков серого цвета невозможно. Чувствительные щетинки различных типов распределены по всей поверхности тела, особенно много их на конечностях. Среди них есть и свойственные большинству ракообразных хеморецепторные органы — эстетаски, обычно они располагаются на антеннах I. Эстетаски представляют собой скопления трубчатых щетинок с тонкой проницаемой кутикулой. У наземных ракообразных эстетаски имеют вид тонких пластинок, а не волосков. Статоцисты — парные

органы равновесия, расположенные на антеннах, брюшке, уropодах или тельсоне некоторых Malacostraca. Они являются аналогами лабиринта внутреннего уха позвоночных животных и используются для определения направления действия силы тяжести. Статоцист представляет собой полость, в которой находится тяжелая частица — статолит. Он располагается на подложке, образованной скоплением механорецепторных щетинок, воспринимающих любые его перемещения. Статолит может иметь секреторное происхождение, но значительно чаще представляет собой компактную массу склеенных друг с другом песчинок.

### **Размножение**

Большинство ракообразных — раздельнополые животные, хотя усоногие раки и ремипедии являются гермафродитами. Удлиненные гонады обычно имеют трубчатую форму и залегают дорсолатерально в гемоцеле туловищного отдела. Яйцеводы и семяпроводы в большинстве случаев представлены простыми трубками, которые открываются в основании одной из пар грудных конечностей или же непосредственно на стерните. У представителей разных таксонов гонопоры локализуются на разных сегментах.

Оплодотворение обычно внутреннее, и у большинства видов имеет место копуляция. Для многих ракообразных характерно не прямое оплодотворение с использованием сперматофоров. Пенис есть у многих форм, но копулировать могут и особи видов, у которых он отсутствует. У ракушковых (Ostracoda), жаброногих (Anostraca) и усоногих (Cirripedia) раков пенис используется для прямой передачи спермиев. Однако более часто сперма вводится в половые пути самки с помощью пары видоизмененных конечностей — гоноподий. Довольно часто у самцов образуются специализированные придатки (антенны или конечности первых грудных сегментов), используемые для удерживания самки в момент копуляции, а в некоторых случаях и на протяжении достаточно длительного предшествующего периода. Последнее свойственно видам, у которых копуляция становится возможной лишь после линьки самки, и самец вынужден ожидать этого момента. Спермин большинства ракообразных лишены жгутика и неподвижны, однако у Phyllopoda, Cirripedia, Mystacocarida и Ostracoda сперматозоиды обладают жгутиком. У самок некоторых видов имеются семяприемники. Они могут располагаться в основании яйцевода, но чаще представляют собой карманообразные впячивания покровов на половом сегменте и не связаны с яйцеводом.

### **Развитие**

У эволюционно продвинутых представителей ракообразных яйца центростремительные и дробление поверхностное. У представителей более примитивных таксонов яйца маленькие, а дробление голобластическое. В действительности в составе каждого крупного таксона встречаются формы, обладающие полным дроблением. У некоторых ракообразных (усоногих, копепод и кладоцер) дробление мозаичное с признаками спиральное, что напоминает дробление Annelida. Большинство ракообразных вынашивает яйца, из которых молодь выходит на стадии личинок или ювенильных особей. Для вынашивания яйца либо прикрепляются к специализированным конечностям, либо помещаются в специальную выводковую камеру, либо остаются в особом мешке, который секретаруется непосредственно в процессе выведения яиц. Развитие ракообразных может быть непрямым (анаморфным) или прямым (эпиморфным). При непрямом развитии личинка выходит из яйца еще до завершения эмбрионального развития, она имеет только часть структур (сегментов и конечностей), характерных для взрослого организма. Личинки, обычно ведущие планктонный образ жизни, периодически претерпевают линьки, в ходе которых добавляются новые сегменты и конечности. Процесс продолжается до тех пор, пока их набор не будет соответствовать набору взрослого животного. Подобный тип развития принято считать исходным для ракообразных. При прямом развитии личиночная стадия отсутствует. Вынашивание яиц продолжается до формирования ювенильных особей, которые имеют то же количество сегментов и конечностей, что и взрослые организмы. Таким ювенильным особям для достижения взрослого состояния необходимо лишь выраста и сформировать гонады. Прямое развитие, вероятно, вторично для ракообразных. Подобный тип онтогенеза

связан с формированием крупных яиц и их вынашиванием, он присущ ветвистоусым рачкам, многим перакаридам и представителям ряда других таксонов.

При анаморфозе развивающиеся в яйцах особи покидают их на совершенно определенной стадии вылупления, которая характерна для каждого конкретного таксона. Личинка на стадии вылупления обладает определенным числом сегментов и конечностей и носит специальное название, например науплиус или зоэа. После вылупления личинки претерпевают постэмбриональное развитие, в процессе которого на переднем крае тельсона закладываются новые сегменты. Эти дополнительные сегменты постепенно добавляются в ходе последовательных линек, пока их количество не достигнет величины, характерной для взрослого организма. Передние сегменты и их конечности закладываются и формируются первыми.

Личинки представителей разных таксонов ракообразных заметно различаются, и для их обозначения используются разные названия. Основная личинка ракообразных называется науплиусом. Это самая ранняя стадия развития, которая может вылупиться из яйца. Тело науплиуса включает три головных сегмента и их конечности — две пары антенн и мандибулы, при помощи которых личинка плавает. Туловищные сегменты и их придатки отсутствуют; голова несет медиально расположенный науплиальный глаз. Очень часто стадия науплиуса оказывается подавленной. Она смещается на период развития организма в яйце, так что в воду выходит более поздняя личинка, уже имеющая дополнительные сегменты и конечности.

После вылупления личинка продолжает развиваться, линять, расти, при этом количество сегментов и конечностей увеличивается. Она последовательно переходит от одной стадии развития к другой. Каждая стадия соответствует определенному морфологическому типу у личинки. В конечном счете формирующийся организм достигает состояния взрослого животного. Количество личиночных стадий у представителей разных таксонов варьирует. Каждая стадия может включать несколько возрастов, число которых у них тоже неодинаковое. Некоторые наиболее важные личинки ракообразных охарактеризованы далее.

У представителей многих групп ракообразных науплиуса сменяет стадия метанауплиуса. Как и науплиусы, метанауплиусы обладают только тремя парами функционирующих (плавательных) конечностей, однако помимо этого у них уже появляются дополнительные сегменты, несущие еще нефункционирующие, зачаточные придатки. У усонюгих раков из яйца вылупляется науплиус, однако за ним следует стадия циприсовидной личинки, а затем взрослый организм. У копепоид между метанауплиусом и взрослым животным присутствует еще одна личиночная стадия — копепоидит. В отличие от науплиуса копепоидит уже очень похож на взрослое животное.

Более сложная последовательная смена личиночных стадий характеризует развитие десятиногих ракообразных (Decapoda). У примитивных декапод (например, у креветок пенеид — *Penaeidea*) яйцо покидает науплиус или метанауплиус. В дальнейшем с увеличением числа сегментов и конечностей личинка трансформируется в стадию протозоэа, которая обладает полным набором головных придатков и первыми двумя парами ногочелюстей (максиллопед). Протозоэа плавает при помощи антенн и мандибул, однако использует и вновь сформированные ногочелюсти. После приобретения функционирующих грудных конечностей, которые используются для плавания, протозоэа превращается в зоэа (или мизидную личинку). С момента появления полного набора сегментов и конечностей, включая брюшко и плеоподы, развивающаяся креветка достигает стадии постларвы (постличинки). Последняя еще не очень похожа на взрослый организм: она имеет небольшие размеры и не достигла половой зрелости, однако после нескольких линек все эти различия исчезнут.

У более продвинутых десятиногих раков (некоторые креветки и большинство крабов) стадии науплиуса и метанауплиуса протекают в яйце; личинка вылупляется на стадии зоэа; она имеет уже полный набор головных придатков, грудных сегментов и обеспечивающих

плавание ногочелюстей. В ходе последовательных линек количество грудных сегментов и конечностей увеличивается, пока не достигнет окончательного числа (восьми). Далее животное переходит на стадию постларвы, которая соответствует мегалопе крабов и характеризуется полным набором головных, грудных и брюшных сегментов и конечностей. На этой стадии организм претерпевает несколько линек, увеличивается в размерах и все больше и больше становится похожим на взрослое животное. Помимо описанных здесь личиночных форм, у раков встречаются разнообразные личинки и других типов.

#### **Класс Remipedia - Ремипедии**

Первая из известных ремипедий, *Speleonectes lucayensis*, была описана в 1981 г. В настоящее время таксон включает 10 видов, относящихся к 6 родам. Их представители заселяют исключительно подводные пещеры преимущественно на Багамах, в Западной Индии и на п-ове Юкатан. До настоящего времени все находки были сделаны в подводных пещерах, которые с одной стороны соединены с морем, с другой — с пресными водоемами. Эти морские ракообразные внешне напоминают полихет, их узкое тело достигает в длину 15—45 мм и несет многочисленные двуветвистые придатки. Во время плавания сильные гребки, совершаемые туловищными конечностями, сопровождаются ритмическими волнообразными изгибаниями тела. Ремипедий являются хищниками или падальщиками. Их тело подразделяется на два отдела — туловище и головогрудь, которая покрыта склеротизованным карапаксом (головным щитом). Глаза, по-видимому, отсутствуют, хотя иногда встречаются образования, напоминающие их рудименты. Частичное или полное исчезновение глаз обычно свойственно всем животным, обитающим в пещерах в полной темноте. Антенны I крупные и двуветвистые и несут хеморецепторы — эстетаски. Заметно уступающие им по размерам антенны II имеют веслообразную форму. В состав туловища может входить до 38 хорошо обособленных сегментов, оно не разделено на грудь и брюшко. Первый туловищный сегмент меньше остальных, он несет пару одноветвистых ногочелюстей и слит с головой. Вместе они образуют головогрудь (цефалоторакс). Ногочелюсти по строению напоминают максиллы II. Остальные туловищные сегменты гомономны, каждый из них снабжен двумя плавательными конечностями. Последние двуветвисты и устроены практически одинаково по всей длине тела. Обе ветви каждой конечности также имеют очень сходное строение и состоят из 3 — 4 уплощенных члеников, снабженных бахромой из плавательных щетинок. Гнатобазы на протоподитах туловищных конечностей отсутствуют. Тельсон несет короткую каудальную фурку.

Просто устроенный кишечник включает выстланную кутикулой переднюю кишку, имеющую два слепых выроста средней кишки, и также выстланную кутикулой заднюю кишку. Средняя кишка по длине почти сопоставима с длиной туловищного отдела. Предротовая полость (или atrium oris ротовой атриум, как его принято называть у ракообразных) спереди ограничена верхней губой (labrum), а с боков — частями ротового аппарата. Экскреторные органы представлены парой максиллярных желез. Ремипедий — гермафродиты; женский гонопор располагается на 7-м туловищном сегменте, мужской — на 14-м. Сперматозоиды со жгутиком, оплодотворение осуществляется с помощью сперматофоров. Так как до сих пор никому не удавалось содержать ремипедий в лабораторных условиях сколько-нибудь продолжительное время, данные об эмбриогенезе и строении их личинок отсутствуют.

Первые ракообразные, вероятно, были мелкими морскими животными, которые плавали или ползали по дну. Тело их состояло из большого числа обособленных и неспециализированных сегментов, каждый из которых был снабжен двумя двуветвистыми конечностями. Последние по всей длине туловища имели сходное строение. Из всех известных в настоящее время ракообразных только представители Remipedia и Cephalocarida сохранили эти примитивные особенности организации. Хотя для ремипедий характерны плезиоморфные признаки, они вторично приобрели ряд важных апоморфий, например гермафродитизм и хищничество. Анализ последовательности 18s рДНК показал, что ремипедий являются вторично специализированным таксоном, связанным родственными

отношениями с Maxillopoda. В настоящий момент филогенетическое положение Remipedia не до конца выяснено, однако принято считать, что они рано отделились от общего ствола предковых форм ракообразных и являются сестринским таксоном по отношению ко всем остальным Crustacea.

### **Класс Cephalocarida - Цефалокорида**

Цефалокорида во многом соответствуют гипотетической предковой форме ракообразных. Они поселяются на поверхности морского дна, питаются оседающими на грунт частицами и имеют недифференцированные туловищные конечности. Представители девяти известных видов были встречены на песчаных и илистых грунтах от верхней границы сублиторали до глубины 1550 м в самых разных частях света. Впервые их обнаружили в 1953 г. Цефалокорида — очень мелкие ракообразные, длина которых не превышает 4 мм.

Удлиненное червеобразное тело подразделяется на подковообразную голову и достаточно длинное туловище, которое состоит из 19 сегментов и тельсона с фуркой. Голова прикрыта склеротизованным головным щитом. Первые 9 сегментов туловища составляют грудь (торака), следующие за ними 10 сегментов образуют брюшко (абдомен). Каждый грудной сегмент несет по две конечности и покрыт склеротизованным тергитом. По бокам тела тергиты отогнуты вниз, в сторону вентральной поверхности, и образуют расположенные вдоль всего грудного отдела боковые пластинки. Двуветвистые (или многоветвистые) грудные конечности относятся к типу миксоподий. Узкий и вытянутый эндоподит стеноподного типа, тогда как уплощенный экзоподит имеет листовидное строение. На экзоподите расположен крупный эпиподит, который рассматривают как третью ветвь конечности. Эндоподиты используются для ходьбы, экзоподиты — для плавания и создания токов воды, приносящих пищу. Конечности первых семи сегментов груди идентичны и сходны по строению с максиллами II. Протоподиты этих конечностей несут направленные к середине тела гнатобазы, совокупность которых образует тянущийся по средней линии тела вентральный пищевой желобок. Конечности восьмого сегмента лишены эндоподита, они используются при манипуляциях с яйцами. Ножки девятой пары рудиментарны и служат для прикрепления яиц во время вынашивания. На сегментах брюшка конечности отсутствуют. Расположенный на заднем конце тела тельсон несет каудальную фурку с длинными фуркальными щетинками.

Крупная верхняя губа прикрывает преоральную полость и ограничивает пищевой желобок спереди. Кишечник J-образной формы, ротовое отверстие обращено назад и расположено на переднем конце пищевого желобка. Можно предположить, что эти же признаки были свойственны и предковой форме ракообразных. Пищевод, образующий терминальный изгиб пищеварительного тракта, соединяет ротовое отверстие с длинной средней кишкой. Последняя тянется практически вдоль всего туловища и переходит в короткую, выстланную кутикулой заднюю кишку. От передней части средней кишки отходят два небольших слепозамкнутых выроста — пищеварительные железы. Анальное отверстие расположено на тельсоне между основаниями двух ветвей фурки. У взрослых раков органы выделения представлены двумя максиллярными железами, тогда как ювенильные стадии имеют антеннальные железы.

Нервная система цефалокорид практически не несет никаких следов цефализации, если не считать присутствия в ее составе крупного слитного мозга (синцеребрума). Парные сегментарные ганглии равномерно распределены по вентральному нервному стволу, который тянется вдоль всего туловища. Имеются рудиментарные парные глаза, однако они погружены в ткани головы; антенны несут эстетаски, выполняющие хеморецепторную функцию. Цефалокорида — гермафродиты. У них одновременно присутствуют и семенники, и яичник. Общий проток соединяет гонады с гонопором, расположенным на шестом абдоминальном 12 сегменте. Сперматозоиды лишены жгутиков; личинка вылупляется из яйца на стадии метанауплиуса.

И цефалокорида, и ремипедий демонстрируют удивительную комбинацию крайне примитивных признаков и признаков, свидетельствующих о вторичной специализации

представителей этих двух таксонов. Так, и те и другие слепы и обладают гермафродитной половой системой, что, вероятно, следует рассматривать как проявление вторичной специализации. В то же время для представителей обоих таксонов характерны слабо выраженный тагмозис тела и наличие неспециализированных конечностей туловищного отдела. Правда, степень выраженности этих признаков варьирует в рассматриваемых группах. Туловище цефалокарид подразделено на грудь и брюшко (признак вторичной специализации), однако конечности туловища практически не дифференцированы и идентичны максиллам II (примитивный признак). В то же время туловище ремипедий гомономно (примитивный признак), однако первый сегмент несет специализированную пару конечностей (продвинутый признак). Наличие трехветвистых миксоподий и способ питания цефалокарид, возможно, были свойственны и общему предку ракообразных, в то же время строение конечностей и способ питания ремипедий несут явные черты вторичной специализации. Отсутствие глаз у ремипедий можно с легкостью объяснить адаптацией к подземному образу жизни. Рудиментарные сложные глаза обнаружены в настоящее время и у цефалокарид. Группа Cephalocarida включает четыре рода, относящиеся к двум семействам: *Chiltoniella*, *Hutchinsoniella*, *Sandersiella* (сем. Hutchinsoniellidae) и *Lightiella* (сем. Lightiellidae).

### **Класс Anostraca - Жаброногие**

Представители этого небольшого таксона населяют внутренние, но не обязательно пресные водоемы. К группе Anostraca относятся так называемые жаброногие рачки (*Artemia*, *Eubranchipus*, *Branchinecta* и др.). В их реликтовых местообитаниях рыбы отсутствуют, потому что эти водоемы периодически пересыхают или же в них возрастает соленость воды. *Artemia*, чьи яйца можно легко купить на рынке и вывести из них «морских обезьянок», хорошо знакомы многим людям.

Известно около 200 видов, которые встречаются в солоноватых озерах и временных водоемах — прудах и канавах, заполняющихся водой в дождливую погоду. Это сравнительно крупные ракообразные, длина тела у большинства видов колеблется от 15 до 30 мм, хотя у некоторых может достигать и 10 см. Все представители этой группы, немного напоминающие креветок, обладают удлинённым телом, в состав которого входит до 27 туловищных сегментов. Название Anostraca отражает свойственное этим рачкам отсутствие карапакса. Антенны I очень невелики; в строении антенн II проявляется половой диморфизм. У самцов эти придатки преобразуются в напоминающий клещи хватательный аппарат, которым они удерживают самку во время копуляции. Сложные глаза располагаются на стебельках. Науплиальный глаз образован тремя простыми глазками, устроенными по типу пигментных бокалов. Мандибулы крупные, обеспечивают перетирание пищи; максиллы II рудиментарны.

Туловище состоит из переднего грудного и заднего брюшного отделов. Цефалоторакс, ногочелюсти и карапакс отсутствуют. Все торакоподы имеют одинаковое строение и представлены филлоподиями. Брюшко лишено придатков. В составе типичной филлоподии выделяется крупный, занимающий центральное положение протоподит. Латерально на нем располагаются экзиты и экзоподит, медиально — эндиты и эндоподит. Принято считать, что расположенный посередине конечности экзит (или эпиподит) функционирует как жабра, однако он может также выполнять и осморегуляторную функцию. Проксимально расположенный эндит несет фильтрующий гребешок из щетинок, играющий важную роль при питании взвешенными в воде частицами. Эндоподит и экзоподит представляют собой широкие, плоские, листовидные лопасти, несут перистые щетинки и используются для плавания.

Торакоподы совершают ритмичные гребки, при этом непрерывно действующая движущая сила генерируется в тот момент, когда конечности отклоняются назад. Каждая широкая, плоская, листовидная филлоподия, несущая по краю перистые щетинки, напоминает весло с большой площадью поверхности. Обычно спинная поверхность



плавающих рачков обращена вниз, однако если их осветить снизу, они переворачиваются и занимают нормальное положение.

Хотя среди Anostraca имеются и хищные формы, большая часть представителей этой группы питается взвешенными в воде частицами. Для сбора и транспортировки пищевых частиц к ротовому отверстию они используют несущие щетинки филлоподии и пищевой желобок. Рачки питаются во время плавания, поскольку одни и те же движения филлоподии обеспечивают и перемещение организма в толще воды, и создание пищевого потока. Пищевой желобок, тянущийся вдоль средней линии тела, образован протоподитами. Промежутки между последовательно расположенными протоподитами носят название «междуножий». Со стороны средней линии тела проход в междуножья ограничен фильтрующими гребешками. Их несут на себе проксимально расположенные эндиты. Когда конечности отводятся вперед, объем междуножий увеличивается, что создает подсасывающий эффект. При этом вода вместе с частицами поступает в промежутки между конечностями со стороны средней линии тела. Сначала вода проходит через фильтрующие гребешки и дальше по междуножьям движется в латеральном направлении. Частицы, переносимые этими потоками, остаются на поверхности фильтрующих гребешков со стороны средней линии тела. При возвратном движении, когда конечности смещаются назад, объем междуножий уменьшается, и вода выбрасывается из них наружу по бокам тела. Пищевые частицы перемещаются с щетинок в вентральный пищевой желобок. Здесь они обволакиваются слизью и перемещаются вперед (также за счет плавательных движений конечностей) в сторону обращенного назад ротового отверстия. Пищеварительный тракт устроен относительно просто. Он представляет собой J-образно изогнутую трубку, несущую два коротких слепо замкнутых пищеварительных выроста (железы), расположенных в голове. Трубочатое сердце располагается дорсально и несет 13—18 остий, его длина почти достигает длины тела. Нервная система представлена брюшной нервной лестницей. Для нее характерна минимальная степень цефализации, а парные нервные стволы не сливаются друг с другом по средней линии тела. Имеются парные максиллярные железы. Рачки из рода *Artemia* характеризуются исключительной способностью к осморегуляции и могут выдерживать колебания солености в окружающей среде от долей процента до точки насыщения хлорида натрия. При этом осмолярность внутренней среды организма рачка остается постоянной вне зависимости от солености окружающей среды. Это постоянство внутренней среды поддерживается за счет сорбции или экскреции ионов через поверхность эпиподитов и дорсальные органы и, возможно, за счет выведения мочи, гиперосмотичной по отношению к крови. Для особей, обитающих в соленой воде, показано, что осмолярность мочи в 4 раза превышает осмотическое давление крови. Аностраки раздельнополы, гонопоры располагаются на генитальных сегментах на границе торакса и абдомена. Семяпроводы, отходящие от семенников, открываются на парных, способных выщипываться пенисах, которые несет половой сегмент. Передача спермы осуществляется прямым способом. Во время копуляции самец специализированными антеннами II удерживает самку за спинную поверхность брюшка. После этого он обвивает самку своим брюшком и вводит парные пенисы в ее одиночное половое отверстие, расположенное медиально. При выведении яиц из приуроченной к дистальному концу яйцевода и обладающей железистыми стенками маточной камеры самка секретировывает специальный выводковый мешок. Яйца способны хорошо переносить высушивание; из них вылупляются науплиусы. В старом варианте системы Anostraca вместе с Conchostraca, Notostraca и Cladocera объединялись в составе одного таксона, носившего название Branchiopoda, или жаброногих раков. В принимаемом нами современном варианте системы Anostraca выделены из этой группы и рассматриваются как самостоятельный таксон, тогда как остальные группы объединены под общим названием Phyllopoda. Аностраки очень похожи на филлопод, однако их отличают наличие стебельчатых сложных глаз и отсутствие карапакса. Науплиальный глаз анострак образован тремя, а у филлопод — четырьмя простыми глазками. В состав группы входит восемь семейств: Artemiidae (*Artemia*), Branchinectidae (*Branchinecta*), Branchipodidae,

Chirocephalidae (*Chirocephalus*, *Eubbranchipus*), Linderiellidae (*Linderiella*), Polyartemiidae (*Polyartemiella*), Streptocephalidae (*Streptocephalus*) и Tharnnocephalidae (*Branchinella*, *Thamnocephalus*).

### **Класс Phyllopoda - Листоногие**

Этот таксон включает около 800 видов преимущественно пресноводных ракообразных. При описании листоногих раков методически удобно выделять две группы — «мелких» и «крупных» филлопод. К числу «крупных» относятся щитни (Notostraca) и двустворчатые листоногие (Spinicaudata и Laevicaudata), ранее объединявшиеся под названием Conchostraca. Как и Anostraca, крупные филлоподы приурочены к реликтовым местам обитания, где они не испытывают пресса со стороны крупных хищников, в первую очередь рыб. В большинстве своем это эфемерные (временные), периодически пересыхающие прудики и канавы, пещерные водоемы или озера со щелочной водой. Общим для них является отсутствие рыб, что может быть обусловлено либо ограниченным сроком существования водоема, либо особым химическим составом воды. Жизненный цикл этих ракообразных хорошо приспособлен к часто повторяющемуся чередованию периодов осушения и заполнения водоема водой. Пересыхание водоема они переживают на стадии яйца. Однако наибольший биологический успех сопутствовал маленьким листоногим рачкам — водяным блохам, или Cladocera, которые являются важным компонентом бентосных и планктонных сообществ озер. Туловищные конечности представлены типичными филлоподиями, имеется хорошо развитый карапакс; у большинства представителей на вентральной поверхности находится пищевой желобок. Развитие крупных филлопод характеризуется наличием стадии науплиуса, в то же время практически всем кладоцерам свойственно прямое развитие. Большинство представителей этой группы обитает в пресных водах и питается взвешенными в воде частицами, хотя встречаются и исключения. Тело филлопод подразделяется на голову, грудь и недоразвитое брюшко. Антенны I и максиллы II рудиментарны. Количество торакальных и абдоминальных сегментов варьирует у представителей разных таксонов. Филлоподии, обычно несущие краевые щетинки, располагаются только на тораксе; они обеспечивают выполнение нескольких функций: питание, локомоцию (плавание) и газообмен. Брюшко лишено конечностей, на его заднем конце располагается каудальная фурка или ее дериват.

На дорсальной поверхности головы листоногих раков, ближе к ее заднему краю медиально располагается дорсальный орган (солевая железа, шейная железа или нухальный орган). Во взрослом состоянии эту структуру сохраняют не все представители рассматриваемого таксона, однако ее можно обнаружить на некоторых стадиях их развития. У ряда видов дорсальный орган представлен солевой железой, принимающей участие в солевом обмене и осморегуляции, у других его функции остаются неизвестными. У взрослых особей некоторых Stenopoda, ранее непосредственно включавшихся в отряд Cladocera, он функционирует как орган прикрепления. Традиционно в составе Branchiopoda выделяли 4 отряда: Anostraca, Notostraca, Conchostraca и Cladocera. В современном варианте системы, более точно отражающем филогенетические отношения между указанными группами ракообразных, Anostraca представляют собой самостоятельную группу, а остальные представители этого таксона объединены в группу Phyllopoda, которая включает восемь отрядов. Ветвистоусых рачков (Cladocera) в настоящий момент разделили на четыре самостоятельных таксона (отряда): Anomopoda, Stenopoda, Onychopoda и Harpatorpoda, однако их продолжают объединять в таксономическую группировку более высокого ранга под общим названием Cladocera (Cladoceraomorpha).

### **Класс Malacostraca – Высшие раки**

На долю обширного и процветающего таксона Malacostraca, объединяющего около 23000 современных видов, приходится более половины общего видового разнообразия ракообразных. Эта группа включает наряду с крупными, хорошо известными ракообразными, такими, как крабы, омары, речные раки и креветки, множество мелких, но

важных с экологической точки зрения видов. В отличие от других таксонов ракообразных для Malacostraca, за редкими исключениями, характерен постоянный тип тагмозиса.

Как и у всех ракообразных, в состав головы входят 5 сегментов; грудь всегда образована 8 сегментами; брюшко почти всегда включает 6 сегментов и тельсон, всего 19 сегментов. Исходно в состав брюшка раков входили семь сегментов и, хотя эта особенность сохраняется у представителей более примитивных групп, таких, как Mysidacea и Euphausiacea, у большинства представителей рассматриваемого таксона произошло слияние двух сегментов, в результате чего их абдомен содержит только 6 сегментов. Высшие раки также отличаются от остальных крупных таксонов ракообразных (за исключением Remipedia) наличием конечностей на сегментах брюшка. Карапакс у них может присутствовать или отсутствовать; если карапакс присутствует, то длина его варьирует у разных представителей. Антенны I двуветвистые. Экзоподит антенн II уплощен и представляет собой чешуевидную пластинку, или скафоцерит.

Исходно все грудные конечности имеют одинаковое строение. Из двух ветвей, входящих в состав каждой конечности, сильнее развит эндоподит. Эндоподиты используются для ползания или собирания пищи. В процессе эволюции переоподы утратили экзоподит и стали одноветвистыми. Типичный эндоподит высших раков состоит из семи члеников, располагающихся по направлению к дистальному концу в следующем порядке: коксы, базиподита, ишиоподита, мероподита, карпоподита, проподита и дактилоподита. У большинства Malacostraca один, два или три грудных сегмента сливаются с головой и формируют цефалоторакс. Их придатки разворачиваются в сторону переднего конца тела и преобразуются в максиллопеды (ногочелюсти). Последние дополнительно входят в состав ротового аппарата и принимают участие в процессе питания.

Обычно первые пять пар брюшных конечностей имеют сходное строение и представляют собой двуветвистые плавательные ножки, или плеоподы. Последние используются для плавания, рытья в грунте, создания вентиляционных токов воды. Они могут участвовать в подгонке пищи, вынашивании яиц и дыхании. У самцов одна или две первые пары плеопод часто видоизменены в гоноподы, служащие для непрямого переноса спермы самке. У большинства Malacostraca шестая пара брюшных конечностей преобразована в уropоды, состоящие из протоподита и двух уплощенных веслообразных ветвей. Уropоды совместно с плоским тельсоном образуют хвостовой плавник. При резком подгибании брюшка с расправленным «плавником» животное толчками перемещается задним концом вперед. Такой способ движения, осуществляемый за счет работы мощных мышц брюшка, характерен для речных раков, омаров и креветок.

Передняя кишка обычно подразделяется на пищевод и сложно устроенный двухкамерный желудок, или провентрикулус. В его переднем отделе залегают перетирающие зубы «желудочной мельницы», в заднем отделе — гребни из фильтрующих щетинок и так называемый пресс. В желудке происходит почти полное перетирание пищи и начинается ее переваривание. Растворенные вещества и самые мелкие частицы, образующиеся в результате начального этапа пищеварения, транспортируются в крупные пищеварительные железы, в которых завершается их переваривание и происходит всасывание. Половые отверстия у самок всегда располагаются на шестом грудном сегменте, у самцов — на восьмом. Стадию науплиуса развивающийся организм обычно проходит под защитой яйцевых оболочек. Из яиц вылупляются личинки на более поздних стадиях онтогенеза. Науплиальный глаз состоит из четырех простых глазков, устроенных по типу пигментного бокала.

В состав Malacostraca принято включать семь крупных таксонов: Leptostraca, Stomatopoda, Decapoda, Syncarida, Euphausiacea, Pancarida и Peracarida. На долю Decapoda и Peracarida, играющих важную роль в самых разных экосистемах, приходится около половины всего видового разнообразия ракообразных.

#### **Класс Maxillopoda - Челюстеногие**

В самых современных вариантах системы в эту группу объединяют несколько таксонов, однако разные исследователи по-разному трактуют ее состав. В самом широком

варианте в нее включают Copepoda, Mystacocarida, Tantulocarida, Ascothoracida, Cirripedia, Ostracoda, Branchiura и Pentastomida. У представителей Maxillopoda тело обычно очень короткое.

Для всех максиллопод характерно несколько общих признаков, однако наиболее важный из них — короткое тело, состоящее из 10 или меньшего количества сегментов. Науплиальный глаз образован тремя простыми глазками в отличие от предковых форм ракообразных, у которых он состоял из четырех глазков. У некоторых форм имеются сложные глаза, однако у Copepoda, Mystacocarida и Tantulocarida они полностью отсутствуют. Иногда имеется карапакс. Торакс образован семью или даже меньшим числом сегментов, а брюшко состоит из 3 сегментов, но их может быть и еще меньше. Некоторые грудные сегменты слиты с головой и формируют цефалоторакс. Сегменты торакса несут двуветвистые (иногда одноветвистые) придатки, abdomen лишен конечностей. Многие черты, характерные для взрослых максиллопод (короткое тело, присутствие науплиального глаза, небольшие размеры, небольшое число грудных конечностей), напоминают организацию личинок, что позволяет предположить, что Maxillopoda как группа могли сформироваться в результате пedomорфоза — достижения постларвальных стадиями половой зрелости без формирования всего комплекса признаков, характерного для взрослых особей.

### Филогения Crustacea

Самая ранняя находка ископаемых ракообразных — Phosphatocopina относится к нижнему кембрию. Практически все высшие таксоны ракообразных известны с кембрийского периода, однако их происхождение и связи с остальными группами членистоногих не до конца выяснены. В последние годы было предложено несколько вариантов филогенетических систем Crustacea. У предковых форм ракообразных четыре медиальных глазка слились и образовали характерный для этой группы науплиальный глаз, который отсутствует у представителей Tracheata. Другая апоморфия ракообразных — науплиус. Эта личинка обладает тремя парами конечностей (две пары антенн и мандибулы), науплиальным глазом, расположенной спереди верхней губой (лабрумом). Из исходных четырех пар мешковидных нефридиев у науплиусов сохраняются лишь антеннальные и максиллярные железы.

Предком ракообразных, по-видимому, было небольшое плавающее бентосное животное, голова и туловище которого состояло из большого количества одинаковых сегментов. Голова такого животного несла две пары антенн, мандибулы, две пары максилл, пару сложных и один науплиальный глаз. Ротовое отверстие было обращено к заднему концу тела. Туловище не подразделялось на торакс и abdomen, каждый его сегмент нес конечности. Эти многочисленные конечности были похожи друг на друга, т.е. гомономными; вероятно, от них еще не отличались и максиллы. Скорее всего, все эти придатки использовались для движения, дыхания и питания. Они были дву- или многоветвистыми миксоподиями, их коксальные гнатобазы формировали вентральный пищевой желобок. Среди современных Crustacea отдельные признаки сходства с этой гипотетической предковой формой в разной мере сохранили Remipedia, Cephalocarida, Anostraca и некоторые Malacostraca, хотя каждая из перечисленных групп наряду с исходными, примитивными чертами обладает рядом свойственных только ей апоморфных признаков. Максиллоподам в меньшей степени присущи черты, сближающие их с гипотетической предковой формой, однако и среди них имеются виды, несомненно демонстрирующие архаичные признаки организации.

Похожие на кольчатых червей Remipedia, каждый сегмент тела которых (за исключением первого) несет гомономные двуветвистые конечности, вероятно, являются наиболее примитивными среди современных ракообразных и более всего напоминают предковую форму. Обычно Remipedia рассматривают как сестринский таксон по отношению ко всем остальным ракообразным, объединяемым под общим названием Eucrustacea. Наличие туловища, не разделенного на торакс и abdomen и несущего сходно устроенные

конечности почти на всех сегментах, как полагают, было свойственно предковой форме и лишь унаследовано современными ремипедиями.

Eucrustacea подразделяется на два сестринских таксона: Thoracopoda и Maxillopoda. У Thoracopoda грудные конечности сформировались как придатки, поддерживаемые за счет тургорного давления и обеспечивающие фильтрационный способ питания. К этой группе относятся Cephalocarida, Anostraca, Phyllopoda и Malacostraca. Подобно Remipedia, Cephalocarida образуют небольшой таксон, представители которого сохранили много признаков, унаследованных от предковой формы. Тем не менее туловище цефалокарид подразделяется на несущий конечности торакс и лишенный придатков абдомен, что явно должно рассматриваться как проявление вторичной специализации.

Представители Thoracopoda приобрели два разных варианта питания взвешенными в воде мелкими частицами, что обусловило их разделение на Cephalocarida и Phyllopodomorpha. Цефалокариды, обладающие большим количеством плезиоморфных черт, питаются органическими частицами, которые поднимаются с грунта токами воды, создаваемыми членистыми эндоподитами и экзоподитами конечностей. Phyllopodomorpha отказались от этой примитивной формы детритофагии и перешли к фильтрации в толще воды на значительном расстоянии от поверхности дна. Для повышения эффективности такого способа питания расчлененность экзо- и эндоподитов была утрачена, что привело к появлению листовидных нерасчлененных конечностей (филлоподии). Среди Malacostraca подобное строение конечностей встречается только у примитивных Leptostraca.

Традиционно Anostraca и Phyllopoda объединяются в группу Branchiopoda. Однако отсутствие карапакса у Anostraca и ряд других отличий, возможно, представляют собой серьезное основание для того, чтобы рассматривать таксон Branchiopoda как парафилетический. Это, в свою очередь, делает необходимым отделение Anostraca от Phyllopoda. Phyllopoda и Malacostraca в силу наличия у них карапакса являются сестринскими группами в пределах Ostraca. Представители Malacostraca характеризуются стабильным числом сегментов: почти у всех торакс образован 8, а брюшко — 6 сегментами. Брюшко Malacostraca всегда несет конечности, в отличие от них Phyllopoda утратили этот плезиоморфный признак. Представители Maxillopoda характеризуются уменьшением длины туловища и редукцией числа составляющих его сегментов до 10.

#### **Вопросы самоконтроля**

1. Какие характерные признаки свойственны Crustacea?
2. Особенности внешнего строения Ракообразных.
3. Особенности характерные для представителей Phyllopoda.
4. Почему Malacostraca считаются высшими раками?
5. Почему Maxillopoda считается таксоном, объединяющим морфо-биологически разнообразных представителей?

### **13-ТЕМА: ПОДТИП TRACHEATA (ТРАХЕЙНЫЕ). КЛАСС MYRIAPODA (МНОГОНОЖКИ)**

#### **План:**

1. Характерные признаки Tracheata
2. Класс Myriapoda – Многоножки
3. Основные таксоны многоножек

#### **Характерные признаки Tracheata**

К таксону Tracheata(трахейнодышащие) относятся насекомые (Hexapoda или шестиногие) и многоножки. Трахейнодышащие — одна из двух крупнейших групп наземных членистоногих (вторая обширная группа — паукообразные). Предок Tracheata был наземным

животным с мандибулами и трахеями, а его тело состояло из многочисленных неспециализированных и сходно устроенных сегментов.

План строения Tracheata характеризуется следующими особенностями. Голова несет одну пару антенн (усиков), принадлежащих первому сегменту. Второй (интеркалярный) сегмент, входящий в состав головы, редуцирован. У взрослых животных его придатки не сохраняются, но у развивающихся зародышей они на короткое время появляются. Таким образом, вторая пара антенн (антенны II), характерная для ракообразных, у трахейнодышащих отсутствует. Дыхание осуществляется с помощью трахей; каждый сегмент несет по два дыхальца. Экскреция осуществляется мальпигиевыми сосудами, залегающими в туловище, и парными мешковидными нефридиями (коксальными железами), расположенными в четвертом и пятом головных сегментах (сегменты максилл I и II). Темешваровы органы или их гомологи, расположенные на голове, вероятно, выполняют гигро- или хеморецепторную функцию. Трахейнодышащие раздельнополы, оплодотворение внутреннее. Перенос спермы не прямой, с помощью сперматофоров. Мальпигиевы сосуды, трахеи, внутреннее оплодотворение и сперматофоры возникли в процессе эволюции независимо у представителей трахейнодышащих и паукообразных как приспособления к наземному образу жизни.

### **Класс Myriapoda – Многоножки**

Многоножки большая группа исключительно сухопутных членистоногих, насчитывающая более 10 000 видов, большинство которых встречается в южных широтах и тропиках. Все многоножки обитают скрытно в местах с высокой влажностью воздуха, так как у них отсутствует, за немногими исключениями, защитный, водонепроницаемый восковидный слой – **эпикутикула**. Размеры тела многоножек варьируют от мелких до крупных. Так, почвенные *Paragoroda* не превышают 2 мм в длину, а гигантские сколопендры достигают от 20 до 30 см.

Червеобразное, вытянутое тело многоножек подразделяется на два отдела: голову и членистое туловище, которое часто состоит из значительного числа снабженных конечностями сегментов. Конечности многоножек представляют собой типичные одноветвистые членистые ходильные ножки, состоящие из 8 члеников, заканчивающихся коготком. Некоторые из конечностей сильно изменены. Ножки первого туловищного сегмента превращены в сильные **ногочелюсти**, служащие для захвата и умерщвления жертвы. Внутри каждой ногочелюсти помещается ядовитая железа, проток которой открывается возле конца коготка.

**Пищеварительная система** состоит из кишечника в виде прямой трубки, большую часть которой составляет средняя кишка. У многоножек в отличие от ракообразных нет печени, имеется одна или две пары слюнных желез. **Дыхательная система** состоит из трахей открывающихся наружу парой дыхательных отверстий-стигм по бокам сегментов тела. Стигмы ведут в крупные трахейные стволы, которые сильно ветвятся, распадаясь на мелкие трахеи и трахеолы. Последние подходят к тканям различных органов, где происходит газообмен. **Кровеносная система** не замкнутого типа состоит из многокамерного сердца в виде трубки расположенного над кишечником. Имеются кровеносные сосуды, из которых кровь изливается в миксоцель. Нервная система состоит из головного мозга, окологлоточных коннективов и брюшной нервной цепочки. Органами осязания и обоняния служат антенны. **Органами выделения** служат одна или две пары неветвящихся **мальпигиевых сосудов**, лежащих в миксоцеле и впадающих в кишечник на границе между средней и задней кишкой. Кроме мальпигиевых сосудов выделительную роль играют лимфатические железы и жировое тело. **Половая система**. Все многоножки раздельнополые. Половые железы в редких случаях сохраняют первоначальный парный характер и обычно сливаются в непарное образование различного вида. Способы оплодотворения разнообразны. В более простом случае самец подвешивает на паутине капельку семенной жидкости-**сперматофор**, который позднее подбирается самкой. Иногда происходит копуляция.

**Развитие.** Яйца многоножек крупны и богаты желтком. Постэмбриональное развитие проходит у разных групп по-разному. Прямое развитие, когда из яйца выходит полностью сформированный организм, происходит у Chilopoda, а у губоногих и двупарноногих из яйца выходит молодой организм с неполным числом члеников, которые увеличиваются по мере роста.

**Экология.** Многоножки преимущественно ночные, избегающие дневного света животные. Кивсяки очень неповоротливы и медлительны, тогда как губоногие, наоборот, ловки и отличаются быстротой движений. Многие многоножки обнаруживают заботу о потомстве. На севере разнообразие многоножек невелико. Все многоножки, кроме подкласса Chilopoda, совершенно безобидны.

Таксон Myriapoda (многоножки) объединяет четыре группы трахейнодышащих, которым в традиционной системе отводится ранг классов: Chilopoda (губоногие), Diplopoda (двупарноногие, или кивсяки), Paupoda (пауроподы) и Symphyla (симфилы). Всего насчитывается около 13 тысяч видов многоножек. Тело многоножки подразделяется на голову и удлиненное туловище. Туловищные сегменты многочисленны и несут ноги. Членение туловища на грудь и брюшко не выражено. Голова несет два усика (антенны). Медиальные глазки (оцеллы) у многоножек отсутствуют. Однако у Chilopoda и Diplopoda по бокам головы располагаются просто устроенные глаза, которые, возможно, возникли из сложных глаз. Они представлены небольшим количеством неплотно расположенных омматидиев, в которых отсутствует кристаллический конус. Симфилы и пауроподы глаз не имеют.

Верхняя губа (лабрум) образует свод ротовой полости. Ротовые части расположены на вентральной поверхности головы. Нижняя губа, замыкающая ротовую полость сзади, образована либо максиллами I, либо максиллами II. Это зависит от того, к какому таксону относится та или иная многоножка. Две мандибулы залегают по бокам рта. В саму ротовую полость выдается мясистый подглоточник (гипофаринкс), представляющий собой непарный вырост стенки тела. Для дыхания многоножки используют трахейную систему. Дыхальца обычно не закрываются и, следовательно, через них в результате испарения постоянно теряется влага. Многоножки приспособлены к наземным местам обитания гораздо хуже насекомых. Для выделения служат мальпигиевы сосуды. Имеются также мешкообразные нефридии (коксовые железы), функция которых неясна. Сердце представляет собой трубку, тянущуюся вдоль спинной стороны тела, в каждом сегменте имеется пара остий, ветвящиеся артерии встречаются редко. Нервная система многоножек включает состоящий из трех отделов синцеребрум, окологлоточные коннективы и небольшой субэзофагальный ганглий; брюшной нервный ствол несет парные сегментарные ганглии. Нервная система многоножек напоминает нервную систему членистоногих вообще. Цефализация выражена слабо. Перенос спермы в сперматофорах протекает очень сложно. Он во многом напоминает аналогичные процессы у паукообразных. Большинству многоножек необходима влажная среда обитания, так как их относительно проницаемая эпикутикула не препятствует потере влаги и, как правило, лишена липидных и воскоподобных компонентов, присутствующих в кутикуле пауков и насекомых. Имеющиеся в ее составе липиды, скорее всего, придают ей водоотталкивающие свойства, а не предотвращают потерю влаги из организма. Многоножки широко распространены в умеренных и тропических районах. Они живут под камнями и поваленными деревьями, а также просто в почве.

#### **Основные таксоны многоножек**

##### **Chilopoda-Губоногие**

Представители Chilopoda имеют от 15 до 191 пары ног (всегда нечетное число). Губоногие многоножки хорошо знакомы даже неспециалистам. Они распространены по всему миру и встречаются как на равнинах, так и в горах. Они живут в почве и лесной подстилке, под камнями, бревнами и корой, в пещерах и во мху. Большинство ведет ночной образ жизни. Губоногие — хищники. Укусы некоторых из них ядовиты и для человека. Описано 2800 видов, которые распределяются по пяти крупным таксонам.

Самый крупный представитель губоногих *Scolopendra gigantea* достигает 30 см в длину. Другие тропические Chilopoda нередко превышают 20 см. Длина тела большинства североамериканских и европейских видов 3 — 6 см, а самых мелких — 1 см. Многоножки, обитающие в средних широтах, обычно красно-коричневые, а тропические формы, особенно из группы Scolopendromorpha, окрашены в красный, зеленый, желтый и синий цвет. Голова, покрытая жестким, сильно склеротизованным головным щитом, чаще всего уплощена, но у представителей Scutigermorpha имеет сферическую форму. Усики могут быть длинными или короткими. Ротовой аппарат губоногих тригнатический, т.е. включает три пары челюстей — мандибулы, максиллы I и максиллы II. Максиллы II крупнее, чем максиллы I, и имеют когтевидные телоподиты (телоподитом называется подвижная часть конечности). Ротовая полость открывается наружу ртом, который спереди ограничен верхней губой, с боков — мандибулами, сзади — гипофаринксом и максиллами I. У многих Chilopoda по бокам головы часто располагаются рыхлые группы разрозненных омматидиев, однако среди них есть и слепые формы (например, представители Geophilomorpha). В то же время у Scutigermorpha омматидий сближены и образуют псевдофасетированные глаза.

Придатки первого туловищного сегмента представляют собой увеличенные ногочелюсти (форципулы, ядовитые «зубы»). Эти образования встречается только у представителей Chilopoda. Ногочелюсти изогнуты и несут на конце заостренный зуб, на котором открываются протоки залегающей в телоподите ядовитой железы. Кокса ногочелюсти и стернит этого сегмента объединяются и образуют большую пластинку — кокостернит, которая прикрывает нижнюю поверхность головы. Конечности последнего туловищного сегмента преобразованы в так называемые анальные ножки. В отличие от прочих ног они не участвуют в локомоции. Анальные ножки часто сильно видоизменены — у одних видов они напоминают пару длинных антенн, а у других вместе образуют подобие хватательных щипцов. Используются анальные ножки как органы чувств или оружие нападения и защиты. Два последних туловищных сегмента являются соответственно прегенитальным и генитальным сегментами. Прегенитальный сегмент либо вообще лишен конечностей, либо несет две специализированные гоноподии. Самки Lithobiomorpha и Scutigermorpha используют гоноподии для манипулирования отложенными яйцами. К генитальному сегменту сзади причленяется тельсон. Все конечности губоногих, кроме ногочелюстей, анальных ножек и гоноподии, участвуют в локомоции. Они имеют сходное строение. Нога состоит из тазика (коксы), вертлуга, предбедра, бедра, голени и двух члеников лапки, заканчивающейся коготком. Конечности причленяются по бокам тела. Тазик прочно соединен с плевральной мембраной. Количество ног варьирует. Обычно каждый сегмент несет по паре ног, но есть и безногие сегменты. Экзоскелет туловищного сегмента образован дорсальным тергитом, вентральным стернитом и двумя латеральными плевритами. Размеры и количество тергитов заметно варьируют у представителей разных таксонов. Это обусловлено тем, что разные губоногие характеризуются присущими только им особенностями локомоции. Туловищные сегменты и конечности Geophilomorpha, подобно кольчатым червям, гомономны, а тергиты одинаковы по длине — уникальная ситуация среди многоножек. У представителей Scutigermorpha, Lithobiomorpha и Craterostigmomorpha сегменты гетерономны: длинные тергиты чередуются с короткими. У Scutigera длинные тергиты могут полностью покрывать короткие. У Scolopendromorpha гетерономность сегментов выражена слабо. Ногочелюсти с их ядовитым секретом — не единственное защитное образование губоногих. Некоторые представители Scolopendromorpha могут больно ущипнуть своими анальными ножками. Для многих видов характерна аутоотомия (в случае опасности животное отбрасывает одну или несколько ног), чаще всего, это бывают анальные ножки. Отброшенные конечности продолжают дергаться — считается, что это отвлекает хищника от убегающей многоножки. При следующей линьке взамен утраченных ног формируются новые. У многих Scolopendromorpha и Geophilomorpha на вентральной стороне каждого сегмента залегают защитные железы. Большинство губоногих имеет особые коксальные органы, залегающие в коксах задних ног. Их не следует



путать с коксальными железами, которые представляют собой мешковидные нефридии. Функция коксальных органов неясна, но не исключено, что они играют защитную роль. Некоторые Lithobiomorpha выделяют клейкий секрет, продуцируемый железами, расположенными в анальных ножках. Chilopoda обычно неярко окрашены и сливаются с субстратом.

### Symphyla

Symphyla — маленькая группа, включающая около 160 видов. Симфилы обитают во влажной почве и лесной подстилке по всему миру. Из-за высокой проницаемости кутикулы они могут обитать только в очень влажных местах.

Симфилы — мелкие (1 — 8 мм), белые, слабо склеротизованные многоножки, внешне напоминающие губоногих длинным телом и большим количеством сегментов. Кроме того, у симфил есть ряд общих признаков с насекомыми, хотя это сходство может быть результатом конвергенции. Усики расположены по бокам головы. Как и Chilopoda, симфилы — тригнатические организмы, т.е. имеют три пары основных ротовых конечностей. Слабые, двухчлениковые мандибулы прикрыты с брюшной стороны парой длинных максилл I. Максиллы II сливаются и образуют нижнюю губу (лабиум). Она напоминает нижнюю губу насекомых, но, скорее всего, эти сходные структуры у симфил и насекомых возникли в результате конвергентного развития. Ротовые части отграничивают ротовую полость. Глаза отсутствуют. У основания каждого усика располагается хорошо развитый темешваров орган.

Туловище симфил состоит из 14 сегментов, покрытых 15 — 24 тергитами. Считается, что появление дополнительных тергитов повышает гибкость их тела. Это особенно важно для организмов, передвигающихся в узких пространствах. Туловищные сегменты I—XII несут ходные ноги, на XIII сегменте находится пара прядильных органов, а XIV сегмент несет пару трихоботрий. Паутинные железы открываются наружу порами на прядильных органах. Некоторые исследователи считают, что последние гомологичны церкам насекомых. Туловище заканчивается маленьким овальным тельсоном. У основания большинства ног на поверхности тела располагаются (по одному на каждую конечность) способные выворачиваться наружу коксальные мешки и небольшие придатки, называемые стилусами. Очень сходные структуры имеются и у примитивных Hexapoda. Коксальные мешки поглощают влагу и, возможно, участвуют в дыхании. Функции стилусов неизвестны, хотя некоторые исследователи относят их к сенсорным структурам. Симфилы очень чувствительны к недостатку влаги и часто погибают от обезвоживания.

Особенности строения туловища, в первую очередь наличие дополнительных тергитов, позволяющих животному легко изгибаться в дорсовентральном направлении, несомненно, обусловлены характером локомоции симфил. Многие представители этой группы очень быстро бегают и способны ловко поворачиваться, изгибаться и извиваться, перемещаясь между частицами почвы. Видимо, это позволяет им спастись от хищников. *Scutigera* питается корнями растений и может наносить серьезный ущерб овощам и цветам, особенно в парниках. Она широко распространилась по миру за счет случайных заносов с тепличной почвой.

Главными органами выделения являются два мальпигиевых сосуда. Имеются одна или две пары мешковидных нефридиев, расположенных в первом и втором максиллярных сегментах. Их называют максиллярными нефридиями. Сердце представляет собой трубку, протянувшуюся вдоль спинной стороны тела в VI — XII туловищных сегментах. Имеется только одна пара остий. Единственная пара трахей открывается двумя дыхальцами, которые занимают необычное положение — по бокам головы. Трахеи «обслуживают» только голову и первые три туловищные сегмента. Трахеи, приуроченные к последующим сегментам, возможно, имелись у предков симфил, но были утрачены в процессе эволюции. Глаз у симфил нет и, следовательно, оптические доли протоцеребрума находятся в зачаточном состоянии, однако протоцеребрум иннервирует темешваровы органы. Цефализация выражена слабо. Подглоточный ганглий состоит только из ганглиев трех пар ротовых

конечностей. По ходу брюшного нервного ствола расположены двенадцать пар сегментарных ганглиев, по одной паре на каждую пару ног.

Симфилы раздельнополы. Перенос спермы не прямой, самцы формируют сперматофоры. Оплодотворение наружное. Непарное половое отверстие расположено медиально на нижней стороне IV туловищного сегмента. Половое поведение *Scutigerebella* исключительно своеобразно. Самец откладывает 150—450 сперматофоров, каждый из которых располагается на конце особого стебелька. Обнаружив сперматофор, самка откусывает его от стебелька и помещает сперму в два семяприемника, которые связаны с ротовой полостью. Позднее самка выделяет яйцо из гонопора, расположенного на четвертом туловищном сегменте, и приклеивает его к гаметофиту мха, лишайнику или иному субстрату, а затем оплодотворяет его спермой из семяприемников. Яйца обычно откладываются группами по 8—12 штук. У симфил часто встречается партеногенез. Роль паутинных желез и прядильных органов в размножении неясна. Развитие не прямое. Вылупившаяся из яиц молодь имеет только 6 или 7 пар ног. С каждой линькой прибавляется новая пара конечностей. *Scutigerebella immaculata* живет четыре года и все это время постоянно линяет.

### **Diplopoda-Двупарноногие**

Представителей таксона Diplopoda (двупарноногие) часто называют кивсяками. Это самые «многоногие» из многоножек: число ног у представителей некоторых видов достигает 710. Кивсяки — скрытные, ночные животные, питающиеся разлагающимися растительными остатками. Избегая света, они обитают в почве и лесной подстилке, под камнями и поваленными бревнами, в трещинах коры. Многие кивсяки встречаются в пещерах. Длина тела варьирует от 2 мм до 30 см. Описано примерно 10000 видов двупарноногих, однако, по оценкам специалистов, еще около 70000 видов ждут описания. Представители Diplopoda распространены повсеместно, но особенно многочисленны в тропиках.

Экзоскелет большинства двупарноногих сильно пропитан известью. Тело длинное, цилиндрическое, но у многих форм выглядит уплощенным из-за выступающих паранотумов — боковых выростов тергитов. Как и у других многоножек, тело подразделяется на голову и членистое туловище. Голова обычно выпуклая сверху и уплощенная снизу (рис. 20.9). На голове находятся темешваровы органы, а у некоторых видов — еще и две латеральные группы омматидиев. Каждая группа включает от 4 до 90 слабо развитых глазков. Омматидий расположены очень рыхло и не образуют плотных скоплений. Короткие усики всегда состоят из восьми члеников, на конце последнего находятся четыре больших хеморецепторных конуса.

Представители таксона Dignatha, куда относятся кивсяки и пауроподы, имеют две основные ротовые части, а не три, как остальные представители Tracheata. У Diplopoda это мандибулы и гнатохилярий. Мнения специалистов относительно путей редукции ротовых частей Dignatha расходятся. Некоторые полагают, что гнатохилярий представляет собой слившиеся максиллы I, а максиллы II полностью редуцированы. Другие считают, что гнатохилярий — продукт слияния максилл I и максилл II. Тот факт, что гнатохилярий иннервируется только одной парой нервов, говорит в пользу первой гипотезы. В любом случае, гнатохилярий диплопод — единая структура, правая и левая части которой плотно слились. Это широкая уплощенная пластинка, прикрепленная к нижней поверхности головы сзади. Гнатохилярий образует дно и заднюю стенку ротовой полости. Он выполняет также и сенсорную функцию: на нем находятся дистальные чувствительные щупики и шесть коротких апикальных зубчиков, покрытых хеморецепторными сенсиллами. Склеротизованные мандибулы, состоящие из двух члеников, служат для измельчения пищи. Их медиальные края несут зубцы и «терку», а тяжелые выпуклые основания прикрывают края головы.

Снаружи хорошо видно, что туловище отчетливо метамерно и состоит из кутикулярных колец, напоминающих сегменты. На самом деле большая часть колец представляет собой диплосегменты — результат слияния двух сегментов. Диплосегменты,

как правило, несут по две пары ног (отсюда название *Diplopoda*) и по две пары дыхалец. Подобная «удвоенная» организация прослеживается и во внутреннем строении: на диплосегмент приходится две пары ганглиев и две пары остий. Первое кольцо, так называемый шейный сегмент, не является диплосегментом и не несет ног. Увеличенный тергит шейного сегмента образует большой «воротничок» за головой. Кольца 2, 3 и 4 несут по одной паре конечностей, ганглиев, остий и дыхалец. Они, видимо, также не являются диплосегментами. Ноги двупарноногих имеют типичное для многоножек строение. У представителей большинства групп одна или обе пары ног на седьмом кольце представляют собой гоноподии, принимающие участие в переносе спермы от самца к самке. Тело оканчивается тельсоном, на котором находится расположенный вентрально анус. Несколько последних колец не несут конечностей. Экзоскелет каждого кольца образован типичными склеритами. Примитивные представители *Diplopoda* еще сохраняют четко выраженные тергит, стернит и два плевроита. У *Merochaeta* и *Juliformia* склериты слились. У *Juliformia* при этом формируется почти правильный цилиндр. Покровы большинства двупарноногих, особенно тергиты, очень твердые и, как у многих ракообразных, в них откладываются соли кальция. Поверхность тела чаще всего гладкая, но иногда тергиты несут гребни, туберкулы, шипы или отдельные щетинки. Мелкие, обладающие мягким телом представители группы *Penicillata* несут по бокам тела хорошо развитые пучки щетинок.

Размеры двупарноногих сильно варьирует. Таксон *Penicillata* включает мелкие формы, некоторые из них (*Polyxenus*) не превышают 2 мм в длину. Самые крупные кивсяки относятся к таксону *Spirostreptidae* (*Juliformia*): они достигают 30 см.

### **Paupoda**

*Paupoda* — небольшой таксон, объединяющий мягкотелых животных, ведущих ночной образ жизни. Эти малоизвестные членистоногие широко распространены в умеренных и тропических районах. Они живут в лесной подстилке, почве, отсыревшей древесине, под камнями. Все они мелкие, 0,5—1,9 мм в длину. Раньше паупод считали редкими животными, однако недавно было показано, что они весьма многочисленны в лесной подстилке. В настоящее время известно около 500 видов паупод. В действительности их, несомненно, гораздо больше. Просто до сих пор эта группа многоножек очень слабо изучена.

Пауподы относятся к группе *Dignatha* и по многим признакам напоминают двупарноногих. Туловище обычно состоит из 11 сегментов, 9 из которых несут по одной паре ног. Первый (шейный) сегмент, одиннадцатый сегмент и тельсон — безногие. Тергитов меньше, чем сегментов: некоторые дорсальные тергиты очень большие и перекрывают по два соседних сегмента. Пять тергитов несут по две длинные латеральные трихоботрии. В отличие от диплопод шейный сегмент паупод со спинной стороны едва заметен, на брюшной стороне он, наоборот, сильно расширен.

По бокам головы расположены дисковидные псевдоглазки. Эти своеобразные органы чувств, возможно, гомологичны темешваровым органам других *Myriapoda*. Настоящие глаза у паупод отсутствуют. Шестичлениковые усики разветвляются на три жгута. Эта особенность отличает паупод от всех остальных трахейнодышащих. Одна из ветвей усиков несет булабовидный орган неизвестного назначения. Слабые, нерасчлененные мандибулы приспособлены для того, чтобы перетирать или пронзать пищу. Нижняя губа тоже слабо развита. Вероятно, она образовалась в результате слияния максилл I и гомологична гнатохилирию двупарноногих. Как и у всех *Dignatha*, максиллы II отсутствуют. Кутикула обычно слабо склеротизована, мягкая, проницаемая. Пауподы не переносят высыхания и полностью зависят от влажной среды.

Большинство паупод питается грибами или разлагающимися растительными тканями, но среди них есть и хищники. Передняя кишка снабжена мышцами, позволяющими высасывать добычу. Известно, что некоторые пауподы прокусывают гифы грибов и высасывают их содержимое. Сердце отсутствует, трахеи (за исключением представителей нескольких примитивных видов) тоже. Возможно, утрата этих органов обусловлена очень

небольшими размерами тела. Имеются два мальпигиевых сосуда. В голове залегают две пары желез, ведущих свое происхождение от целомических мешков. По крайней мере одна пара этих желез, видимо, гомологична мешковидным максиллярным нефридиям остальных трахейнодышащих. Функция желез неясна. Мозг залегает в голове и первом туловищном сегменте. Субэзофагальный ганглий иннервирует только мандибулы и нижнюю губу.

Пауроподы раздельнополы. Как и у двупарноногих, третий туловищный сегмент является половым и несет гонопоры (два у самцов, один у самок), а у самцов также пенис. Перенос спермы не прямой, посредством сперматофоров. Самец откладывает их в отсутствие самки и прядет две сигнальные нити. Яйца откладываются в почву по одному или кучками. Развитие не прямое, молодь, как и у двупарноногих, вылупляется только с тремя парами ног. *Pauropus sylvaticus* достигает половой зрелости примерно за 14 недель.

### Вопросы самоконтроля

1. Какие характерные признаки характерны для представителей таксона Tracheata?
2. Характерные признаки многоножек.
3. Symphyla и Pauropoda примитивные таксоны многоножек – почему?
4. В чем необычность представителей таксона Diplopoda?
5. Chilopoda наиболее высокоорганизованные многоножки - почему?

## 14-ТЕМА: КЛАСС НЕХАРОДА (НАСЕКОМЫЕ ИЛИ ШЕСТИНОГИЕ) – ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА, ВНЕШНЕЕ И ВНУТРЕННЕЕ СТРОЕНИЕ

### План

1. Класс Нехарода (= Insecta) - Насекомые
2. Внешнее строение
3. Внутреннее строение
4. Размножение и развитие

### Класс Нехарода (= Insecta) – Насекомые

В своё время кто-то сказал, что в первом приближении все животные — это насекомые. Конечно, в этом высказывании есть элемент преувеличения, однако действительно именно к шестиногим относится большая часть известных видов животных. По самым скромным оценкам, таксон Нехарода включает 870000 ныне живущих видов, а по некоторым данным их количество достигает 1200 000. Подавляющее большинство этих видов относится к собственно насекомым (Insecta). Нехарода, безусловно, самый обширный таксон ранга надкласса, вдвое превышающий по численности прочие таксоны животных, вместе взятые. В рамках этой книги мы лишены возможности рассмотреть шестиногих столь же подробно, как другие группы, и ограничимся лишь довольно поверхностным обзором этого гигантского таксона. Материал этой главы отвечает требованиям университетских курсов «зоология беспозвоночных», включающих лишь краткий обзор насекомых.

Удивительное разнообразие шестиногих возникло в результате действия нескольких причин. Прежде всего, это приобретение ими разнообразных и весьма совершенных адаптаций к наземному образу жизни. Очень большую роль сыграло и освоение ими особой формы локомоции — полета. Немаловажно и то, что эволюция Нехарода протекала параллельно с эволюцией цветковых растений. Есть все основания говорить о коэволюции этих двух групп живых организмов. И хотя шестиногие — это преимущественно наземные животные, занявшие практически все возможные экологические ниши на суше, не менее успешно они заселили и пресные воды. Они отсутствуют только в морских глубинах (которые, впрочем, занимают большую часть поверхности планеты). Эволюционный успех группы обусловлен несколькими факторами. Во-первых, это сохранение шестиногими плана строения, свойственного членистоногим животным; во-вторых, — приобретение удивительной устойчивости к высыханию, в-третьих, — упоминавшаяся выше способность к

полету и, наконец, голометаболическое развитие. У насекомых с голометаболическим развитием личинки и взрослые особи различаются морфологически и экологически, что делает возможным распределение ресурсов между разными стадиями онтогенеза, исключает конкуренцию и позволяет разным стадиям играть различные, но комплементарные роли в жизненном цикле. Не случайно наиболее богатые видами таксоны насекомых — жуки, чешуекрылые, перепончатокрылые и двукрылые (в общей сложности, 740000 видов) — характеризуются голометаболическим развитием.

Нexapoda отличаются от прочих Tracheta рядом особенностей. Туловище подразделяется на голову, грудь и брюшко. Взрослые особи (ювенильные стадии, как правило, тоже) имеют три пары ног. Во взрослом состоянии представители большинства таксонов Insecta имеют две пары крыльев, однако наиболее примитивные шестиногие, как ныне живущие, так и ископаемые, исходно лишены крыльев. Ноги и крылья всегда расположены на груди. Имеется только одна пара усиков (антенн). Для дыхания используется трахейная система. Половые протоки открываются на заднем конце брюшка. Органы выделения представлены мальпигиевыми сосудами.

Прочная кутикула, в целом свойственная членистоногим, обеспечивает защиту от хищников, патогенных микроорганизмов и высыхания. К ней же прикрепляются скелетные мышцы. Приспособления к сохранению влаги, в том числе трахейная система, мальпигиевы сосуды, водонепроницаемые кутикула и оболочка яиц, позволили Нexapoda хорошо освоить сушу, что удалось очень немногим беспозвоночным. На суше шестиногие столкнулись с огромным разнообразием местообитаний, что способствовало видообразованию и адаптивной радиации в гораздо большей степени, чем более однородная морская среда, в которой обитают ракообразные. Приобретение и совершенствование полета обеспечили насекомым преимущество перед другими наземными беспозвоночными. Полет значительно облегчает расселение, увеличивает вероятность спасения от хищников и доступа к пище, и, наконец, позволяет обнаруживать и заселять оптимальные среды обитания. Активный полет появился в процессе эволюции также у рептилий, птиц и млекопитающих, но первыми летающими животными были именно Нexapoda. Примитивные представители этой группы, скрыточелюстные (Entognatha), не способны к полету и лишены эффективных механизмов защиты от высыхания, а потому не разделили успех своих крылатых потомков — насекомых (Insecta).

Шестиногие имеют большое экологическое, экономическое и медицинское значение. Две трети всех цветковых растений опыляются насекомыми. Опасные заболевания человека и домашних животных переносятся комарами, вшами, блохами, постельными клопами и др. Они же сильно досаждают людям. Далеко не полный список переносчиков и передаваемых ими заболеваний включает: комаров, которые переносят малярию, элeфантиазис (слоновую болезнь), японский энцефалит, энцефалит Западного Нила, желтую лихорадку; муху цеце — переносчика сонной болезни; вшей, передающих сыпной и возвратный тифы; блох — специфичных переносчиков бубонной чумы; домашнюю муху, с участием которой могут передаваться брюшной тиф и дизентерия. Травоядные виды насекомых вредят зерновым культурам. Чтобы избежать снижения урожая, на борьбу с вредителями ежегодно тратятся огромные суммы. Неумеренное использование пестицидов, однако, представляет опасность для окружающей среды и здоровья человека.

В настоящее время энтомологи подразделяют группу Нexapoda (шестиногие) на два сестринских таксона — Entognatha (скрыточелюстные) и Insecta (настоящие насекомые). Примитивные Entognatha включают четыре таксона ранга отряда, а более продвинутые и многочисленные Insecta — 30 таких таксонов.

### **Внешнее строение**

Тело типичного представителя Нexapoda состоит из трех тагм: головы, груди и брюшка. Вопрос о количестве сегментов, входящих в состав головы, относится к числу дискуссионных. Разные исследователи называют цифры от трех до семи. Как бы то ни было, все они слиты в единую тагму — головную капсулу. По данным одного из последних

исследований плодовой мушки *Drosophila*, голова состоит из архицеребрума и семи сегментов (спереди назад): лабрального, глазного, антеннального, интеркалярного, мандибулярного, максиллярного и лабиального. Последние три сегмента несут ротовые части и иногда называются челюстными сегментами. Названия сегментов связаны с их придатками. Например, на антеннальном сегменте имеется пара антенн (усиков). Интеркалярный сегмент не несет придатков, он появляется у зародышей, а затем исчезает. У предковых форм, однако, на этом сегменте находились антенны II, гомологичные соответствующим придаткам ракообразных. Современные *Nexaroda* полностью утратили эту пару головных конечностей. Скелет головы представлен плотной головной капсулой, окружающей и защищающей мягкие внутренние ткани. Изнутри она укреплена сложной системой выступов — аподем, к которым прикрепляются мышцы. Совокупность аподем носит название тенториум. Как правило, на голове находятся два сложных глаза и до трех простых глазков (оцелли). Это можно рассматривать как плезиоморфное состояние признака. Голова несет и две антенны, морфология которых весьма разнообразна. В простейшем случае они нитевидные.

Ротовая полость открывается наружу ртом, вокруг которого расположены ротовые части. Передняя стенка ротовой полости образована лабрумом (верхней губой) — склеротизованной пластинкой, которая подвижно сочленена с головой и может подниматься и опускаться с помощью специальных мышц. Гипофаринкс (язык) — хитиновое выпячивание дна ротовой полости — может способствовать проталкиванию пищи в рот. По бокам рта расположена пара сильно склеротизованных мандибул (верхних челюстей). Максиллы (максиллы I, или нижние челюсти) несут зубчики и могут участвовать в измельчении пищи. Это наименее видоизмененная пара ротовых частей. Максиллы II сливаются в лабиум, или нижнюю губу, — непарную пластинку, формирующую заднюю стенку ротовой полости. Максиллы и лабиум несут чувствительные щупики.

Грудь (торакс) состоит из трех сегментов: передне-, средне- и заднегруди. Тергиты и стерниты обычно склеротизованы, а плевриты, за исключением некоторых подвергшихся склеротизации участков, как правило, мягкие. Каждый сегмент несет пару ног. Нога состоит из шести частей (от основания к концу): тазик, вертлуг, бедро, голень, лапка (тарзус) и претарзус. Лапка состоит из очень мелких члеников (максимум пяти). Претарзус образован двумя (реже одним) коготками, между которыми располагается напоминающий мягкую подушечку аролий. Сочленения между члениками конечности могут быть одно или двухмышечковыми. Ноги *Nexaroda*, как правило, приспособлены к ходьбе или бегу. Во время рабочего движения передние ноги подтягивают тело, а средние и задние ноги толкают его вперед. Средние ноги опираются на субстрат снаружи от передних и задних ног. Видоизмененные конечности могут служить для захвата добычи или партнера, прыгания, плавания или копания. Большинство взрослых насекомых (*Insecta*) имеют две пары крыльев, которые всегда расположены на грудных сегментах: передние крылья — на среднегруди, задние — на заднегруди. Однако у представителей ряда таксонов одна или обе пары крыльев отсутствуют. Достаточно часто одна пара крыльев не принимает непосредственного участия в полете, а выполняет какую-либо иную функцию.

Брюшко состоит, как правило, из 9—11 сегментов и тельсона. Последний четко выражен только у зародышей и представителей некоторых примитивных таксонов. В типичном случае брюшко включает прегенитальные (I—VII), генитальные (VIII и IX) и постгенитальные (X и XI) сегменты. Женское половое отверстие находится на VIII, а мужское — на IX сегментах брюшка. Постгенитальные сегменты редуцированы и представлены небольшим числом мелких склеритов.

Большинство сегментов брюшка не несет придатков. Прегенитальные сегменты высших насекомых никогда не несут придатков, у некоторых *Entognatha* иногда имеются маленькие чувствительные придатки, которые, возможно, произошли от конечностей. На одиннадцатом сегменте брюшка взрослых особей располагаются церки, выполняющие

функции органов чувств. У некоторых насекомых на брюшке имеются наружные гениталии. Брюшные придатки личинок разнообразны.

### Крылья и полет

Наличие крыльев — характерная черта настоящих насекомых, хотя необходимо помнить, что в целом среди Hexapoda есть немало и бескрылых форм. Например, муравьи и термиты имеют крылья только в определенные периоды жизни, а у рабочих особей крыльев нет вообще. Некоторые паразитические насекомые (например, вши и блохи) полностью утратили крылья. Это примеры вторичной бескрылости. Примитивные Hexapoda (все Entognatha, а среди насекомых Zygentoma и Archaeognatha) исходно лишены крыльев. Их часто называют первичнобескрылыми шестиногими (apterygotes). В то же время подавляющее большинство насекомых имеют крылья либо произошли от крылатых предков. Их часто объединяют под общим названием крылатые насекомые (pterygotes).

Не являясь истинными сегментарными придатками, т. е. конечностями, крылья не гомологичны ногам и ротовым частям. Они представляют собой очень тонкие складки стенки тела и, следовательно, состоят из двух слоев, каждый из которых образован эпидермисом и кутикулой. Складки эти укреплены склеротизованными полыми жилками, в которые продолжается гемоцель и заходят трахеи и нервы. Крылья сочленяются с тергитами и плевритами средне- и заднегруди. Полностью развитые, функционирующие крылья имеются только у взрослых насекомых, у личинок в лучшем случае могут присутствовать лишь мягкие зачатки крыльев. Возникновение и эволюция крыльев и полета у насекомых служат предметом нескончаемой дискуссии. Самое древнее ископаемое шестиногое животное — не имевшая крыльев щетинохвостка из раннего девона. Крылатые насекомые появились позже, однако какие-либо промежуточные формы между бескрылыми и крылатыми Hexapoda не обнаружены. Согласно одной из наиболее широко принимаемых гипотез, исходно крылья возникли как плоские выросты боковых концов тергитов. Они помогали насекомому приземляться на ноги после прыжка. Последующее увеличение площади этих выростов позволило в дальнейшем использовать их для планирующего полета. И наконец, развитие специализированных мышц и особых сочленений обеспечили крыльям подвижность.

В примитивном случае крылья направлены в стороны и не могут складываться (например, у стрекоз). Появление способности складывать крылья вдоль брюшка (за счет изменения склеритов в основании крыла) стало важным эволюционным событием. Это новоприобретение обусловило возможность освоения насекомыми таких мест обитания, как узкие пространства под корой и камнями, в толще почвы, экскрементах, древесине — словом, всюду, куда с расправленными крыльями проникнуть невозможно. Вероятно, механизм складывания крыльев насекомые приобретали одновременно с уменьшением размеров тела, что имеет место у представителей многих специализированных таксонов.

Крыло сочленено с краем торакального тергита и опирается на вертикальный, склеротизованный отросток плеврита — столбик. Эта конструкция напоминает детские качели с опорой, расположенной не посередине, а ближе к одному из концов. Крыло приводится в движение крыловыми мышцами, которые могут заполнять большую часть груди насекомого. Крыловые мышцы делятся на мышцы прямого действия, которые прикреплены непосредственно к крылу, и мышцы непрямого действия. Вертикальные мышцы непрямого действия тянутся от стернита к тергиту, антагонистичные им продольные мышцы непрямого действия соединяют аподемы, расположенные на переднем и заднем концах груди. Задние мышцы прямого действия прикреплены к заднему краю основания крыла, дистально относительно столбика, а передние мышцы прямого действия — к переднему краю основания крыла, но тоже дистально по отношению к столбику.

Первые летающие насекомые не имели мышц непрямого действия, и работа крыльев обеспечивалась только мышцами прямого действия. У наиболее продвинутых современных насекомых, напротив, работу крыльев обеспечивают в первую очередь мышцы непрямого действия; мышцы прямого действия контролируют лишь поворот крыла относительно его

продольной оси. В результате сокращения вертикальных мышц непрямого действия тергит вместе с прикрепленным к нему основанием крыла опускается вниз, но при этом большая часть крыловой пластинки поднимается вверх. Механизмы опускания крыла различны у представителей разных таксонов, достигших разного уровня эволюции полета. У относительно примитивных насекомых (например, стрекоз, тараканов) крыло опускается исключительно за счет работы мышц прямого действия. У более продвинутых (например, кузнечиков и жуков) опускание крыла обеспечивается совместной работой мышц прямого действия и продольных мышц непрямого действия. У самых продвинутых насекомых (осы, пчелы, мухи), у которых продольные и вертикальные мышцы непрямого действия выступают в роли антагонистов, сокращение продольных мышц укорачивает грудь. В результате опустившийся ранее тергит выдвигается наверх и тянет за собой основание крыла, свободный конец которого при этом опускается вниз. Таким образом, подъем и опускание крыльев осуществляются только за счет работы мышц непрямого действия.

Однако простое движение крыльев вверх и вниз не может обеспечить полет. Необходимо, чтобы крыло еще двигалось вперед и назад, и при этом определенным образом изменялся угол атаки. За эти движения отвечают передние и задние мышцы прямого действия. При опускании свободная часть крыла расположена горизонтально и движется вниз и вперед, при движении вверх и назад крыло располагается вертикально. Насекомые способны не только изменять угол наклона крыла. Они могут также регулировать подъемную силу, изменяя профиль крыла и его контуры. Это достигается за счет того, что не все жилки располагаются на одном горизонтальном уровне. Определенные жилки немного приподнимаются вверх, тогда как другие, наоборот, опускаются вниз. У разных насекомых полет заметно различается и характеризуется своими специфическими особенностями. Многим бабочкам и равнокрылым стрекозам свойственны довольно низкая частота взмахов крыла и ограниченная маневренность. А вот некоторые мухи, пчелы и моли — прекрасные летуны. Во время полета комнатная муха демонстрирует такую маневренность, какая недоступна ни одной птице. Мало того, что муха быстро летит по прямой и мгновенно переходит к стоячему полету, но она еще может летать «вверх ногами» и совершать поворот на участке траектории, равном одной длине тела. Самый быстрый полет — у бражников и оводов (до 40 км/ч). Пчела развивает скорость до 24 км/ч. Парящий полет, столь широко распространенный у птиц, встречается только у некоторых крупных насекомых.

Горизонтальная устойчивость в полете отчасти обеспечивается дорсальной реакцией на свет. Суть ее заключается в том, что насекомое старается сохранять такое положение тела в пространстве, при котором дорсально расположенные омматидии сложных глаз получают сверху максимальное количество света. Любые отклонения от исходного положения корректируются незначительными изменениями положения крыла. Многие насекомые демонстрируют положительный фототаксис и летят на источник света. И в этом случае постоянное направление движения поддерживается за счет того, что летящее насекомое сохраняет положение, при котором оба глаза освещены одинаково.

У представителей *Diptera* задние крылья редуцированы и представлены булавовидными жужжальцами. Они колеблются с той же частотой, что и передние крылья, и, выполняя функцию гироскопов, повышают устойчивость тела в полете. Рецепторы, расположенные в основании жужжалец, выявляют практически любые отклонения от курса. Они регистрируют, если пользоваться морской терминологией, килевую и бортовую качки и рыскание по курсу. При возникновении подобных возмущений в положение крыльев вносятся коррективы. Крыловые мышцы насекомых относятся к категории поперечнополосатых. Они образованы большими и мощными мышечными волокнами, которые содержат много крупных митохондрий. Для них характерна очень высокая интенсивность дыхания. Повышенная потребность в кислороде удовлетворяется за счет большого количества трахей.

## Питание



Способы питания и ротовые аппараты Нехарода исключительно разнообразны. Многие питаются растительной пищей, но среди них есть также немало хищников, паразитов и паразитоидов. Исходно ротовой аппарата Нехарода был приспособлен для откусывания и пережевывания пищи, что и предопределило его название — ротовой аппарат грызущего типа. Однако в таксонах, представители которых перешли к питанию жидкой пищей, он подвергся глубоким изменениям.

**Ротовой аппарат грызущего типа** встречается у представителей многих таксонов, включая первичнобескрылых насекомых (Archaeognatha и Zygentoma), стрекоз, сверчков, кузнечиков, жуков, ос, муравьев и термитов. Верхние челюсти (мандибулы) сильно склеротизованы, каждая челюсть на своем дистальном конце несет инцизорную (резцовую) и молярную (коренную) части. Первая предназначена для откусывания кусочка пищи, вторая — для его перетирания. Молярная часть лучше развита у растительноядных насекомых, инцизорная — у хищников. Мандибулы Insecta — двухмышечковые, мандибулы Entognatha — одномышечковые. Двухмышечковые мандибулы двигаются в плоскости, перпендикулярной продольной оси тела. Резцовые и коренные части двух мандибул соприкасаются по средней линии перед ртом.

Многие насекомые питаются жидкой пищей — соками растений или животных. Для этого ротовой аппарат исходного типа совершенно не годится. Ротовые части таких насекомых крайне специализированы — они прекрасно приспособлены к поглощению жидкой пищи, и к ним добавляется еще мощный мышечный насос. В процессе эволюции Нехарода переход к сосанию у представителей разных таксонов осуществлялся совершенно независимо несколько раз. Соответственно ротовые части подобного типа представлены несколькими морфологическими вариантами. Более того, они часто способны выполнять не одну, а, как минимум, две или более разных функций: сосание нередко сочетается с перетиранием более плотной пищи, довольно часто сосанию предшествует разрезание или прокалывание, и, наконец, есть формы, способные только сосать жидкую пищу.

**Сосущий ротовой аппарат** молей и бабочек (Lepidoptera) приспособлен к поглощению жидкой пищи без прокалывания пищевого субстрата. Сильно видоизмененные максиллы образуют длинную трубку — хоботок. В покое хоботок свернут под головой в крутую спираль, в расправленном виде бабочка вводит его внутрь цветка и высасывает нектар. За исключением крупных лабиальных (нижнегубных) щупиков, прочие ротовые части сильно редуцированы либо вообще отсутствуют. Строение и функции ротовых частей и пищеварительного тракта Нехарода могут заметно меняться на разных стадиях развития. Так, личинки чешуекрылых (гусеницы) растительноядны; они имеют грызущие ротовые части, их кишка способна переваривать плотную растительную пищу. Взрослые чешуекрылые имеют сосущие ротовые части и кишку, приспособленную для переваривания жидкой пищи. Обычная пища взрослых бабочек — цветочный нектар. Он богат углеводами, но беден азотом и солями. Чтобы восполнить недостаток этих веществ, бабочки пьют разнообразные жидкости: слезные выделения, мочу, слизь, выделяемую слизняками, жидкости, содержащиеся в фекалиях и трупях, воду из грязных луж.

**Колюще-сосущий ротовой аппарат** характерен для растительноядных насекомых (тли, цикадки, клопы-щитники и т.д.), а также для некоторых питающихся кровью хищников (клопы-хищницы, комары). Строение ротовых аппаратов колюще-сосущего типа заметно варьирует. В целом ротовой аппарат состоит из «клюва», который поддерживает тонкий колющий «стиллет». У клопов (Hemiptera) стиллет залегает в желобе массивной нижней губы (максиллы II). Он образован видоизмененными максиллами (максиллы I) и мандибулами. В нем проходят слюнный канал, по которому слюна выводится наружу, и пищевой канал, через который пища засасывается внутрь. При питании только стиллет протыкает покровы добычи и вводится в нее. Нижняя губа остается снаружи.

Многие двукрылые (комары, слепни, мошки, мокрецы и др.) хотя бы раз в жизни питаются кровью позвоночных животных. Представители разных таксонов используют и

разные способы добывания крови. Как правило, кровь сосут самки — это необходимо для развития яиц. Самцы (и самки в определенные периоды жизни) питаются соками растений.

Колюще-сосущий ротовой аппарат комаров включает следующие элементы. Удлиненная верхняя губа образует пищевой канал, по которому кровь поступает в пищеварительную систему. Мандибулы и максиллы I представляют собой тонкие колющие стилеты. Нижняя губа (максиллы II) образует футляр для прочих ротовых частей. В гипофаринксе проходит узкий канал для выведения слюны. Последняя содержит антикоагулянт, препятствующий свертыванию крови. Зуд, вызываемый укусом комара, обусловлен аллергической реакцией организма на белки, содержащиеся в слюне. Слепни и мошки имеют **режущелижущие ротовые части**. Их укусы даже более болезненны, чем укусы комаров. Мандибулы — крошечные скальпели — прорезают кожу добычи, а лабиум (максиллы II), подобно губке, впитывает сочащуюся из ранки кровь. Далее кровь попадает в рот по короткой трубке, образованной гипофаринксом и верхней губой.

**Лижущий ротовой аппарат** в чистом виде встречается у некоторых мух, включая *Musca domestica* (домашняя муха) и *Sarcophaga* (серая мясная муха). Их мандибулы и максиллы редуцированы. Хорошо развитые псевдотрахеи лабиума впитывают «соки» животного и растительного происхождения, если они доступны без разрезания покровных структур. Как все двукрылые, эти мухи могут питаться только жидкой пищей. Но они могут и разжижать плотные пищевые продукты, выделяя на их поверхность слюну, содержащую очень активные пищеварительные ферменты. Слюна выводится через лабиум, через него же всасывается и образующаяся жидкая пищевая масса. Ротовой аппарат пчел и ос содержит как **грызущие**, так и **сосущие** элементы. Например, пчела сосет нектар через удлиненные максиллы и лабиум, а верхней губой и мандибулами грызет пыльцу и разминает воск. Гипофаринкс разделяет ротовую полость насекомых на две части. Передний участок, залегающий между верхней губой и гипофаринксом, называется цибарием, а задний, лежащий между гипофаринксом и нижней губой, — саливарием. Рот расположен на дорсальной стенке цибария. В саливарий открывается проток слюнных желез. У многих насекомых, питающихся жидкой пищей, мышцы цибария образуют цибариальный насос.

### Внутреннее строение

#### Пищеварительная система

Пищеварение начинается в ротовой полости — здесь пища смешивается со слюной, а иногда и с ферментами средней кишки. Рот ведет в переднюю кишку (стомодеум), которая обычно делится на глотку, пищевод, зоб и более узкий проventрикулус, или преджелудок. Пища перемещается по кишечнику за счет перистальтических сокращений кольцевой мускулатуры. У сосущих насекомых глотка может служить мышечным насосом. Узкий пищевод соединяет глотку с проventрикулусом. У многих насекомых задняя часть пищевода расширена и образует зоб для хранения пищи. У насекомых, которые поглощают твердую пищу, проventрикулус обычно превращается в мускулистый, специализированный жевательный «желудок», снабженный сложными кутикулярными зубами для размалывания пищевых частиц. У насекомых, поглощающих жидкую пищу, проventрикулус преобразуется в простой клапан на границе со средней кишкой. Иногда преджелудок служит фильтром. У питающихся кровью блох из передней кишки в среднюю выдаются специальные шипы, которые служат для разрушения клеток крови.

У большинства Нехарода под средней кишкой залегают две слюнные (лабиальные) железы. Их общий проток открывается в саливарий. У первичнообескрылых шестиногих и небольшого числа крылатых форм помимо слюнных желез имеются также мандибулярные железы. (Слюнные железы не гомологичны лабиальным нефридиям Entognatha.) Слюнные железы выполняют разнообразные функции, главная из которых — выделение слюны для увлажнения ротовых частей и пищи. Они могут также продуцировать пищеварительные ферменты и в первую очередь амилазу, которая смешивается с пищевой массой еще до того, как последняя будет проглочена. К продуктам секреции слюнных желез относятся также шелк, слизь, гиалуронидаза, необходимая для разрушения соединительной ткани, пектиназа

(у тлей), используемая для гидролиза пектина, входящего в состав клеточных стенок, яд (у некоторых хищников), агглютинины и антикоагулянты.

У многих чешуекрылых, ручейников, сеноедов и перепончатокрылых секрет специализированных слюнных желез имеет вид шелковой нити. Он используется для постройки кукол очных камер, коконов, фильтров, сигнальных нитей и различного рода убежищ. Шелк выделяется через непарную срединную пору, расположенную на конце нижней губы. В дополнение к слюнным железам, шелк иногда выделяют видоизмененные придаточные половые железы, тарзальные железы и мальпигиевы сосуды.

Переднюю кишку от средней отделяет клапан. Средняя кишка (желудок) имеет трубчатую форму. Как и у других членистоногих, это основной участок пищеварительного тракта, в котором осуществляются синтез и секреция ферментов, гидролиз и всасывание пищи. Средняя кишка представителей *Entognatha*, как и у большинства других животных, имеет энтодермальное происхождение. В то же время есть серьезные данные, позволяющие думать, что у *Insecta* этот отдел пищеварительного тракта формируется из эктодермы.

В средней кишке большинства *Hexapoda*, как и у многих других членистоногих, образуется перитрофическая мембрана. Это тонкая, пористая, неклеточная пленка секреторной природы. Она в виде трубки обволакивает пищевую массу. Перитрофическая мембрана защищает нежные, не выстланные кутикулой стенки средней кишки от повреждающего механического воздействия, которое могут оказывать плотные пищевые частицы. У насекомых, питающихся жидкой пищей, перитрофическая мембрана развита плохо или отсутствует.

Перитрофическая мембрана состоит из основного вещества (белки, гликопротеины и протеогликаны), пронизанного хитиновыми микрофибриллами. Обычно она перфорирована регулярно расположенными порами диаметром около 0,2 мкм. Через них микроворсинки эпителия средней кишки иногда выдаются внутрь полости, образуемой перитрофической мембраной. Материал для построения перитрофической мембраны обычно секретируют клетки выстилки средней кишки, но у некоторых *Hexapoda* эту функцию выполняют клетки выстилки провентрикулюса.

Перитрофическая мембрана разделяет полость кишки на два компартмента: эндоперитрофическое пространство, представленное полостью перитрофической трубки, и промежуток между перитрофической мембраной и стенкой кишки, который называется эктоперитрофическим пространством. Вероятно, мембрана играет важную роль в процессах пищеварения, ибо обеспечивает распределение разных ферментов между этими двумя компартментами. Часть ферментов, секретируемых эпителием средней кишки, проходит через мембрану в эндоперитрофическое пространство, где и протекают начальные этапы гидролиза пищи. Продукты гидролиза затем поступают в эктоперитрофическое пространство, где с участием других ферментов осуществляются промежуточные этапы пищеварения. Образующиеся продукты поглощаются эпителиальными клетками, в которых реализуется заключительная, внутриклеточная стадия пищеварения.

От переднего конца средней кишки, как правило, отходят от двух до шести пилорических придатков, которые могут активно участвовать в осуществлении гидролиза и абсорбции пищи. Эпителий пилорических придатков всасывает воду и транспортирует ее в гемоцель, хотя аналогичные процессы имеют место и в прямой кишке. У некоторых *Hexapoda* в пилорических придатках обитают популяции симбиотических бактерий.

Задняя кишка, или проктодеум, подразделяется на два отдела. Передний представляет собой простую кишечную трубку (кишечник), а задний преобразован в ректум. Оба отдела по всей длине выстланы кутикулой. Анус открывается на заднем конце брюшка. Между средней кишкой и кишечником обычно залегает мускулистый пилорический сфинктер. Через заднюю кишку удаляются непереваренные остатки пищи и продукты обмена; кроме того, она принимает активное участие в поддержании водно-солевого баланса в организме. У большинства *Hexapoda* имеются ректальные железы (или какие-то другие сходные органы), которые формируются из эпителия задней кишки. Это главные структуры, через которые

осуществляется реабсорбция воды из фекальных масс. У наземных насекомых, обитающих в засушливых районах, задняя кишка реабсорбирует всю воду, так что наружу выводятся совершенно сухие фекалии. В задней кишке термитов живут мутуалистические жгутиконосцы, которые выделяют целлюлазы — ферменты, расщепляющие целлюлозу.

В гемоцеле залегает жировое тело, во многих отношениях аналогичное хлорогагенной ткани кольчатых червей и печени позвоночных. В нем синтезируются и запасаются жиры, углеводы, а также белки крови и другие белки. В ответ на повышение уровня определенных гормонов жировое тело быстро мобилизует запасы гликогена и выбрасывает в кровь глюкозу. Многочисленные насекомые, которые не питаются на стадии имаго, существуют за счет запасов, накопившихся в жировом теле на предыдущих стадиях онтогенеза. Жировое тело — производное мезодермальных целомических мешков, закладывающихся у развивающегося зародыша.

### **Внутренний транспорт**

Кровеносная система Нехарода включает сердце, дополнительные сердца, гемоцель и кровь. За исключением аорты, какие-либо другие кровеносные сосуды отсутствуют. Подобно другим членистоногим в брюшке над кишечником, в перикардальном синусе залегает сократимая трубка — сердце. Сердце несет 1 — 12 пар остий. На переднем конце сердце сужается и продолжается вперед в виде головной аорты. От сердца к стенке тела тянутся парные крыловидные мышцы, расширяющие полость сердца во время диастолы. Систола возникает в результате сокращения миоэпителиальных клеток самого сердца. Она в виде перистальтической волны пробегает вдоль сердечной трубки.

Для Нехарода характерна периодическая смена направления движения крови. У чешуекрылых, двукрылых и жесткокрылых кровь попеременно накачивается то в гемоцель головы, то в брюшную гемоцель. Когда кровь движется в обратном направлении, она покидает сердце через специальные парные выводящие остии, расположенные на заднем конце сердца. В отсутствие артерий различного рода узкие выросты на поверхности тела, такие как антенны, ротовые части, ножки, крылья и церки, снабжаются кровью с помощью мускулистых дополнительных сердец. Каждое такое мешковидное сердце накачивает кровь в тот придаток, в основании которого оно расположено.

Многие шестиногие, обитающие в умеренных широтах, способны накапливать в крови ряд веществ (глицерин, сорбитол и трегалозу), которые, понижая точку замерзания крови, действуют как антифриз. У некоторых видов кровь и клеточные жидкости могут охлаждаться до  $-30\text{ }^{\circ}\text{C}$  без замерзания. У ряда видов процесс замерзания внутренних жидкостей контролируется. У таких форм кристаллы льда формируются только во внеклеточных пространствах, где специальные белки служат центрами кристаллизации.

### **Дыхание**

Газообмен осуществляется в системе воздухоносных трахей. Последние открываются наружу дыхальцами и доставляют кислород непосредственно к тканям, совершенно независимо от кровеносной системы. Для типичной (голопнейстической) дыхательной системы характерно наличие десяти пар дыхалец: 2 пары расположены на грудных сегментах и 8 пар на брюшных. Дыхальца связаны двумя главными продольными трахейными стволами, от которых отходят более тонкие трахеи. Последние неоднократно ветвятся, постепенно истончаются и в конце концов достигают головы, сердца, нервного ствола, мышц и кишечника. Продольные стволы соединены поперечными перемычками. Количество трахей, подводящих кислород к определенному органу, зависит от его метаболической активности и соответственно потребности в кислороде.

Наиболее примитивные дыхальца, встречающиеся у некоторых Entognatha, представляют собой простые отверстия в покровах. У большинства насекомых каждое дыхальце ведет в атриум, от которого и берет начало трахея. Дыхальца обычно снабжены особыми замыкательными аппаратами и фильтрами. Закрытие дыхалец уменьшает потери влаги, а фильтры препятствуют попаданию пыли и проникновению паразитов в трахейную систему. Кутикулярная выстилка трахей несет утолщения, имеющие вид правильных

спиральных нитей, или тенидиев. Тенидии придают трахеям эластичность и препятствуют спадению их стенок. Эпикутикула трахей лишена воскового гидроизолирующего слоя, в целом типичного для экзоскелета. Иногда трахеи образуют местные расширения — воздушные мешки.

Самые концевые и наиболее узкие участки трахей называются трахеолами. Их диаметр составляет около 1 мкм. Эти тончайшие, выстланные кутикулой внутриклеточные трубочки пронизывают цитоплазму специальных трахеолярных клеток. Трахеолы направляются к конкретным клеткам-мишеням и вступают с ними в непосредственный контакт. В некоторых случаях, как это имеет место в летательных мышцах, трахеолы проникают даже в цитоплазму этих клеток и отдают кислород уже не просто клетке, а ее митохондриям. Кутикулярная выстилка трахей сбрасывается при линьке после гидролиза тенидиев. Так как трахеолы являются внутриклеточными образованиями, их тончайшая кутикулярная выстилка в процессе линьки сохраняется.

Движение газа по трахеям осуществляется за счет простой диффузии и мышечной вентиляции. Благодаря активной вентиляции воздух перемещается по крупным трахеям на небольшое расстояние от дыхалец, а диффузия обеспечивает транспорт газов в тончайших трахеолах, непосредственно по соседству с тканями-потребителями. Поскольку Нехарода должны поддерживать баланс между удовлетворением потребности в кислороде и стремлением минимизировать потери влаги, дыхальца должны оставаться закрытыми настолько долго, насколько это возможно. Мелкие Нехарода, обитающие во влажной среде (протуры, некоторые коллемболы), лишены трахей, и газообмен осуществляется через поверхность тела. Отсутствуют трахеи и у самых ранних стадий развития (нимф) некоторых водных насекомых, но у большинства крылатых форм трахейная система хорошо развита.

Обитающие в воде ювенильные стадии развития Insecta, как правило, все-таки обладают трахеями, водные взрослые насекомые имеют их всегда. Личинки веснянок и поденок имеют замкнутую трахейную систему без дыхалец (апнейстическую) и способны дышать под водой. Слепо заканчивающиеся, но заполненные воздухом трахеи начинаются в трахейных жабрах, которые имеют вид нитей или лепестков, расположенных по бокам тела. Кислород диффундирует из воды в жабру и попадает в трахеи. Некоторые водные личинки (например, личинки комаров) имеют открытую трахейную систему с одним или двумя дыхальцами на конце особой дыхательной трубки. Личинка периодически поднимается к поверхности за атмосферным воздухом. Взрослые водные насекомые с открытой трахейной системой вынуждены для дыхания периодически всплывать на поверхность. Некоторые виды при этом пополняют запас свежего воздуха в воздушном пузыре, который удерживается на поверхности тела с помощью специальных, несмачиваемых волосков. В этот воздушный пузырь открываются дыхальца, так что насекомое дышит, даже находясь под водой. В некоторых случаях, когда запас кислорода в пузыре заканчивается, кислород начинает поступать туда за счет диффузии из воды, что делает некоторых водных насекомых, обладающих открытой трахейной системой, практически независимыми от атмосферного воздуха.

### Выделение

Катаболизм белков и нуклеотидов приводит к образованию аммиака, но у наземных видов он в жировом теле преобразуется в мочевую кислоту или нерастворимые соли аммония. Мочевая кислота нерастворима, относительно нетоксична, и для ее удаления из организма требуется лишь небольшое количество воды. Главными же органами выделения являются мальпигиевы сосуды и ректум. Мальпигиевы сосуды отсутствуют или находятся в зачаточном состоянии у Entognatha, но имеются у всех насекомых, кроме тлей. От 2 до 250 сосудов свободно залегают в гемоцеле, где их омывает кровь, содержащая мочевую кислоту.

Мальпигиевы сосуды — секретионные почки, неизбирательно поглощающие ионы, мочевую кислоту, воду и токсины из гемолимфы. В просвет сосуда выделяется первичная моча, которая затем перемещается в заднюю кишку. Некоторые ионы, сахара и вода

реабсорбируются ректальным эпителием и возвращаются в гемолимфу, а мочева́я кислота с минимумом воды остается в прямой кишке и выводится через анус с фекалиями.

У некоторых первично бескрылых шестиногих, со слабо развитыми мальпигиевыми сосудами или совсем их не имеющими, важную роль играют «почки накопления», представленные специализированными клетками. Иногда эти структуры функционально дополняют мальпигиевы сосуды. В состав жирового тела входят специальные клетки, где накапливается мочева́я кислота. Нефроциты, обычно расположенные по бокам сердца, поглощают ненужные вещества путем пиноцитоза. Поглощенные продукты накапливаются или после предварительной детоксикации возвращаются в кровь.

У некоторых примитивных шестиногих (*Collembola* из *Entognatha*, *Zygentoma* из *Insecta*) имеются два мешковидных нефридия (лабиальные почки), залегающих в голове. Лабиальная почка состоит из концевой мешочка с подоцитами и трубчатого протока. Нефридиопор открывается в основании нижней губы. Так как у многих *Nexapoda*, исходно лишенных крыльев, мальпигиевы сосуды развиты плохо или вообще отсутствуют, мешковидные нефридии могут играть важную роль в реализации экскреторной функции.

Из всех наземных членистоногих именно насекомые лучше всего сохраняют влагу. Восковой слой эпикутикулы препятствует испарению воды с поверхности тела, а способность значительную часть времени держать дыхальца закрытыми уменьшает потерю паров воды через трахейную систему. Выделение мочево́й кислоты сокращает потери воды, которые обычно связаны с белковым обменом и дезаминированием. Реабсорбция воды в ректуме также обеспечивает эффективное сохранение воды, которая иначе неизбежно была бы потеряна в процессе экскреции и удаления неперева́ренных остатков пищи. *Nexapoda* — один из немногих таксонов, который объединяет беспозвоночных животных, способных производить мочу, которая гиперосмотична по отношению к крови. Как можно догадаться, водные насекомые выделяют не мочево́ую кислоту, а аммиак, и в ректуме у них всасываются преимущественно соли.

### Нервная система

Нервная система насекомых в целом напоминает нервную систему остальных членистоногих. Тенденция к слиянию сегментарных ганглиев выражена не очень сильно. Протоцеребрум иннервирует глаза, дейтоцеребрум — антенны, тритоцеребрум — верхнюю губу. Подглоточный ганглий всегда состоит по крайней мере из трех слившихся парных ганглиев, контролирующих мандибулы, максиллы (I), лабиум (максиллы II), слюнные железы и некоторые цервикальные мышцы. Мозг и подглоточный ганглий соединены окологлоточными коннективами. У некоторых первично бескрылых и многих личинок крылатых насекомых брюшная нервная цепочка включает три грудных и восемь брюшных ганглиев, последний из которых — **терминальный ганглий** — образован тремя или четырьмя слившимися нервными узлами. У продвинутых насекомых нервная система подверглась цефализации, и обособленных сегментарных ганглиев, расположенных по ходу брюшного нервного ствола, у них меньше. У некоторых видов концентрация нервной системы заходит еще дальше: все грудные и брюшные ганглии сливаются и формируют крупный **торакоабдоминальный ганглий**.

**Висцеральная нервная система** состоит из соматогастрической системы, непарных вентральных нервов и каудальной симпатической системы. Соматогастрическая система включает гипоцеребральный ганглий, фронтальный ганглий и нервы, идущие к передней кишке и средней кишке. Вентральные непарные нервы отходят по средней линии тела от сегментарных ганглиев и иннервируют дыхальца. Каудальная симпатическая система образована нервами, отходящими от терминального ганглия брюшной нервной цепочки к задней кишке и половым органам. Основные компоненты **эндокринной системы** — группы нейросекреторных клеток в протоцеребруме, кардиальные тела, прилежащие тела и проторакальные железы. Линька, размножение, всасывание воды, биение сердца и метаболические процессы находятся под эндокринным контролем.

### Органы чувств

На теле Нехарода располагаются многочисленные и разнообразные сенсиллы. Особенно много их на усиках (сяжках), щупиках и ногах. Разные типы сенсилл, имеющих вид тонких волосков, «колышков», чешуек, крошечных куполов, пластинок, возникли в результате модификации всего одного исходного типа, представленного простыми чувствительными щетинками. С функциональной точки зрения сенсиллы Нехарода представлены различными механорецепторами, колоколовидными органами, хеморецепторами, тимпанальными органами, проприоцепторами, хордотональными органами, гигрорецепторами и терморецепторами.

Сяжки, или антенны (антенны I), — это, пожалуй, главные «органы» чувств Нехарода. У большинства представителей они несут обонятельные и вкусовые сенсиллы, механо-, термо- и гигрорецепторы. Многочисленные сенсиллы, в том числе вкусовые и осязательные, располагаются и на лапках ходных ног. Можно сказать, что мухи пробуют пищу на вкус ногами.

К фоторецепторам относятся простые глазки (оцелли) и сложные глаза. Глазки отсутствуют у многих взрослых насекомых. Если они все же имеются, то обычно два или три глазка локализируются на переднедорсальной поверхности головы. Фоторецепторные клетки глазка располагаются примерно так же, как и клетки отдельного омматидия сложного глаза. Глазки регистрируют изменения интенсивности света. Очень часто они демонстрируют высокую чувствительность при самом слабом освещении. Они играют определенную роль при ориентации организма в пространстве и, видимо, оказывают общее стимулирующее воздействие на сенсорные функции, повышая чувствительность других рецепторов. Число фасеток в сложных глазах наиболее велико у летающих хищников, которые ищут добычу при помощи зрения. Фасетки ночных насекомых крупнее, чем у дневных.

Воспринимаемая шестиногими часть спектра по сравнению с человеком сильно смещена в коротковолновую область. Большинство насекомых чувствительны к ультрафиолетовым лучам, с длиной волны 300 — 400 нм. Именно ультрафиолетовое излучение часто становится сигналом для демонстрации насекомым фототаксиса — как положительного, так и отрицательного. Представители высших групп насекомых имеют цветное зрение. Некоторые насекомые способны воспринимать поляризованный свет.

### **Размножение**

Нехарода раздельнополы. Оплодотворение внутреннее, перенос спермы (за исключением некоторых первичнобескрылых форм) обычно прямой и осуществляется в процессе копуляции. Использование сперматофоров шестиногими следует рассматривать как плезиоморфный признак. Образование сперматофоров характерно для всех первичнобескрылых и очень многих крылатых форм. Половая система залегает в брюшке.

Типичная женская половая система включает два дорсолатеральных яичника, от которых отходят яйцеводы. Каждый яичник представляет собой пучок яйцевых трубок. Обычно общая оболочка, одевающая весь яичник, отсутствует, но при этом каждая яйцевая трубка покрыта клеточным слоем, в котором залегают собственные мышцы. Внедряются в этот слой и трахеолы. Яйцевая трубка состоит из узкого, занимающего проксимальное положение гермария, в котором зачатковые терминальные клетки митотически делятся и дают начало новым оогониям. За гермарием в дистальном направлении следует более широкий вителлярий, в котором в ооцитах откладывается желток. Каждый ооцит расположен в своем фолликуле. Фолликулярный эпителий выделяет водонепроницаемую яйцевую оболочку (хорион). У большинства насекомых, развивающихся с полным превращением, желток поступает к ооцитам из фолликулярных клеток-нянек; у примитивных шестиногих клетки-няньки отсутствуют. Мейоз завершается, когда ооцит покидает яйцевую трубочку, а иногда — только после оплодотворения.

Латеральные яйцеводы объединяются в один общий яйцевод, ведущий во влагалище. Влагалище в свою очередь заканчивается вентральным половым отверстием, расположенным на восьмом сегменте. Во влагалище открывается семяприемник, служащий для хранения спермы или сперматофоров. Имеются также парные придаточные железы,

выполняющие разнообразные функции, включая секрецию клейкого материала для прикрепления яиц к субстрату. Оплодотворение происходит во время прохождения яйца по влагалищу. Для этого используется запасенная в семяприемнике сперма. В природе, у конкретных видов эта генерализованная схема реализуется в огромном количестве вариантов.

На VIII и IX сегментах самок нередко присутствуют наружные половые придатки. У представителей Odonata, Orthoptera, Hemiptera, Hymenoptera и некоторых других таксонов эти придатки формируют трубчатый яйцеклад. В процессе откладки оплодотворенные яйца, вышедшие из полового отверстия, дальше перемещаются по просвету яйцеклада. Яйцеклад служит для откладки яиц в почву, приклеивания к поверхности листьев, введения их в тело другого насекомого или в древесину. У некоторых перепончатокрылых яйцеклад может преобразоваться в ядовитое жало. В таких случаях для откладки яиц он не используется. Жало имеют только самки. У представителей некоторых отрядов, лишенных настоящего яйцеклада, задние сегменты брюшка (обычно с VI по IX) могут телескопически складываться или, наоборот, сильно раздвигаться. В совокупности они образуют так называемый телескопический яйцеклад. В состоянии покоя он втянут в V сегмент.

Мужская половая система включает два семенника, два латеральных семяпровода и залегающий медиально семяизвергательный канал, который пронизывает пенис (эдеагус), расположенный на вентральной поверхности IX сегмента. Гонопор находится на совокупительном органе. Каждый семенник представляет собой компактную группу трубчатых фолликулов, заключенных в общую соединительнотканную капсулу. В распределении развивающихся мужских половых клеток по длине фолликула отчетливо выражена определенная зональность. На «свободном» конце фолликула концентрируются сперматогонии, далее можно обнаружить скопление сперматоцитов I порядка, еще дальше встречаются сперматоциты II порядка, их сменяют сперматиды и, наконец, в дистальной части фолликула накапливаются зрелые сперматозоиды.

Из фолликулов сперматозоиды поступают в латеральные семяпроводы, которые, сливаясь, дают начало непарному мускулистому семяизвергательному каналу. Дистальные концы каждого семяпровода образуют расширения. Последние выполняют функции семенных пузырьков, служащих для хранения спермы. Придаточные железы, которые выделяют жидкость, заполняющую сперматофоры, обычно представляют собой дивертикулы семяпроводов или начального участка семяизвергательного канала.

Мужские наружные половые органы (гениталии) расположены преимущественно на IX брюшном сегменте. Самцы стрекоз, мух, разных бабочек и многих других насекомых обладают класперами, которые используются ими для удержания самки во время спаривания. Обычно считается, что класперы представляют собой сильно видоизмененные придатки (конечности) IX сегмента, однако их принадлежность к X сегменту тоже не исключается. Класперы самцов чрезвычайно разнообразны, и эта вариабельность проявляется на всех таксономических уровнях. Различия в строении этих придатков обычно используются как определительные признаки. Пенис служит для введения спермы или сперматофоров в половые пути самки. Хотя все эти структуры обычно называются «наружными гениталиями», обычно в состоянии покоя они втянуты в задний конец брюшка и снаружи незаметны.

Во время спаривания самец удерживает самку класперами и вводит совокупительный орган во влагалище. Для большинства шестиногих характерна передача спермы в сперматофорах. Однако у некоторых первичнобескрылых форм (например, *Zygentoma* и *Collembola*) спаривание отсутствует: самец откладывает сперматофор на землю, а самка сама подбирает его. Тем не менее в подавляющем большинстве случаев сперматофоры оказываются во влагалище самок в результате настоящего спаривания. По завершении спаривания сперма выводится из сперматофоров и сохраняется в семяприемнике. Яйца оплодотворяются практически в момент откладки, когда они проходят по яйцеводам и влагалищу. При каждом спаривании в семяприемник попадает большое количество спермы,



достаточное для оплодотворения более чем одной порции яиц. Большинство Нехарода за свою жизнь спаривается только один раз, в разных группах встречаются виды, которые спариваются несколько раз. Форм же, которые спаривались бы многократно, среди Нехарода не существует.

Когда яйцо достигает яйцевода, оно уже одето плотным, мембрановидным хорионом, материал для построения которого секретируется фолликулярными клетками яичника. Хорион пронизан одним или несколькими отверстиями, которые называются микропиле. Через них сперма поступает внутрь этой оболочки. Хорион водонепроницаем и соответственно хорошо предохраняет развивающееся яйцо от высыхания. Эта особенность защитной оболочки оказалась важной адаптацией, во многом способствовавшей эволюционному успеху Нехарода в освоении суши. Шестиногие откладывают яйца на самые разнообразные субстраты, в зависимости от того, какую пищу и какие места обитания предпочитают их личинки.

### Развитие

Для подавляющего большинства Нехарода характерно поверхностное дробление. Яйца обычно макро- и центрolecитальные. Как правило, яйца более специализированных видов содержат меньше желтка, чем яйца примитивных форм. Яйца ос-паразитов и некоторых других насекомых полностью лишены желтка и получают питательные вещества из окружающей среды. Выходящие из яиц личинки очень различаются по уровню развития, которого они достигли к моменту вылупления.

Основные стадии жизненного цикла — **яйцо, личинка и взрослая особь**. Стадии в своем развитии могут проходить несколько «подстадий», или **возрастов**, которые разделены линьками. Взрослая стадия, или **имаго**, обычно представлена только одним возрастом. Имаго достигает половой зрелости и имеет функционирующие крылья. После вылупления из яйца ювенильная особь первого возраста проходит череду сменяющих друг друга возрастных стадий, которые чередуются с линьками. Завершается вся эта серия достижением взрослого состояния.

У представителей многих таксонов ювенильные особи «отвечают» за питание и рост, а взрослые — за размножение и расселение. У некоторых Нехарода большая часть жизни (иногда речь идет о нескольких годах) приходится на ювенильные возрасты, а продолжительность жизни имаго при этом составляет лишь несколько часов. В таких случаях ювенили аккумулируют в себе значительный пищевой резерв, за счет которого и существует имаго. У взрослых особей могут отсутствовать ротовые части, кишечник, и они вообще не питаются.

Развитие Нехарода осуществляется по одному из четырех возможных вариантов. Простое **аметаболическое развитие** свойственно первичнобескрылым шестиногим. Молодь этих животных идентична взрослым особям во всем, кроме размеров тела и половой зрелости. Особи всех возрастов не имеют крыльев, поэтому единственные видимые различия проявляются лишь в размерах и степени половой зрелости. Взрослая стадия достигается очень постепенно, в результате серии последовательных линек. Каждый возраст (а их может быть более 50) немного крупнее предыдущего. Зрелые особи, достигшие взрослого состояния (возраста), наиболее крупные и имеют функционирующую половую систему. В отличие от остальных Нехарода виды, для которых характерно аметаболическое развитие, продолжают линять и расти и после достижения половой зрелости. Взрослые особи и ювенили занимают одну и ту же экологическую нишу и соответственно конкурируют за ресурсы.

**Гемиметаболическое развитие** характерно для поденок, стрекоз и веснянок. Ювенильные особи лишены крыльев, неполовозрелы и внешне не очень похожи на взрослых. Ювенилей гемиметаболических и паурометаболических насекомых называют **нимфами**. Они имеют зачатки крыльев, которые постепенно увеличиваются в размере и становятся функционирующими крыльями только после заключительной линьки. Взрослые особи имеют крылья, могут размножаться, не линяют и не растут. (Единственное

исключение представляют собой поденки, которые имеют две крылатые взрослые стадии — неполовозрелое субимаго и половозрелое имаго.) Нимфы живут в воде, в то время как взрослые особи обитают в воздушной среде. Таким образом, ювенильные и взрослые особи занимают разные экологические ниши и не конкурируют за ресурсы.

**Пауromетаболическое развитие** (постепенный, или неполный, метаморфоз) присуще кузнечикам, тараканам, ухверткам, клопам и ряду других насекомых. Оно во многом напоминает гемиметаболическое развитие. Главное различие сводится к тому, что в этом случае нимфы и взрослые демонстрируют отчетливо выраженное внешнее сходство. Взрослые особи крупнее личинок, имеют крылья и функционирующую половую систему. Личинка превращается в имаго в результате серии линек, число которых обычно фиксировано (четыре или пять), и линьки прекращаются, как только развивающийся организм достигает стадии половой зрелости. Взрослые особи не линяют и не растут. Внешне различимые зачатки крыльев появляются у ювенилей последних возрастов и увеличиваются с каждой линькой. Взрослые особи и нимфы, по видимому, конкурируют друг с другом за пищу и другие ресурсы.

**Голометаболическое развитие** (полный метаморфоз, не прямое развитие) существенно отличается от прочих типов. Оно характерно для пчел, ос, муравьев, мух, бабочек, ручейников, жуков и ряда других насекомых. В жизненном цикле голометаболических насекомых появляется дополнительная стадия — **куколка**, которая вклинивается между ювенилью последнего возраста и имаго. Куколку можно рассматривать как сильно измененную ювенильную особь, достигшую завершающего этапа развития. Имаго крылатые, половозрелые, не линяют и не растут. Червеобразные ювенили, которых часто называют «личинками», совсем непохожи на взрослых особей. Личинки никогда не имеют зачатков крыльев. В своем развитии они проходят несколько возрастов. Переход от возраста к возрасту осуществляется в результате линьки. При этом личинки заметно вырастают, но никаких признаков сходства с имаго не приобретают. Пища личинок может весьма отличаться от того, чем питаются взрослые; ротовые части личинок и взрослых различны. Это исключает конкуренцию за пищевые ресурсы. Например, гусеницы (личинки бабочек) имеют грызущий ротовой аппарат, а взрослые бабочки — сосущий. Число линек варьирует в зависимости от таксона. В частности, личинки мух проходят в развитии четыре, реже три, возраста.

По завершении последнего личиночного возраста ювенильный организм, перелиняв, превращается в куколку. Куколки не питаются и обычно неподвижно лежат в защищенных местах. Это, в частности, может быть специальный кокон или вырытая в земле пещерка. Под покровами куколки бывшая личинка претерпевает метаморфоз, в процессе которого личиночные органы разрушаются, а структуры, свойственные будущему взрослому организму, воссоздаются заново из имагинальных дисков. Последние представляют собой скопления эмбриональных резервных клеток. В частности, из имагинальных дисков внутри организма формируются зачатки крыльев. Никаких «предшественников» крыльев у личинок нет, поэтому, когда из куколки выходит имаго с крыльями, можно говорить, что последние сформировались *de novo*.

Высокоспециализированные личинки голометаболических насекомых, вероятно, возникли вторично. Это произошло в результате того, что у них подавлялось формирование признаков, свойственных имаго. Появление этого типа развития имело большое адаптивное значение в эволюции насекомых, в частности потому, что позволило личинкам использовать иные источники пищи, осваивать другие места обитания и, наконец, вести совершенно иной образ жизни, нежели тот, который ведут взрослые насекомые. Таким образом, конкуренция между ними оказалась сведена к минимуму. Из 33 таксонов современных Hexapoda только для 11 (Coleoptera, Neuroptera, Megaloptera, Raphidioptera, Hymenoptera, Trichoptera, Lepidoptera, Strepsiptera, Diptera, Siphonaptera и Mecoptera) характерно голометаболическое развитие, но именно они оказались самыми эволюционно успешными. На долю этих 11 таксонов приходится более 80 % всех видов.

Линька и метаморфоз находятся под эндокринным контролем. По аксонам от нейросекреторных центров протоцеребрума доставляется гормон экдизиотропин к кардиальным телам (*corpora cardiaca*), представляющим собой нейрогемальные органы, связанные с аортой. Они накапливают экдизиотропин, а затем выделяют его в кровь, где он оказывает двойной эффект. Экдизиотропин Проторакальная железа заставляет прилежащие тела (*corpora allata*) синтезировать и выделять в кровь ювенильный гормон, а проторакальные железы — экдизон. Экдизон инициирует новую линьку, а ювенильный гормон определяет ее характер. Под влиянием экдизона в эпидермисе начинаются изменения, связанные с процессом линьки. Прилежащие тела выделяют в кровь ювенильный гормон во время линьки. Таким образом, действие ювенильного гормона может проявиться лишь после начала линьки. Соответственно его активность проявляется лишь в сочетании с экдизоном. Конечный результат начавшейся линьки определяется уровнем содержания ювенильного гормона в крови. Ювенильный гормон подавляет экспрессию генов, управляющих развитием признаков, присущих взрослому организму. Если уровень его содержания в крови высок, то перелинявшая личинка останется личинкой; если он характеризуется промежуточными значениями, то личинка превратится в куколку; если он очень низок, то куколка перелиняет на имаго. В отсутствие ювенильного гормона ничто не препятствует формированию признаков взрослого организма и соответственно может осуществиться метаморфоз. Кроме того, без ювенильного гормона дегенерируют проторакальные железы, а как только исчезает этот источник экдизона, прекращается линька. Но это означает, что прекращается и влияние ювенильного гормона, эффект от присутствия которого проявляется только во время линьки. Начало линьки может быть инициировано внешними (экологическими) факторами или какими-то внутренними (физиологическими) причинами. И те и другие могут стимулировать или ингибировать высвобождение экдизиотропина. Растяжение стенки кишки во время питания, колебания температуры или изменение фотопериода (длины дня) могут стимулировать выход экдизиотропина в кровь и соответственно начало линьки.

Жизненный цикл многих *Hexapoda* включает диапаузу — период физического и метаболического покоя, который позволяет животному пережить неблагоприятные условия, например длительную засуху или продолжительное похолодание. Диапауза находится под гормональным контролем. В состояние диапаузы организм может входить на любой стадии развития — яйца, личинки, куколки или имаго. Это определяется прежде всего видовой принадлежностью и конкретными условиями среды. Обычно для диапаузы организм использует какие-либо укрытые места: норки в грунте, коконы. Многие *Hexapoda* осенью в ответ на сокращение фотопериода перестают линять и входят в состояние диапаузы. Весной, когда фотопериод начинает увеличиваться, животные выходят из диапаузы, и линьки возобновляются.

Конкретные особенности размножения шестиногих в действительности очень разнообразны. Тли (*Hemiptera*), например, большую часть сезона размножаются партеногенетически, а ближе к его окончанию переходят к половому размножению. Они продуцируют яйца, которые в состоянии диапаузы зимуют, а весной из них выходит молодежь. Среди *Hexapoda* довольно много живородящих форм, которые относятся к самым разным отрядам. В основе простейшей формы живорождения лежит лецитотрофия — в организме самки фактически «самостоятельно» развиваются богатые желтком яйца. При матротрофии самка обеспечивает зародышей питательными веществами через плаценту. Это, несомненно, более совершенная форма живорождения. Самки серых мясных мух вынашивают эмбрионы в себе. На трупы и разлагающееся мясо они откладывают не яйца, а личинок первого возраста. Последние сразу же начинают питаться, что позволяет в полной мере использовать источник пищи, срок существования которого очень ограничен. Полиэмбриония, при которой первичный зародыш, состоящий из массы недифференцированных клеток делится и дает начало по крайней мере нескольким эмбрионам, широко распространена у некоторых паразитоидов из числа *Hymenoptera*. В теле насекомого-хозяина из одного яйца развиваются от двух до нескольких сотен личинок. Такие яйца обычно лишены желтка, развивающиеся

зародыши питаются за счет хозяина. Крошечная хальцида *Litomastix* откладывает в тело большой гусеницы несколько яиц, из которых разовьются более тысячи личинок.

### Вопросы самоконтроля

1. Какие признаки характерны для представителей таксона Hexapoda?
2. Строение грудного отдела насекомых.
3. Почему насекомые могут питаться механически разнообразной пищей?
4. Особенности внутреннего строения насекомых?
5. Почему насекомые считаются высокоорганизованными беспозвоночными животными?

## 15-ТЕМА: РАЗНООБРАЗИЕ НАСЕКОМЫХ: ОСНОВНЫЕ ОТРЯДЫ И ВАЖНЕЙШИЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ. ЗНАЧЕНИЕ НАСЕКОМЫХ

### План:

1. Класс Entognatha (скрыточелюстные)
2. Класс Insecta (насекомые)
3. Надотряд Holometabola (насекомые с голометаболическим развитием)
4. Значение насекомых
5. Филогения Tracheata

### Разнообразие шестиногих (насекомых)

#### Класс Entognatha (скрыточелюстные)

Первичнобескрылые формы. Ротовые части погружены в углубление головной капсулы. Плохо переносят высыхание, большинство обитает во влажных местах. Аметаболическое развитие.

**Collembola** (ногохвостки). Мелкие, лишены крыльев. На брюшке прыгательная вилка; имеется коллофор — приспособление для поглощения воды. Многочисленные, хотя и малозаметные обитатели лесной подстилки, почвы, гниющей древесины. Некоторые ногохвостки устойчивы к отсутствию влаги. Как правило, питаются разлагающимися растительными остатками и грибами. Из всех Entognatha ногохвостки меньше всего похожи на «насекомых» в обычном понимании этого слова. *Anurida*, *Hypogastrura*, *Isotoma*, *Neelus*, *Onychiurus*, *Podura*, *Sminthurus*, *Tomocerus*.

**Protura** (протуры, или бессяжковые). Небольшой таксон. Мелкие (менее 2 мм в длину). Усики и глаза утрачены. Передние ноги выполняют чувствительную функцию и направлены вперед, внешне напоминая усики. Голова конической формы. Не переносят высыхания и потому приурочены к влажным местам (влажные почвы лесной подстилки). Питаются, вероятно, грибами. *Acerentulus*, *Eosentomon*.

**Campodeina**. Как и представители Japygina (иногда их объединяют с Campodeina в таксон Diplura), имеют длинные, многочлениковые усики, грифельки на большинстве брюшных сегментов, коксальные органы на некоторых из них. В длину едва достигают несколько миллиметров. Обитают во влажном перегное, гниющей древесине, под камнями и корой. *Campodea*.

**Japygina**. Хищники, использующие клешневидные церки на конце брюшка для захватывания добычи. *Anajapyx*, *Japyx*.

#### Класс Insecta (насекомые)

Таксон включает подавляющее большинство представителей Hexapoda. Успешно освоили наземные и пресноводные места обитания. Открыточелюстные (**ectognathous**), т.е. ротовые части расположены непосредственно на поверхности головы и не погружены в карман. Обычно имеются сложные глаза и глазки.

**Archaeognatha** (прыгающие щетинохвостки). Цилиндрическое, чешуйчатое тело. Мандибулы одномышечковые. На заднем конце брюшка три придатка. Бескрылые. Обитают

во влажных местах — под корой и камнями, в лесной подстилке. Если их потревожить, прыгают. Питаются водорослями, лишайниками, мхом. Аметаболическое развитие. *Machilis*, *Petrobius*.

**Zygentoma**(чешуйницы). Бескрылые. Грифельки на большинстве брюшных сегментов. Мандибулы двухмышечковые (как у всех насекомых, кроме *Archeognatha*). Три брюшных придатка. Обитают во влажных местах — в лесной подстилке и древесине, под камнями. Представители некоторых видов поглощают атмосферную влагу и могут населять сухие местообитания. Чешуйницы встречаются в жилых помещениях, где могут вредить книгам и одежде. *Atelura*, *Lepisma*, *Nicoletia*, *Thermobia*, *Tricholepidion*.

**Pterygota** (крылатые насекомые). Произошли от общего крылатого предка. Взрослые особи, как правило, крылаты. У представителей некоторых таксонов крылья модифицированы или утрачены. Прямой перенос спермы в процессе спаривания.

**Ephemeroptera**(поленки). Взрослые особи — нежные, изящные насекомые с сетчатыми крыльями и двумя-тремя хвостовыми нитями на конце брюшка. Нимфы обладают расположенными на брюшке трахейными жабрами. Взрослые особи не питаются и живут очень недолго. Гемиметаболическое развитие; нимфы ведут водный образ жизни, взрослые особи — воздушный. Имаго представлено двумя возрастными; среди крылатых насекомых это единственный случай. *Baetis*, *Ephemerella*, *Hexagenia*.

**Odonata**(стрекозы). Как взрослые стрекозы, так и их нимфы — прожорливые хищники. Развитие гемиметаболическое. Нимфы ведут водный образ жизни, взрослые особи — воздушный. Личинки (нимфы) имеют хорошо развитую хватательную «маску», представляющую собой модифицированную нижнюю губу. **Anisoptera** (разнокрылые стрекозы). Крупные, массивные насекомые, способны быстро летать. В состоянии покоя крылья направлены в стороны и располагаются горизонтально. *Anax*, *Cordulegaster*, *Gomphus*, *Macromia*. **Zygoptera** (равнокрылые стрекозы). Стройные, изящные, полет порхающий. В состоянии покоя крылья сложены над брюшком. *Calopteryx*, *Coenagrion*, *Lestes*.

**Orthoptera** (прямокрылые). Крупные насекомые с хорошо развитой переднеспинкой и большими сложными глазами. Задние ноги обычно прыгательные. Яйцеклад самок большой, гениталии самцов снаружи незаметны. Как правило, имеются стридуляционные органы и органы слуха. Около 20000 видов. Широко распространенные насекомые, особенно многочисленны в тропиках. Растительноядны. Среди прямокрылых имеются опасные вредители сельского хозяйства, например саранча.

**Phasmida** (палочники). Малоподвижные, скрытные насекомые с криптической формой тела и окраской. Имитируют стебли и листья растений. Тело обычно удлинённое, цилиндрическое. Крылья частично или полностью редуцированы, или же крупные, листовидные. Имеют отпугивающие железы. В основном растительноядные формы. Наиболее многочисленны и разнообразны в тропиках. Некоторые палочники достигают 30 см в длину. *Anisomorpha*, *Aplopus*, *Diapheromera*, *Timema*.

**Grylloblattaria**(гриллоблаттиды). Удлиненные, вторично бескрылые насекомые. Живут в холодном и влажном климате, часто в горах. Обитают в лесной подстилке, под камнями, в почве, также под снегом. Хищники. Двадцать видов. *Grylloblattaria*.

**Mantophasmatodea**(гладнаторы). Эта группа описана только в 2002 г. (предыдущее описание нового таксона насекомых ранга отряда относится к 1914 г.!). Взрослые насекомые вторично бескрылые. Нежное, удлинённое туловище. Хищники, передние ноги хватательные. Вероятно, родственны Mantodea и Phasmida. Четыре вида (два из них — вымершие), объединяемые в два рода (один вымерший). *Mantophasma*, *Raptophasma* (вымерший).

**Dermaptera**(уховертки). Тело удлинённое и уплощенное. Внешне напоминают некоторых жуков. Космополиты. Большие, иногда клешневидные церки используются для защиты и поимки добычи. Ведут ночной образ жизни, всеядны. *Doru*, *Forficula*, *Labia*.

**Plecoptera**(веснянки). Взрослые особи ведут воздушный образ жизни, нимфы обитают в воде. Две многочлениковые церки, медиальная нить отсутствует. Трахейные жабры нимф (если имеются) обычно на грудных сегментах. Личинки обитают только в чистой, прохладной, насыщенной кислородом воде; их присутствие наряду с личинками поденок и ручейников служит хорошим показателем качества воды. Гемиметаболическое развитие. *Allocaenia*, *Peltoperla*, *Perla*, *Pteronarcys*.

**Embioptera**(эмбии). Питаются растениями. В увеличенных лапках передних ног залегают прядильные железы. Несколько особей совместно плетут разветвленную сеть шелковистых трубок и живут в ней, но социальная организация отсутствует. Преимущественно обитатели тропиков. В Северной Америке встречается около 10 видов. *Anisembia*, *Embia*, *Oligembia*, *Oligotoma*.

**Isoptera**(термиты). Мягкое тело, покровы слабо склеротизованы, светлые или темноокрашенные. На границе груди и брюшка перетяжка отсутствует. Усики многочлениковые. Передние и задние крылья одинакового размера. Отличить термитов от муравьев легко: последние имеют более темную окраску, коленчатые усики и тонкую «талию», а задние крылья у них меньше передних. *Cryptotermes*, *Nasutitermes*, *Reticulitermes*, *Zootermopsis*.

**Mantodea**(богомолы). Крупные, удлинённые, медлительные насекомые. Защитная окраска. Передние ноги хватательные. Хищники, охотятся из засады. Удлиненная переднегрудь, очень подвижная голова, хорошо развитые глаза и глазки. *Bgunneria*, *Mantis*, *Stagmomantis*, *Tenodera*.

**Blattaria**(тараканы). Подвижные, обычно ночные насекомые. Всеядны. Некоторые питаются древесиной и подобно термитам содержат в кишечнике эндосимбиотических жгутиконосцев. Тараканы близки к термитам и богомолам. *Blaberus*, *Blatta*, *Blatella*, *Periplaneta*, *Parcoblatta*.

**Zoraptera**(зорapterы). Редкие. Около 30 видов, объединяемых в один род *Zorotypus*. Напоминают мелких термитов. Встречаются в теплых районах. Образуют поселения под древесными остатками, часто в кучах опилок. Вероятно, питаются спорами грибов и трупами мелких членистоногих.

**Eumetabola** (высшие Neoptera). Мальпигиевых сосудов очень мало. Личиночные глазки у взрослых особей не сохраняются.

**Psocoptera**(сеноеды). Мелкие, нежные, слабо пигментированные насекомые. Вероятно, примитивные, сходны с предковыми формами гемиптероидных насекомых. Грызущие, а не сосущие ротовые части. Используя гипофаринкс, могут извлекать влагу из атмосферного воздуха. В основном растительноядные. Живут под корой, под камнями, в листве. Книжная вошь (*Liposcelis*) обитает в старых книгах и питается плесенью. *Archipsocus*.

**Anoplura** (вши). Эктопаразиты млекопитающих. Питаются кровью, используя для этого сосущий ротовой аппарат и глоточный насос. Некоторые виды переносят возбудителей опасных заболеваний. Лобковая вошь, или площица (*Phthirus pubis*), платяная вошь (*Pediculus humanus*), головная вошь (*Pediculus capitis*).

**Mallophaga**(пухоеды). Преимущественно паразитируют на птицах. Ротовые части грызущие, мандибулы хорошо развиты. Питаются кожей, волосками, кусочками перьев. *Cuclotogaster*, *Felicola*, *Menacanthus*, *Menopon*. *Trichodectes canis* — промежуточный хозяин ленточных червей, паразитирующих у собак.

**Hemiptera** (клопы или полужесткокрылые). Самый большой отряд среди насекомых с геми- и пауromетаболическим развитием (80000 видов). Сосущий ротовой аппарат, питаются жидкой пищей растительного или животного происхождения. Представляют практический интерес как вредители и переносчики заболеваний растений и животных. Передние крылья представляют собой гемизелитры: проксимальная часть склеротизована, дистальная — перепончатая. Задние крылья целиком перепончатые. У большинства имеются отпугивающие железы. В основном наземные, но несколько важных таксонов представлены

полуводными и водными формами. *Corixa*, *Dysdercus*, *Gerris*, *Lygaeus*, *Murgantia*, *Notonecta*, *Reduvius*, *Triatoma*.

**Homoptera**(равнокрылые). Растительноядны, питаются исключительно растительными соками. Обе пары крыльев перепончатые. *Adelges*, *Aetalion*, *Aphis*, *Magicicada*, *Philaenus*, *Stictocephala*, *Tibicen*.

**Thysanoptera**(трипсы, или бахромчатокрылые). Мелкие (0,5 — 5 мм). Ротовые части сосущие, имеется цибариальный насос. Часто представляют серьезный практический интерес — среди трипсов есть вредители и переносчики заболеваний растений, а также опылители. Крылья узкие, опушенные, жилок мало. *Aeolothrips*, *Heterothrips*, *Idolothrips*, *Merothrips*, *Thrips*.

### Надотряд **Holometabola**

(насекомые с голометаболическим развитием)

Наиболее эволюционно успешная группа шестиногих. Включает бабочек (200000 видов), ручейников (9000 видов), комаров и мух (100000 видов), ос, пчел и муравьев (130000 видов), жуков (300000 видов) и ряд других групп. Имеется стадия куколки, на которой личинка претерпевает глубокие перестройки и превращается в имаго.

**Coleoptera** (жуки). Самый большой отряд насекомых. Морфология и экология жуков исключительно разнообразны. Покровы сильно склеротизованы. Передние крылья представляют собой жесткие надкрылья (элитры), задние крылья гибкие, перепончатые. Многие жуки и их личинки растительноядны, но есть среди них и хищники (например, божьи коровки). В основном наземные, но представители нескольких групп играют важную роль в пресноводных экосистемах. *Copris*, *Dermestes*, *Dytiscus*, *Gyrinus*, *Photinus*, *Popillia*, *Rodolia*, *Stenelmis*.

**Neuroptera**(сетчатокрылые). Взрослые сетчатокрылые — изящные, нежные, хищные насекомые. Ротовой аппарат грызущий. Большие глаза, длинные усики. *Sisyridae* — водная группа, личинки питаются пресноводными губками. Личинки муравьиных львов поджидают добычу (мелких членистоногих) на дне воронки в сухом песке. *Chrysopa*, *Climacia*, *Climaciella*, *Mantispa*, *Myrmeleon*, *Oliarces*, *Sisyra*.

**Megaloptera**(вислокрылки, или большекрылые). Довольно крупные. Грызущий ротовой аппарат, длинные усики. Передние и задние крылья одинаковые, перепончатые, с примитивным жилкованием, в покое крышеобразно сложены над брюшком. Сложные глаза хорошо развиты. Личинки хищные, живут в воде, имеют трахейные жабры. *Corydalus*, *Sialis*.

**Raphidioptera** (верблюдки). Напоминают вислокрылок, однако голова и переднегрудь сильно вытянуты и выдаются далеко вперед по отношению к конечностям и крыльям. Взрослые особи — хищники, живут среди растений. Личинки тоже хищники, живут под корой хвойных деревьев. *Raphidia*.

**Hymenoptera**(перепончатокрылые). Большой и разнообразный таксон. Ротовой аппарат грызущий, иногда сосущий. Крылья прозрачные, перепончатые, в некоторых случаях отсутствуют (например, у рабочих муравьев). У некоторых перепончатокрылых второй сегмент брюшка сужен и образует стебелек. Самки с яйцекладом, который иногда преобразуется в жало. Личинки большей частью лишены конечностей, ротовые части грызущие. Среди перепончатокрылых много опылителей. *Apanteles*, *Aphidius*, *Apis*, *Bombus*, *Eciton*, *Solenopsis*, *Vespa*, *Vespula*, *Xylocopa*.

**Trichoptera**(ручейники). Четыре крыла, покрытые мелкими волосками, в покое сложены на спине. Ротовые части развиты слабо. Взрослые ручейники живут относительно недолго и либо не питаются вообще, либо пьют воду и нектар. Личинки водные, часто приурочены к определенным микробиотопам. Наиболее разнообразны в быстрых, холодных горных ручьях. Личинки, используя секрет прядильных желез, строят «домики» из частиц растений, песчинок и т. п. С помощью паутиных нитей они закрепляются на камнях. Некоторые виды сооружают из паутины «фильтры» для сбора взвешенных в воде частиц. *Beraea*, *Helicopsyche*, *Hydropsyche*, *Polycentropus*, *Sericosloma*.

**Lepidoptera**(бабочки, или чешуекрылые). Крылья, тело и конечности покрыты пигментированными чешуйками и волосовидными щетинками. Мандибулы отсутствуют, максиллы образуют длинный хоботок для высасывания нектара и соков растений, представители некоторых видов во взрослом состоянии не питаются. Личинки бабочек (гусеницы) питаются растениями. Выделяемый слюнными железами шелк используется в том числе для построения кокона, в котором окукливается личинка последнего возраста. *Actios, Danaus, Heliconius, Heliothis, Lymantria, Manduca, Melittia, Papilio, Sibine*.

**Mecoptera**(мухи-скорпионницы). Ротовые части вытянуты в длинный, направленный вниз хоботок. Крылья, как правило, большие, перепончатые. Взрослые особи всеядны, личинки питаются органикой. *Bittacus, Boreus, Panorpa*.

**Siphonaptera**(блохи). Мелкие, вторично бескрылые насекомые. Покровы сильно склеротизованы; тело сжато с боков. Эктопаразиты птиц и млекопитающих. Прыгательные ноги. Питаются кровью, ротовой аппарат колюще-сосущий. Переносят бубонную чуму (*Xenopsylla*) и тиф (*Nosopsyllus*). Спаривание происходит на хозяине или в его гнезде, яйца падают в гнездо, где вылупляются личинки. Они питаются органическим детритом и не паразитируют. В конце концов личинки окукливаются, взрослые особи нападают на хозяина. *Ctenocephalides, Orchopeas, Pulex*.

**Strepsiptera** (веерокрылые). Мелкие насекомые, ведущие необычный образ жизни. Личинки и взрослые самки паразитируют на других насекомых. Самки бескрылы, внешне напоминают личинок и никогда не покидают хозяина. Они погружены в покровы хозяина, так что снаружи заметен лишь небольшой бугорок (передний конец тела с дыхальцами). Питательные вещества из крови хозяина поступают в паразита непосредственно через пронизываемую кутикулу брюшка. Самцы крылаты; передние крылья представляют собой небольшие, булавовидные придатки, похожие на жужжальца; задние крылья большие, веерообразные, необычной формы. Самцы имеют большие выпуклые глаза. Самцы не паразитируют, не питаются, живут недолго. На усиках обычно есть отростки. *Eothenos, Halictophagus, Stylops, Triozocera*.

**Diptera** (двукрылые). Крупный таксон, включающий домашних мух, оводов, слепней, комаров, москитов, мошек, долгоножек и многих других. Большие, хорошо развитые глаза. Передние крылья перепончатые и служат для полета, задние крылья редуцированы и представляют собой жужжальца. Ротовые части разнообразны, чаще всего сосущие или лижущие, используются в сочетании с цибариальным насосом. Почти все взрослые двукрылые питаются жидкой пищей растительного или животного происхождения. Самки многих видов сосут кровь позвоночных животных. Среди двукрылых есть много переносчиков опасных болезней животных и человека. Личинки многих форм обитают в воде или во влажных местах, в том числе в гниющей органике. Самки откладывают яйца в субстрат, подходящий для питания личинок. *Aedes, Aphidolestes, Callitroga, Chaoborus, Dermatobia, Eristalis, Gasterophilus, Musca, Psychoda, Tabanus*.

#### Значение насекомых

1. Опылители цветковых растений
2. Сапрофаги- утилизаторы растительных и животных остатков
3. Копрофаги – утилизаторы экскрементов животных
4. Паразиты и переносчики болезней
5. Вредители культурных растений
6. Биоповреждающие – вредители изделий человека
7. Производители меда и шелка

#### Филогения Tracheata

Филогенетические отношения в пределах Tracheata (Atelocerata, Monoantennata) и даже валидность Tracheata как монофилетического таксона в настоящее время являются предметом тщательного рассмотрения. Tracheata делится на три таксона высокого ранга: Hexapoda, Chilopoda и Progoneata. Каждый из них, по общему мнению, монофилетичен. Однако родственные связи между ними разные систематики трактуют весьма различно.



Были предложены три филогенетические схемы, отражающие три разные гипотезы: «мириаподная», «лабиофорная» и «опистогонеатная». Согласно «мириаподной» гипотезе, Chilopoda и Progoneata — сестринские таксоны в пределах единого таксона Myriapoda, а Myriapoda и Hexapoda — сестринские таксоны. Эта традиционная точка зрения принята в данной книге. В соответствии с «лабиофорной» гипотезой сестринскими таксонами являются Hexapoda и Progoneata. Они объединены в таксон Labiophora, который в свою очередь рассматривается как сестринский таксон Chilopoda. По мнению сторонников «опистогонеатной» гипотезы, Chilopoda и Hexapoda — сестринские таксоны в пределах группы Opisthogoneata. Последняя в свою очередь занимает положение сестринского таксона Progoneata. Принимая «мириаподную» гипотезу, мы неизбежно признаем монофилетичность Myriapoda, тогда как в соответствии с двумя остальными гипотезами многоножки в целом должны рассматриваться как парафилетическая группа. Хотя никто не оспаривает монофилетичность Hexapoda, Progoneata и Chilopoda по отдельности, монофилетичность Myriapoda вызывает большие сомнения. Данные, подтверждающие монофилию группы Myriapoda, гораздо менее убедительны, чем факты, подтверждающие монофилию составляющих ее таксонов. Более того, современные молекулярные и морфологические данные о строении нервной системы, мозга и глаз вызывают серьезные сомнения в монофилетичности Tracheata. Эти факты заставляют полагать, что сестринскими являются таксоны Hexapoda и Crustacea. Они более тесно связаны друг с другом, чем любой из них связан с многоножками. В этом случае Tracheata должны рассматриваться как парафилетическая группировка. В настоящем учебнике мы изложили традиционную «мириаподную» гипотезу и рассматривали Myriapoda и Tracheata как монофилетические таксоны, однако следует иметь в виду, что в ближайшее время в классификации наземных Mandibulata могут произойти серьезные изменения, затрагивающие группы самого высокого ранга. Таксон Tracheata характеризуется рядом аутапоморфий, многие из которых являются адаптациями к наземному образу жизни и конвергентны адаптациям паукообразных. Это, например, трахеи и мальпигиевы сосуды. Предполагается, что они возникли у предка трахейнодышащих. Сперматофоры и внутреннее оплодотворение Tracheata и Arachnida тоже приобрели независимо в процессе освоения наземного образа жизни. Трахейнодышащих объединяет также наличие только одной пары усиков и отсутствие придатков второго головного сегмента, представленного лишь рудиментом. Myriapoda, сестринский таксон Hexapoda, объединяются членением тела на две тагмы (голова и туловище), отсутствием срединных глазков и омматидиями без кристаллического конуса. Специализированные омматидии многоножек возникли из сложных глаз общего предка Mandibulata. Срединные глазки также были утрачены вторично. Древнейшие ископаемые трахейнодышащие — это наземные девонские формы, сходные с современными губоногими и двупарноногими. Это заставляет думать, что немногочисленные морские многоножки и насекомые и многочисленные пресноводные насекомые вторично колонизировали водную среду. Myriapoda включает таксоны Chilopoda (губоногие), Diplopoda (двупарноногие), Symphyla (симфилы) и Pauripoda (пауроподы). В большинстве филогении Chilopoda обособлены от прочих таксонов многоножек. Мы считаем Chilopoda сестринским таксоном Progoneata. Становление губоногих сопровождалось приобретением предковой формой ядовитых ногочелюстей — производных придатков первого туловищного сегмента. Остальные таксоны вместе образуют таксон Progoneata, название которого отражает смещение половых отверстий на передний конец тела — исходно у предковой формы они располагались на заднем конце тела. У Symphyla за мандибулами располагаются еще две пары ротовых конечностей — максиллы I и II. Dignatha, сестринский таксон Symphyla, включающий Diplopoda и Pauripoda, кроме мандибул имеет только одну пару ротовых конечностей. Неизвестно, является ли редукция числа ротовых конечностей результатом полного исчезновения максилл II или слияния максилл I и максилл II. В процессе становления Diplopoda произошло попарное слияние туловищных сегментов в диплосегменты, каждый из которых несет две пары ног, две пары дыхалец, две пары остий и две пары ганглиев.

Спермин диплопод лишены жгутиков. Каждая антенна несет четыре чувствительных апикальных конуса, которые не обнаружены у других многоножек. *Paragoroda* сохранили свойственные предкам не слившиеся сегменты, количество которых равно 12, и лишь 11 пар ног.

#### **Вопросы самоконтроля**

1. Какие отряды насекомых входят в таксон *Entognatha*?
2. Какие отряды насекомых образуют таксон *Apterygota*?
3. Отряды насекомых с неполным превращением?
4. Отряды насекомых с полным превращением?
5. Значение насекомых в природе.
6. Значение насекомых в медицине и ветеринарии.

### **16-ТЕМА: НАДТИП CYCLONEURALIA. ТИПЫ GASTROTRICHA (БРЮХОРЕСНИЧНЫЕ), NEMATODA (КРУГЛЫЕ ЧЕРВИ) И NEMATOMORPHA (ВОЛОСАТИКИ).**

#### **План:**

1. Основные характерные признаки
2. Тип(Класс): *Gastrotricha* – Брюхоресничные
3. Тип(Класс): *Nematoda* - Круглые черви
4. Тип(Класс): *Nematomorpha*(=*Gordiaceae*) – Волосатики
5. Филогения *Cycloneuralia*

#### **Основные характерные признаки**

К циклонейралиевым относятся шесть таксонов животного царства, которые обычно (за исключением нематод) не привлекают должного внимания зоологов. Эта систематическая группа включает морских, водных и наземных многоклеточных животных, относящихся к типам *Gastrotricha* (брюхоресничные), *Nematoda* (нематоды, или круглые черви), *Nematomorpha* (волосатики), *Priapulida*, *Kinorhyncha* и *Loricifera*. Некоторые из них имеют важное значение как паразиты человека, животных, но большинство из них — мелкие свободноживущие организмы, размеры которых варьируют от микроскопических до нескольких сантиметров.

Представители таксона циклонейралиевые имеют секретлируемую кутикулу, которая у всех, кроме гастротрих, может сбрасываться и иногда содержит хитин. За исключением гастротрих, двигательные реснички отсутствуют, и движение совершается с помощью мышц. Реснички могут сохраняться в протонефридиях (если они есть), изредка — в гастродермисе, а производные ресничек — в чувствительных структурах. Мозг представлен нервным кольцом, которое окружает переднюю часть кишечника (такое строение мозга и дало название всей группе). В составе мозга выделяют три последовательно расположенных и тесно связанных друг с другом колец, обозначаемых как передний мозг, средний мозг и задний мозг. Передний и задний мозг — ганглионарные образования и состоят главным образом из клеточных тел (перикарионов), тогда как средний мозг представляет собой нейропиль, состоящий почти исключительно из нервных волокон. Рот переместился из брюшного положения (характерного для большинства первичноротых) в терминальное положение на переднем конце тела. Глотка радиально-симметричная (вместо исходной билатеральносимметричной), цилиндрическая с тремя пучками эпителиально-мышечных клеток (мезодермальными миоцитами), которые расходятся лучами от центра к поверхности. Сокращение радиальных мышц расширяет просвет глотки, функционирующей как всасывающий насос. Поскольку мезодермальная мускулатура является плезиоморфной для таксона, эпителиально-мышечная глотка вероятно возникла независимо у *Gastrotricha*, *Nematoda* и *Loricifera*.

Большинство циклонейралиевых лишены полости тела (такое состояние называют ацеломатным), и промежутки между органами заполнены соединительной тканью, состоящей из клеток и внеклеточного матрикса. Полости, которые возникают между органами, не выстланные целомическим эпителием и представляющие собой производное бластоцеля, называют гемоцелом. Некоторые крупные Cycloneuralia, такие, как паразитические нематоды и приапулиды, имеют обширный гемоцель, заполненный кровью (гемолимфой). Кровь выполняет функцию гидростатического скелета и внутренней среды организма, выполняющей транспортную функцию, хотя сердце отсутствует и жидкость перемещается в различных направлениях просто за счет движений тела животного. Вторичная полость тела у большинства представителей отсутствует.

У видов с тонкой, гибкой кутикулой есть антагонистические кольцевые и продольные мышцы, которые опираются на гидростатический скелет. Гемоцель, заполненный жидкостью либо соединительной тканью, представляет собой гидростатический скелет. У представителей таксонов, имеющих толстую и жесткую кутикулу, кольцевая мускулатура редуцирована. В этих случаях остаются только продольные мышцы, антагонистом к которым выступает толстая кутикула. Для многих форм характерны прикрепительные железы, секрет которых выходит наружу через особые кутикулярные трубки. Хотя передний конец тела несет рот и органы чувств, оформленной головы нет. Кишечный канал обычно представляет собой прямую трубку. Типичные выделительные органы — протонефридии. Тело состоит из относительно небольшого числа клеток, часто их всего около 1000. Многие виды (особенно среди нематод) имеют постоянное (неизменяющееся), видоспецифичное и генетически запрограммированное число клеток. Этот феномен известен как эutelия, или клеточное постоянство. У самца круглого червя *Caenorhabditis elegans*, например, насчитывается всего 1031 клетка. У эutelических животных митозы прекращаются на определенной стадии эмбрионального развития и последующий рост происходит только за счет увеличения размера клеток. Большинство циклонейралиевых раздельнополы, а их развитие строго детерминировано.

Основные характерные признаки:

1. Тело несегментированное;
2. Имеется первичная полость – пространство между внутренними органами, граничащая непосредственно с тканями этих органов и заполненная жидкостью;
3. Большинство раздельнополые, половые органы более просто устроены, чем у плоских червей;
4. Нервная система по типу ортогона, органы чувств развиты слабо;
5. Выделительная система в виде кожных желёз, реже в виде протонефридиев;
6. Имеется задняя кишка и анальное отверстие.
7. Представители свободноживущие и паразиты. Большинство в поперечном сечении круглые. Тело покрыто кутикулой. Мускулатура состоит из гладких мышц расположенные вдоль тела.

#### **Тип(класс) Gastrotricha – Брюхоресничные**

Гастротрихи — это небольшой, но разнообразный таксон, состоящий приблизительно из 500 видов, объединенных в 50 родов. Эти крошечные многоклеточные животные населяют промежуточные пространства морских и пресноводных осадков, аллювиального детрита, поверхности погруженных в воду растений и животных и водную пленку, покрывающую почвенные частицы в наземных местах обитания. Гастротрихи являются обычными обитателями прудов, рек и озер. Литоральная зона морского берега населена 40 или более видами гастротрих, которые обитают в промежутках между песчинками. Их плотность велика: в 20 мл песка насчитывается до 1000 особей. Тип гастротрихи делится на две группы: морские Macrodasyida и преимущественно пресноводные Chaetonotida.

Большинство гастротрих — микроскопические животные с длиной тела от 50 до 100 мкм, хотя некоторые виды достигают 4 мм. Они имеют двусторонне-симметричное, кеглеили ремнеобразное тело, уплощенное на брюшной и выпуклое на спинной стороне. Голова несет

органы чувств, мозг и глотку, тогда как в удлинённом туловище находятся средняя кишка и половые органы. Хобота у гастротрих нет. Передвижение осуществляется скольжением с помощью ресничек. Двигательные реснички имеются только на брюшной поверхности тела, хотя их расположение варьирует у представителей таксона. Ресничками может быть одета вся брюшная сторона, они могут быть организованы в виде продольных тяжей, поперечных рядов, пятен, или собраны в пучки (цирры), напоминающие таковые у брюхоресничных инфузорий. Прimitивные таксоны гастротрих имеют моноцилиарные эпидермальные клетки — особенность, характерная среди нецеломических первичноротых только гнатостомулидам. Название «гастротрихи» связано с тем, что эти животные имеют реснички только на брюшной стороне (*gastro* = желудок, *trich* = волосы).

**Прикрепительные трубочки** обеспечивают обратимое прикрепление к субстрату. Они содержат железы, выделяющие клейкий секрет, и железы, освобождающие от прикрепления (такие пары желез имеются и у турбеллярии). Прикрепительные трубочки могут быть многочисленными и расположенными вдоль всего тела по бокам или быть собранными в парный орган на заднем конце. Стенка тела состоит из наружной кутикулы, эпидермиса, кольцевых и продольных мышечных волокон. Эпидермальная базальная пластинка развита слабо. Полость тела отсутствует, промежутки между органами заполнены клетками. Собственно соединительная ткань развита слабо. У макродазиевых большие вакуолированные Y-клетки, окружающие кишку, способны функционировать как гидростатический скелет. Кровеносная система или специализированные дыхательные органы у этих маленьких животных отсутствуют.

Кутикула подразделяется на волокнистую внутреннюю эндокутикулу и внешнюю эпикутикулу (экзокутикулу), состоящую из многочисленных двойных слоев с перемежающимися электронно-плотными и электронносветлыми зонами. Эти множественные двойные слои окружают все тело, включая каждую ресничку, и возможно функционируют как физиологический барьер. У некоторых гастротрих эндокутикула в некоторых местах уплотнена в виде специализированных чешуи, шипов или крючков. Поверхностная кутикула лишена хитина, но его следы были найдены в кутикуле, выстилающей глотку. В отличие от всех других циклофореальных гастротрих не линяют.

Эпидермис может иметь клеточное строение, как у макродазиевых, или образовывать синцитий, как у большинства хетонотид. На брюшной стороне эпидермис несет реснички. У некоторых хетонотид ресничные клетки организованы в два продольных ряда, которые образуют утолщенные продольные гребни, или тяжи. Мускулатура может быть поперечно-полосатая, косо исчерченная или гладкая в зависимости от вида. Мускулатура стенки тела обычно представлена наружными поясами кольцевой мускулатуры и внутренними полосами продольных мышц. Вентролатеральные продольные мышцы развиты сильнее. Они простираются на всю длину тела, сокращая и изгибая его на брюшную сторону. Сокращение кольцевой мускулатуры позволяет гидростатическому скелету растягивать тело, как это имеет место у большинства видов *Macrodasysida*, имеющих мягкую, эластичную кутикулу. У многих видов *Chaetonotida* кольцевая мускулатура стенки тела отсутствует и толстая, эластичная кутикула выступает как антагонист продольных мышц. Иннервация мышечных волокон гастротрих, так же как у нематод (и головохордовых), чаще осуществляется аксоноподобными иннервационными отростками мышечных клеток, которые идут к двигательным нейронам, а не аксонами двигательных нейронов, которые идут к мышечным клеткам.

Интраэпидермальная нервная система состоит из мозга и двух вентролатеральных продольных нервных тяжей. Мозг представлен тремя слившимися в единый воротничок кольцами, что типично для циклофореальных. Нервные тяжи проходят вдоль вентролатеральных мышц и соответствующих утолщений вентрального эпидермиса (когда они есть). К органам чувств относятся церебральные органы, а также чувствительные «щетинки», расположенные на всей поверхности тела. Церебральные органы чувств состоят из ресничных «щетинков», ресничных пучков (они функционируют как механорецепторы),

ресничных ямок и мягких отростков (хеморецепторов), а также из простых рудиментарных глазков (фоторецепторов). Все рецепторы образованы модифицированными жгутиковыми клетками.

Плавное движение вперед осуществляется у гастротрих за счет биения ресничек вентрального эпидермиса. Мышечная деятельность важна при специализированных типах движения, таких как реакции избегания опасности, повороты и совокупление. Реакция избегания опасности может проявляться в отдергивании назад головы и туловища к прикрепленному заднему концу тела или в медленных червеобразных отступательных движениях. Во время копуляции оба животных используют мускулатуру для плотного соединения задних концов.

Кишечный канал — это рот, глотка, средняя кишка, анус. Расположенный на переднем конце рот открывается в глотку, которая представлена удлиненной, железистой, мышечной трубкой. Стенка глотки образована толстым слоем эпителиально-мышечных клеток. В глотке кольцевые и продольные мышечные слои окружают толстый слой радиальных мышц. Просвет глотки трехлучевой (трехгранный, или Y-образный) и одет кутикулой. У макродазиевых глотка открывается наружу через пару боковых глоточных отверстий, расположенных перед слиянием глотки с средней кишкой. В месте слияния располагается клапан, который предотвращает обратный ток содержимого кишечника. Средняя кишка представляет собой клеточную, цилиндрическую трубку, которая постепенно сужается по направлению к расположенному на заднем конце тела брюшному анусу. Реснички в средней кишке отсутствуют, но апикальная поверхность клеток несет щеточную каемку микроворсинок. Изначально стенка средней кишки включает кольцевые и продольные мышцы, но у хетонотид кольцевые мышцы отсутствуют.

Гастротрихи питаются мелкими органическими частицами (мертвыми или живыми), такими как бактерии, диатомовые водоросли, простейшие. Они всасывают их в рот с помощью нагнетающего движения глотки. У макродазиевых парные глоточные отверстия выводят излишек воды из проглоченной пищи. Пищеварение внутриклеточное и внеклеточное. Адсорбция происходит в средней кишке. У хетонотид (как морских, так и пресноводных) на переднем конце тела имеется единственная пара протонефридиев, у морских макродазиид — несколько пар протонефридиев, которые расположены вдоль всего тела. Протонефридии выполняют главным образом осморегуляторную функцию. Нефридиальные поры открываются на вентролатеральной поверхности тела.

В отличие от других циклонейралий, гастротрихи гермафродиты и сперма переносится не напрямую. Анатомия половой системы и механизмы оплодотворения варьируют внутри гастротрих, и у многих форм они еще до конца не выяснены. У *Macrodasys* (которые возможно демонстрируют предковое состояние) имеется пара гермафродитных половых желез, каждая из которых состоит из переднего семенника и заднего яичника. Сперматозоиды выводятся через семяпроводы, они могут быть упакованы в сперматофоры. Пара половых отверстий расположена на брюшной стороне в середине тела. Мужские, женские половые отверстия часто прорываются только на время размножения. Копулятивный орган расположен на заднем конце тела. Перед копуляцией этот орган контактирует с мужскими половыми отверстиями, заполняется спермой, а затем переносит сперму в семяприемник другой особи через женское половое отверстие. Оплодотворение внутреннее, оно происходит внутри женской половой системы. Оплодотворенные яйца высвобождаются через разрыв в стенке тела. Существует множество вариаций процесса оплодотворения и откладки яиц. По крайней мере один вид является живородящим. Мужская система пресноводных хетонотид дегенерировала и не функционирует, так что по существу все особи являются самками и воспроизводятся партеногенетически.

В последнее время у широко распространенного вида *Lepidodermella squamata* (и у ряда других видов) были обнаружены сперматозоиды, но неизвестно, являются ли они функционирующими. У пресноводных хетонотид, размножающихся партеногенетически, образуется два типа яиц, прикрепляющихся к субстрату. Первый тип яиц находится в

состоянии покоя, как у коловраток, ветвистоусых, пресноводных плоских червей, и может противостоять высыханию и низким температурам. Яйца другого типа быстро развиваются, и молодь вылупляется из них через 1 — 4 дня. Яйца невелики (около 50 мкм), но в сравнении с размерами тела самих гастротрих они выглядят гигантскими, занимая большую часть туловища. Вот почему яйца развиваются и откладываются по одному.

Дробление билатеральное, развитие детерминированное, прямое. Все развитие протекает на дне. У молодых особей гастротрих при вылуплении есть большая часть органов, характерных для взрослых особей, и они достигают половой зрелости в течение примерно трех дней. Рост происходит за счет растяжения клеток туловища и морфогенеза репродуктивной системы. Максимальная продолжительность жизни *Lepidodermella* в лабораторной культуре составляет 40 дней, из которых за первые 10 дней каждая особь производила четыре или пять яиц.

### **Тип(класс) Nematoda - Круглые черви**

Нематоды, или круглые черви, являются наиболее разнообразным таксоном циклофреймиевых и возможно самым многочисленным типом среди животных. В настоящее время описано около 20 тыс. видов, но существует предположение, что еще несколько миллионов видов ожидают своего открытия. Нематоды наиболее широко распространенные и часто встречающиеся животные из всех многоклеточных. Эти черви живут во влажных интерстициальных местообитаниях: в узких щелевидных пространствах между частицами субстрата. Многие нематоды обитают внутри растений и животных как паразиты великого множества хозяев. Нематоды встречаются от полюсов до тропиков во всех типах сред, включая пустыни, высокие горы и глубокие моря. Свободноживущие нематоды представляют собой животных, обитающих в узких промежуточных пространствах между сплетениями талломов водорослей, в толще донных осадков водоемов, в почвах на суше, где они могут быть представлены в ошеломляющих количествах. Один квадратный метр ила на голландском побережье населен 4 млн 420 тыс. нематодами, один гектар хорошо возделанной почвы может содержать миллиарды нематод, а единственное разлагающееся яблоко, лежащее на земле в саду, может служить средой обитания для 90 тыс. круглых червей, принадлежащих к нескольким видам.

Нематоды встречаются в необычных местообитаниях, таких, как горячие источники, в которых температура воды достигает +53°C, и маленькие водоемы, в пазухах листьев эпифитных бромелиевых высоко под пологом тропического дождевого леса. В крупных озерах, как правило, имеется выраженная зональность в распределении нематод, населяющих донные осадки от береговой линии до глубокого дна. Наземные виды на самом деле обитают в тонкой пленке воды, окружающей каждую частицу почвы, что позволяет считать их водными организмами. Одни и те же виды иногда могут жить и в почве, и в пресных водах. Хотя наземные нематоды существуют в громадных количествах в верхнем слое почвы, плотность их популяции быстро сокращается с увеличением глубины. Наибольшая плотность нематод наблюдается в прикорневой зоне растений. Они живут также в скоплениях разложившихся растительных остатков в пазухах листьев и при основании ветвей деревьев. Мхи и лишайники представляют собой среду обитания нематод, способных противостоять периодическому высыханию. При этом черви переходят в состояние временно приостановленной жизнедеятельности, называемое криптобиозом.

Кроме свободноживущих видов, существует множество паразитических видов, демонстрирующих все разнообразие отношений между паразитом и хозяином и поражающих практически все виды растений и животных. При этом часто наблюдается видовая приуроченность паразитов к определенному виду хозяев. Тот факт, что множество видов нематод обитает в организме человека и домашних животных, а также в пищевых и сельскохозяйственных растениях, делает нематод одной из важнейших групп паразитических животных. Среди нематод есть один вид, который можно считать самым изученным биологическим объектом. Это — *Caenorhabditis elegans*, судьба каждой клетки

которого была прослежена на всем протяжении развития, а его геном считается одним из наиболее полно изученных среди многоклеточных животных.

Повсеместная встречаемость и многочисленность нематод и тот факт, что они в больших количествах заселяют тела животных и растений, послужили основанием для знаменитого высказывания известного нематолога Н. А. Кобба, которое он сделал много лет назад: «Если бы всё на свете, кроме нематод, вдруг исчезло, наш мир был бы еще смутно узнаваем, и если бы мы, как бестелесные призраки, смогли бы исследовать его, мы обнаружили бы горы, холмы, долины, реки, озера и океаны, представленные тонкой пленкой из нематод»

### Форма тела

Несмотря на огромное число видов, морфология нематод необыкновенно однотипна и большинство представителей имеют общий план строения тела. Организация нематод — это квинтэссенция червеобразности. Они обладают удлинённым цилиндрическим, заостренным с обоих концов телом. Эта форма типична для интерстициальных животных и представляет важное приспособление для передвижения в узких пространствах. Длина тела свободноживущих нематод обычно менее 2,5 мм, а в большинстве случаев даже меньше 1 мм. Хотя свободноживущие нематоды, как правило, имеют микроскопические размеры, некоторые почвенные виды достигают 7 мм, некоторые морские нематоды имеют длину 5 см. Паразиты достигают 50 см и более.

Тело нематод цилиндрической формы, отсюда и их общепринятое название — круглые черви. Как правило, тело не подразделяется на отделы, но представители рода *Kinonchulus* имеют своего рода хоботок с шестью двойными продольными рядами кутикулярных шипов. Передний конец тела нематод радиально-симметричен, но остальная часть тела и большинство систем органов имеют двустороннюю симметрию. Концевой рот расположен на переднем конце тела и окружен губами и чувствительными органами. У примитивных морских нематод рот обрамляют шесть губ, у более специализированных почвенных и паразитических видов в результате попарного слияния образуются три губы. У примитивных видов губы и прилегающая область переднего конца несут кутикулярные сенсиллы.

Хвостовая железа (спинеретта) типична для многих свободноживущих нематод, включая большинство морских видов. Она открывается на заднем конце тела, который оттянут в виде конического хвоста. Для некоторых нематод характерна система двух типов желез (один для прикрепления, другой для открепления). Ткани нематод могут иметь клеточное или синцитиальное строение и обычно характеризуются видоспецифичным числом клеток либо ядер. У нематод отсутствуют двигательные реснички, но некоторые примитивные виды имеют ресничные клетки гастродермиса.

### Стенка тела

Стенка тела состоит из кутикулы, эпидермиса и продольных мышц. У представителей морского интерстиционального семейства *Stilbonematidae* поверхность тела покрыта слоем симбиотических волокнистых синезеленых бактерий и в результате она кажется волосатой.

Кутикула покрывает тело, выстилает глотку и заднюю кишку. Как и у многих циклонейралиевых, кутикула периодически сбрасывается в процессе линьки и часто имеет сложный рельеф. У нематод кутикула устроена сложнее, чем у других циклонейралиевых, и состоит из нескольких слоев. Самый наружный слой представляет собой тонкую **эпикутикулу**, которая, судя по всему, содержит жиры и углеводы (хотя точный состав эпикутикулы остается неизвестным). Этот слой напоминает эпикутикулу гастротрих, но у нематод эпикутикула имеет только один электронно-прозрачный слой, заключенный между двумя электронно-плотными слоями.

Кроме эпикутикулы в состав кутикулы нематод входят еще три слоя, состоящих в основном из коллагена. Эти слои занимают основную долю кутикулы. **Кортекс** — самый наружный слой — залегает непосредственно под эпикутикулой. Кортекс часто разбит на кольца и может содержать особый белок — эластин. **Срединный слой** сильно варьирует у

разных видов, он может быть гомогенным или иметь сложное строение. Внутренний, **базальный, слой** может быть исчерченным или слоистым. Иногда он содержит волокна, огибающие тело нематоды по спирали во взаимно противоположных направлениях. Кутикула, одевающая тело нематод, не содержит хитина, однако хитин найден в кутикуле, выстилающей глотку. Хитин входит также в состав оболочки яиц.

Нематоды за время роста линяют четыре раза, хотя рост происходит и в промежутках между линьками. Старая кутикула отделяется от нижележащего эпидермиса, иногда частями сбрасывается и образуется новая. Линьки прекращаются при наступлении взрослого состояния, но животное продолжает расти, и существующая кутикула растягивается. Процесс линьки проходит в три стадии. На первой стадии старая кутикула отделяется от эпидермиса, ее гидролиз начинается с внутреннего (базального) слоя. На второй стадии происходит образование новой кутикулы, которое сопровождается продолжающимся гидролизом старой кутикулы (этот процесс идет изнутри наружу). Новая кутикула, наоборот, секретируется, начиная с самого наружного слоя — эпикутикулы. В конечном счете во время линьки сбрасываются остатки старой кутикулы. Экдизон — гормон линьки членистоногих имеется и у нематод.

Эпидермис у нематод может быть клеточным или синцитиальный, в зависимости от вида. Он выделяет кутикулу, запасает питательные вещества, через него проходят тонофиламенты, которые прикрепляют мускулатуру к кутикуле. У некоторых видов — паразитов животных — через эпидермис происходит поглощение питательных веществ из организма хозяина. Эпидермис нематод образует четыре продольных впячивания вдоль срединно-спинной, срединно-брюшной и срединнобоковых линий тела. Эти четыре **эпидермальных валика** тянутся по всей длине тела и содержат ядра эпидермиса, органы выделения и продольные нервные тяжи.

Мышечный слой стенки тела состоит только из продольных волокон, кольцевые мышцы отсутствуют. Продольные мышцы организованы в четыре ленты, разделенные эпидермальными валиками. Каждое мышечное волокно нематоды, как и у гастротрих, подразделяется на базальный участок, содержащий сократимые фибриллы, и сходный с аксоном **иннервационный отросток**, в котором нет сократимых фибрилл. Этот цитоплазматический отросток входит в ближайший нервный тяж (спинной или брюшной), где он контактирует с аксонами двигательных нейронов. Двигательные сигналы от ЦНС передаются на сократимую часть мышечной клетки через эти отростки, а не через аксоны нервных клеток. Нематоды имеют также мышцы, связанные с репродуктивными органами и (иногда) отдельные мышечные клетки в стенке кишечника. Мышцы стенки тела прикрепляются к внутренней стороне кутикулы с помощью тонофиламентов, тянущихся от мышц через эпидермальные клетки к гемидесмосомам, расположенным на кутикуле.

Полость тела нематоды представляет собой гемоцель, но она мала или отсутствует совсем у мелких, свободноживущих нематод. У крупных паразитов животных, таких как *Ascaris*, она может быть очень обширна. Гемоцель (когда он имеется) занимает промежутки между мускулатурой стенки тела, кишечником и органами размножения. Жидкость в полости гемоцеля находится под давлением и выполняет функции гидростатического скелета. Она содержит продукты обмена веществ, включая гемоглобин у некоторых видов, но в нем нет взвешенных клеток. У нематод имеется несколько фагоцитарных клеток, прикрепляющихся изнутри к стенкам полости тела. Эти клетки выполняют защитную функцию. Специализированных органов для газообмена у нематод нет.

### **Нервная система и органы чувств**

Нервная система нематод локализована в толще эпидермиса, стенке глотки и задней кишки. Мозг представляет собой окологлоточное нервное кольцо, в котором, как у других циклонейралий, можно выделить три связанных друг с другом пояса. Чувствительные нервы идут от мозга вперед и осуществляют иннервацию множества головных сенсилл. Спинной, боковые и брюшной нервные тяжи тянутся назад в эпидермальных валиках, но двигательные нервы к мышцам стенки тела отходят только от спинного и брюшного нервных тяжей. Два



коротких нервных корешка отходят от мозга с брюшной стороны и сливаются в единый брюшной нервный ствол. Нейроны, локализованные в вентральном стволе, через поперечные комиссуры посылают свои отростки в дорсальный нервный ствол. Отростки большинства других нейронов идут в составе вентрального ствола. Спинной нервный ствол является двигательным, а брюшной — одновременно и чувствительным, и двигательным. Боковые нервы главным образом чувствительные, они иннервируют также и выделительные каналы.

Органы чувств представлены папиллами, щетинками, амфидами и фазмидами. Все органы чувств содержат ресничные дендритные отростки, одетые кутикулой. Папиллы организованы в три кольца вокруг рта. Губные (два кольца, по шесть папилл в каждом) и головные (одно кольцо из четырех папилл) папиллы представляют собой небольшие выросты кутикулы на губах и на головном конце. Папиллы внешнего губного круга и головные папиллы являются механорецепторами. Папиллы внутреннего губного круга, амфиды и фазмиды открыты наружу через маленькие кутикулярные отверстия и таким образом химические раздражители из внешней среды могут проникать к чувствующим ресничкам. Предполагается, что все эти органы являются хеморецепторами, но возможно они отвечают за различные наборы химических сигналов. Мужские особи также имеют сенсиллы, окружающие анус (который одновременно является мужским половым отверстием). Щетинки — это удлиненные кутикулярные выросты на голове и теле. Они являются механорецепторами, которые стимулируются прикосновением. Амфиды лучше всего развиты у свободноживущих водных и особенно морских нематод и представляют собой кармано- или трубкообразные впячивания кутикулы, которые содержат ресничные рецепторы. Амфиды — парные органы, по одному с каждой стороны головы. Они являются механо- и хеморецепторами. В хвостовом отделе нематод класса Secernentea есть пара загадочных органов, называемых **фазмидами**. Они содержат одноклеточные железы и ресничные рецепторы. Фазмиды могут быть хеморецепторами и вместе с тем секреторными или экскреторными органами. Лучше всего они развиты у паразитических нематод. Два простых пигментированных глазка расположены по одному с каждой стороны глотки у некоторых морских и пресноводных нематод, но их функция не вполне ясна. Некоторые виды имеют в глазках своего рода кутикулярные линзы, что подтверждает их фоторецепторную функцию. В эпидермальных валиках были найдены рецепторы натяжения, которые, вероятно, участвуют в регуляции локомоторной активности.

### Движение

Большинство нематод двигаются вперед и в обратном направлении, используя синусоидальные, волнообразные движения тела, напоминающие движения угря. Эти движения происходят в дорсовентральной плоскости, что достигается за счет попеременных сокращений спинных и брюшных продольных мышц. Из-за отсутствия кольцевых мышц в качестве антагониста к продольной мускулатуре выступает эластичная кутикула. Кольчатость кутикулы многих нематод увеличивает гибкость, тогда как спиральные волокна в кутикуле предотвращают ее от образования складок, выпячиваний при возрастании внутреннего гидростатического давления.

Изъятые из естественного субстрата нематоды изгибаются, но не могут направленно двигаться вперед. Эффективное волнообразное движение требует наличия субстрата, такого как гранулы песка, или поверхностной пленки жидкости, что позволяет нематодам отталкиваться. В пелагических условиях такое движение малоэффективно. Большинство свободноживущих нематод являются интерстициальными животными, они быстро и эффективно движутся, отталкиваясь от стенок узких пространств, в которых живут. Размер пространства, позволяющего совершать оптимальные волнообразные движения, составляет около 1,5 диаметра червя, и для большинства почвенных нематод размер почвенных пор от 15 до 45 мкм идеален. В одном из вариантов волнообразного движения некоторые нематоды подтягивают задний конец тела, а затем продвигают передний конец вперед, прикрепляются и снова подтягивают задний конец подобно гусеницам-пяденицам.

Многие нематоды могут проплывать короткое расстояние, совершая волнообразные движения. Это характерно, например, для видов, обитающих во мхе, когда мох затапливается после дождя. Несколько видов могут ползать, используя преимущество рельефной кутикулы для сцепления с поверхностью. Ползание одного из видов *Desmoscolex*, имеющего кольцевидную кутикулу, сходно с таковым у земляных червей. Некоторые виды ползают как гусеницы, другие двигаются подобно дождевым червям. Хвостовая железа, имеющаяся у многих морских нематод, используется для временного прикрепления к субстрату. Такое прикрепление позволяет быстро подтянуть тело к субстрату (как это делают ресничные простейшие *Vorticella*), избегая опасности.

### Питание

Одни виды свободноживущих нематод поедают маленьких многоклеточных животных, включая других нематод, другие питаются растениями. Множество морских и пресноводных видов кормится диатомовыми водорослями, грибами и бактериями. Водоросли и грибы часто являются важным источником пищи и для почвенных видов. Большое число почвенных нематод прокалывают клетки корней растений и высасывают их содержимое. В США такие нематоды приносят убытки сельскохозяйственным культурам на миллиарды долларов. Также существует немало морских, пресноводных и наземных видов, которые питаются детритом, проглатывая органические частички. Нематоды, потребляющие органические вещества навоза и разлагающихся останков растений и животных, в действительности поедают связанные с этими субстратами бактерии. Это характерно, например, для обычной уксусной угрицы *Turbatrix aceti*, живущей в осадке непастеризованного уксуса. Нематоды — самая большая и распространенная группа организмов, которая питается грибами и бактериями. По существу они представляют собой главное звено между редуцентами и более высокими трофическими уровнями. Хотя многие нематоды питаются грибами, роли в пищевой цепи могут меняться: существует несколько видов грибов, которые охотятся на нематод. Черви попадают в ловушку, когда они случайно проползают через петлю, которую образуют гифы хищного гриба. Петля сжимается и обхватывает червя, который затем переваривается.

Пищеварительный канал нематод типичен для цилонейралий. Он состоит из переднего концевой рта, передней, средней и задней кишок. Ротовая полость и глотка — это эктодермальная передняя кишка, энтодермальная часть кишечника — это средняя кишка, эктодермальная задняя кишка выполняет функцию прямой кишки. Рот открывается в цилиндрическую ротовую полость. Кутикула ротовой полости часто усилена гребешками, палочками или пластинками или может нести зубы. Детали строения ротовой полости коррелируют с особенностями питания и важны для распознавания видов. Зубы обычно встречаются у плотоядных нематод и могут быть маленькими и многочисленными или представлены несколькими челюстеподобными выростами. Почвенная нематода *Mononchus papillatus* имеет один большой зуб, расположенный на спинной стороне, напротив которого располагается гребень из мелких зубчиков. Продолжительность жизни этой нематоды приблизительно 18 недель, за это время она съедает до 1000 нематод других видов. Во время питания эта нематода прикрепляется губами к добыче и делает разрез большим зубом. Содержимое жертвы затем высасывается с помощью глотки.

У некоторых плотоядных, так же как и у многих растительноядных видов, которые питаются содержимым клеток растений, ротовая полость снабжена длинным, полым или сплошным стилетом, который выдается изо рта и служит для прокалывания клетки. Полый стилет действует как игла шприца, через которую всасывается пища. В отличие от него, сплошной стилет наносит быстрые колющие удары, чтобы высвободить содержимое клетки. Ротовая полость ведет в трубчатую глотку. Глоточный просвет на поперечном разрезе трехлучевой и выстлан кутикулой. Стенка глотки состоит из трех лент радиальных эпителиально-мышечных клеток и ассоциированных с ними железистых клеток (как у гастротрих). Глотка представляет собой насос, который перекачивает пищу изо рта в кишечник, а трехлучевая форма просвета имеет собирательное значение для сосания. Для

эффективного расширения просвета глотки требуется сокращение как раз трех лент радиальных мышц. Часто у нематод есть клапан, который обеспечивает движение пищи только в одном направлении — из глотки в кишечник.

Длинный трубкоподобный кишечник, состоящий из одного слоя эпителиальных клеток без мышц или соединительной ткани, тянется вдоль всего тела от глотки до прямой кишки. У таких примитивных видов, как *Eudorylaimus*, клетки средней кишки несут реснички. У большинства нематод, однако, реснички в кишке отсутствуют и эпителий имеет щеточную каемку из микроворсинок. Всасывание питательных веществ происходит в средней кишке. Микроворсинки увеличивают поверхность всасывания. На переднем и заднем концах средней кишки есть клапаны. Они предотвращают выталкивание пищи из средней кишки под действием гидростатического давления, которое имеется в полости тела. У мермитид, паразитирующих в беспозвоночных, средняя кишка синцитиальная, она не имеет полости и служит для накопления запасных питательных веществ, а не для переваривания. Питательные вещества, поглощенные через стенку тела, сохраняются в синцитии, который таким образом выполняет функцию печени.

Пищеварительные ферменты выделяются глоточными железами и эпителием кишечника. Переваривание пищи начинается внеклеточно в полости кишечника, но заканчивается внутриклеточно. Кишечник также является важным органом для накопления питательных веществ и синтеза желтка для развивающихся ооцитов. У *Caenorhabditis elegans* кишечник синтезирует белковые компоненты желтка, которые транспортируются через гемоцель в яичник. Короткая, выстланная кутикулой, прямая кишка соединяет кишечник с анусом, который находится на срединной линии брюшной стороны отступя от заднего конца.

### Выделение

Нематоды выделяют аммиак, который высвобождается через стенку тела с помощью диффузии. Осмотическая и ионная регуляция и выделение других продуктов метаболизма связаны с двумя типами специализированных структур, уникальных для нематод. Они представляют собой одну или несколько выделительных желез и систему каналов, либо и то и другое вместе, но они плохо изучены и на самом деле могут и не оказаться экскреторными органами. Когда в одной нематоде есть и железа, и канальные клетки, они образуют общее выделительное отверстие. Эти органы не имеют никакого сходства с протонефридиями или метанефридиями, не обеспечивают фильтрацию и могут быть разве что секреторными почками. Несколько видов нематод вообще не имеют видимых выделительных органов.

**Выделительная железа** (шейная железа, или ренетта) представлена в чистом виде у аденофоровых и в соединении с выделительной системой каналов у некоторых представителей *Secementea*. Это большая клетка или несколько клеток, тела которых выдаются в гемоцель, их протоки открываются в шейную пору. Клетки шейной железы являются секреторными, но функция этого секрета может быть и не связана с выделительной функцией. Так, у цитрусовой нематоды *Tylenchulus semipenetrans* эта клетка может секретировать студенистое вещество вокруг яиц. Шейная железа может выделять внешний гликопротеиновый покров кутикулы, как у цистообразующей нематоды *Meloidogyne javanica*, или экзоферменты для переваривания тканей хозяина, как у некоторых нематод — паразитов животных. У других видов выделяется линочная жидкость, инициирующая отделение старой кутикулы от эпидермиса.

Все представители класса *Secementea*, включающего множество наземных видов, часто имеют **выделительную канальную систему**, в дополнение к выделительной железе. Канальная система целиком находится внутри единственной сильно модифицированной клетки, самой крупной в теле животного. Эта клетка напоминает по форме букву Н, с двумя длинными каналами, внедренными в боковые эпидермальные тяжи и соединенными друг с другом коротким поперечным каналом. От поперечного канала к шейной поре, расположенной на брюшной стороне тела в районе глотки, отходит короткий проток. У некоторых нематод проток образует ампулу, которая заполняется и опустошается

ритмически, причем частота ее пульсации зависит от осмотического давления окружающей среды. Было показано, что канальная система осуществляет функцию осмотической регуляции у *Caenorhabditis elegans*, но механизм, по которому вода из тела попадает в каналы, неизвестен, возможно это происходит осмотическим путем. Реснички и мышцы в каналах отсутствуют.

### Размножение и развитие

Большинство нематод раздельнополые, но есть и гермафродитные виды, такие, как *Caenorhabditis elegans*, отдельные виды размножаются партеногенетически. Оплодотворение у нематод внутреннее, с копуляцией. У многих видов имеет место половой диморфизм, при этом самцы меньше самок. Задний конец самца иногда закручен в виде крючка или расширен и образует копуляторный аппарат в виде парных лопастей — **половую бурсу**. Выводные протоки половой системы самца соединяются с прямой кишкой, образуя общую клоаку, которая открывается наружу через анальное отверстие.

Половые железы трубчатые и могут быть парными или непарными. Если они парные, то обычно одна из них — передняя, а другая — задняя. У свободноживущих видов, которые образуют небольшое число гамет, гонады обычно изогнутые. У паразитических видов, образующих громадное число гамет, половые железы часто очень длинные и образуют множество петель. Слепой конец гонады представляет собой **герминативную зону**, где происходят митозы гониевых клеток. Оставшаяся часть трубки подразделена на специализированные участки, выполняющие различные функции, включая зону мейотических делений, после которых гонии становятся гаметами. У большинства нематод гаметогенез происходит в процессе продвижения клеток по трубке к половому отверстию.

Самцы имеют один или два трубчатых семенника. Каждый из них постепенно расширяется в длинный семявыводящий проток. В определенном месте семяпровод расширяется, образуя семенной пузырек, в нем сохраняются сперматозоиды, попавшие туда из семенников. Семенной пузырек соединяется с областью простаты с секреторными стенками. Клейкие выделения предстательной железы предположительно способствуют совокуплению. Конечная область семяпровода представляет собой мышечный семяизвергательный проток, который открывается в клоаку. Прямая кишка самца — многоцелевой орган. Она собирает и непереваренные остатки пищи, и сперму из семяпровода (на латинском языке слово клоака означает коллектор). Стенка клоаки образует два мешочка. Каждый мешочек содержит **копулятивную спикулу** в форме заостренного, изогнутого клинка. Специальные мышцы обеспечивают выпячивание спикул из ануса. У многих нематод на стенках упомянутых мешочков есть особый участок утолщенной кутикулы — губернакулум, который направляет движение спикул через клоаку.

Самки имеют одну или две гонады (что более типично), которые обычно ориентированы в противоположных направлениях. Яичник (зародышевая область), находящийся в верхней части гонад, переходит в яйцевод и затем в значительно более широкую, удлинённую матку. Две матки соединяются и образуют короткое общее влагалище, которое открывается женским половым отверстием, расположенным на брюшной стороне в середине тела. Репродуктивная система самки независима от кишечника, у самок нет клоаки. Рельефная кутикулярная вульва окружает половое отверстие. Небольшой отрезок половой трубки самки в большинстве случаев используется для хранения спермы, в то время как другие участки выполняют секреторную функцию или служат хранилищем оплодотворенных яиц.

Известно, что у некоторых видов самки выделяют феромоны, привлекающие самцов. Вероятно, это явление широко распространено у нематод. Во время совокупления загнутый конец тела самца обычно закручивается вокруг тела самки таким образом, что анальное отверстие самца плотно прижимается к половому отверстию самки. Самец вставляет спикулы в вульву самок и расширяет его, обеспечивая передачу спермы во влагалище. Сперматозоиды у нематод не имеют жгутиков. У некоторых видов они передвигаются амёбOIDным способом.

После совокупления сперматозоиды перемещаются в семяприемник, где происходит оплодотворение. Оплодотворенные яйца (зиготы) выделяют толстую оболочку оплодотворения. Она затвердевает и образует внутреннюю часть яйцевой оболочки. На эту внутреннюю оболочку эпителий матки секретирует внешний слой. Внешняя поверхность яиц нематод имеет видоспецифичный поверхностный рельеф. Это позволяет медицинским работникам или ветеринарам идентифицировать видовую принадлежность паразитических нематод, исследуя пробы. Яйца нематод хранятся в матке вплоть до откладки. Нередко эмбриональное развитие начинается еще в матке самки. Некоторые паразитические нематоды и свободноживущие виды, например уксусная угрица, живородящие.

Некоторые почвенные нематоды, например *Caenorhabditis elegans*, гермафродиты. Сначала в гонаде развиваются сперматозоиды, а потом они же оплодотворяют произведенные в этой же гонаде яйцеклетки. Как правило, гермафродитные особи не скрещиваются между собой, однако в гермафродитных популяциях этого вида время от времени появляются самцы. Они копулируют с гермафродитами, что обеспечивает рекомбинацию генов. Партеногенез строго доказан только для некоторых почвенных видов нематод. Существует немало видов, у которых самцы не были найдены.

Процесс откладки яиц свободноживущими нематодами еще плохо изучен. Морские виды редко откладывают яйца кластерами (до 50 яиц в каждом). Наземные виды могут производить до нескольких сотен яиц, откладываемых в почве. Самка паразитической нематоды *Ascaris* может произвести несколько миллионов яиц, откладывая по 200 тыс. яиц в день. Раннее дробление нематод не относится ни к спиральному, ни к радиальному типу. Оно начинается как асимметричное, но вскоре расположение blastomerov становится билатеральным. Развитие детерминированное, с ранним определением судьбы будущих половых и соматических клеток. В эмбриональном развитии нематод имеет место **диминуция хромосом**. При этом blastomeres, предназначенные стать соматическими клетками (они обозначаются символами EMS, A и B), теряют часть генетического материала, который не понадобится следующим поколениям клеток. Только клетки зародышевой линии ( $P_2$ ) сохраняют полный геном.

Нематоды демонстрируют эрутелию. Клеточные деления (исключая клетки гонад) прекращаются незадолго до конца эмбрионального развития. Таким образом, число клеток взрослого животного постоянно и характерно для вида. Различные органы и ткани также содержат фиксированное число клеток, большинство из которых имеется уже ко времени вылупления молодых особей из яйца. Так, например, взрослая особь *Rhabditis* имеет 200 нервных клеток, 120 эпидермальных клеток и 172 клетки пищеварительного канала. Гермафродитные особи *Caenorhabditis elegans* всегда имеют 959 соматических ядер. Только клетки зародышевой линии продолжают делиться после наступления взрослого состояния и их число различно. Поскольку увеличения числа клеток во время постэмбрионального развития не происходит, рост нематод по большей части происходит за счет увеличения размеров клеток.

Жизненный цикл включает стадию яйца, четыре ювенильные стадии и стадию взрослой нематоды. Развитие прямое, и молодые особи имеют почти все органы уже в момент выхода из яйца, за исключением репродуктивной системы. Рост на протяжении четырех ювенильных и одной взрослой стадии сопровождается четырьмя линьками. У некоторых видов первые две из них могут происходить под оболочкой яйца до вылупления. Животное становится взрослым после четырех линек. Больше нематоды не линяют, но их рост может продолжаться и после четвертой линьки.

#### **Тип(класс) Kinorhyncha – Киноринхи**

Класс киноринхов объединяет приблизительно 150 описанных видов мелких морских многоклеточных животных, обитающих в поверхностном слое илистого грунта или в промежуточных пространствах между гранулами песка. Они были найдены от литоральной зоны до глубины нескольких сотен метров. Длина тела киноринхов обычно менее 1 мм. Короткое тело сплющено с брюшной стороны, как у гастротрих, но киноринхи не имеют

локомоторных ресничек и, несмотря на отсутствие парных конечностей, внешне напоминают интерстициальных веслоногих рачков *Naupacticoida*, с которыми их иногда путают. Отличительной чертой киноринхов является наличие метамерии в строении кутикулы, мускулатуры, эпидермальных желез и нервной системы. Тело разделено на 13 сегментов. Хобот обозначают как первый сегмент, шею как второй, остальные 11 составляют туловище, которое часто имеет трехгранную форму на поперечном срезе. Рот концевой и расположен, как и у других циклонейралий, на конце выдвигающегося ротового конуса. Ротовой конус киноринхов, в отличие от приапулид, не выворачивается, а выщивается. Рот окружен кольцом из девяти кутикулярных **ротовых стилетов**. Сам хобот несет до 90 кутикулярных скалид, организованных в семь концентрических кругов вокруг хобота. Хобот может полностью вворачиваться внутрь шейного отдела или внутрь первого туловищного сегмента. Название «*Kinorhyncha*» означает «подвижный хобот». Набор кутикулярных пластинок, или плацид, на втором или третьем сегменте тела образует замыкательный аппарат при полностью ввернутом интроверте.

Тонкий однослойный клеточный эпидермис подстилает и выделяет кутикулу. Эпидермис содержит расположенные метамерно слизистые железы, которые открываются через специальные отверстия в кутикуле и выделяют на ее поверхности слой слизи. Хитиновая кутикула обычно толстая, склеротизированная и подвергается линьке по мере роста животного. Кутикула каждого зонита разделена на две или три склеротизированные пластинки: спинной тергит и один или два брюшных стернита. Кутикула состоит из тонкой наружной эпикутикулы, средней склеротизированной интракутикулы и волокнистой прокутикулы. На четвертом зоните (часто только у самцов) могут присутствовать прикрепительные трубочки.

Мускулатура тела расположена под эпидермальной базальной пластинкой. Она состоит из метамерных пучков продольных, диагональных и дорсовентральных мышц, все они поперечно-полосатые, как у членистоногих. В теле кольцевые мышцы отсутствуют, но они есть в ротовом конусе. Мышцы стенки тела прикреплены к внутренней поверхности кутикулярных пластинок с помощью такого же соединительного комплекса, как у других циклонейралиевых. Тонкофиламенты тянутся через цитоплазму эпидермальных клеток от мускулатуры к кутикуле, к которой они присоединяются с помощью гемидесмосом. Передние края кутикулярных пластинок несут аподемы, как у членистоногих, и служат для прикрепления продольных мышц.

Редуцированный заполненный жидкостью гемоцель занимает пространство между стенкой тела и кишечной трубкой. Он содержит амебоциты, которые могут занимать большую часть объема гемоцеля. Функция амебоцитов неизвестна. Имеется два набора мышц-ретракторов, сходных по расположению и функции с таковыми приапулид. Они отходят от кутикулярных пластинок туловищных зонитов и пронизывают мозг. Сокращение этих мышц приводит к вворачиванию хобота. Его выворачивание происходит за счет сокращения мышц стенки тела, что приводит к повышению давления в гемоцеле. Киноринхи передвигаются в толще осадка путем попеременного выворачивания и вворачивания покрытого скалидами хобота. Тело животного продвигается вперед во время выворачивания хоботка и остается на месте при его вворачивании. При выворачивании хоботка скалиды разворачиваются и загибаются назад, чтобы толкать животное вперед. Когда хоботок полностью выворачивается, ротовой конус, несущий конечный рот с окружающими его ротовыми стилетами, вонзается в грунт.

Внутриэпидермальная нервная система состоит из трехкольцевого мозга и брюшного нервного тяжа. Мозг широкий, в виде воротничка, окружающего переднюю часть глотки, как и у других циклонейралий. Передний мозг иннервирует ротовой конус и скалиды хоботка. Восемь продольных нервов выходят из заднего мозга и иннервируют шею и туловище. Двойной брюшной нервной ствол тянется от мозга к заднему концу тела. В каждом зоните на нем располагаются парные ганглии, связанные комиссурами. Чувствительные органы — это разнообразные кутикулярные образования, в том числе скалиды и флоскули, содержащие

жгутиковые рецепторные клетки. Некоторые виды имеют на передней части тела своеобразные глазки, которые обладают чувствительностью к свету.

Киноринхи питаются диатомовыми водорослями, мелкими частицами органического детрита, или и тем и другим. Кишечный канал состоит из передней, средней и задней кишок. Передняя кишка выстлана кутикулой и состоит из ротовой полости, которая возможно выполняет функцию фильтра, сосущей глотки со стенками, состоящими из мезодермальных радиальных и кольцевых мышц, и короткого пищевода, который соединяется со средней кишкой. Средняя кишка выстлана всасывающим гастродермисом с микроворсинками. Снаружи она окружена кольцевыми и продольными мышцами. Средняя кишка ведет в короткую, выстланную кутикулой, заднюю кишку, которая открывается наружу через анус, расположенный на конце 13-го сегмента. Физиология пищеварения у киноринх пока не изучена.

Два протонефридия, каждый из которых состоит из трех двужгутиковых терминальных клеток, лежат в гемоцеле. Их протоки открываются в нефридиопоры, расположенные на боковой поверхности 11-го сегмента. Репродуктивная и выделительная системы независимы друг от друга, в отличие от приапулид и лорицифер. Киноринхи раздельнополы. Они имеют парные половые железы. Каждая половая железа связана с внешней средой через половой проток, открывающийся половой порой между 12-м и 13-м сегментом. У самок есть семяприемники, что дает возможность предполагать внутреннее оплодотворение. Совокупление киноринхов наблюдать пока не удалось. У представителей двух родов самцы имеют особые парные пениальные копулятивные шипы, служащие для переноса сперматофоров. Развитие киноринхов не изучено. Известно только, что оно прямое и молодые особи выходят из яиц, имея 11 сегментов. В остальном молодые особи похожи на взрослых. В процессе роста молодые особи периодически линяют, после достижения взрослого состояния линьки прекращаются.

Киноринхи имеют много черт сходства с членистоногими, но до недавнего времени все они рассматривались как результат конвергенции. Изучение нуклеотидных последовательностей предполагает родство между членистоногими и циклопеллиевыми в составе таксона Ecdysozoa. Членистоногие и киноринхи имеют сегментированное тело и линяющий хитиновый экзоскелет. Полость тела представляет собой гемоцель. У представителей обоих таксонов мышцы стенки тела поперечнополосатые. Продольные мышцы берут начало и заканчиваются на внутренних поверхностях кутикулярных пластинок у членистоногих и киноринхов, хотя в механизме прикрепления есть различия. Виды обоих таксонов имеют аподемы для улучшения механического крепления мышц, нервная система состоит из мозга, представляющего собой кольцо вокруг кишечного канала, брюшного нервного ствола с парными сегментными ганглиями, соединенными комиссурами.

#### **Тип(класс) Nematomorpha(=Gordiaceae) – Волосатики**

Небольшой таксон, объединяющий длинных и тонких червей, внешне напоминающих нематод. Обычно их называют «конский волос», «живой волос» или волосатики. Взрослые волосатики свободноживущие, они не питаются и способны жить короткое время. Большая часть жизненного цикла приходится на паразитических личинок. Около 320 из 325 видов волосатиков принадлежит к таксону Gordioida. Взрослые представители этого таксона встречаются в пресной воде и влажной почве во всех умеренных и тропических регионах мира. Их личинки паразитируют в наземных членистоногих, особенно в насекомых. Остальные виды (все они принадлежат роду *Nectonema*), составляющие таксон Nectonematoida, во взрослом состоянии встречаются в толще воды в прибрежных зонах морей. Личинки *Nectonema* паразитируют в морских ракообразных. Тело волосатиков цилиндрическое, нитевидное, тонкое (от 1 до 3 мм в диаметре) и длинное — от 5 до 10 см, но иногда достигают 1 м. Они не имеют отчетливой головы, а тело не разделено на отделы. Задний конец тела может быть закругленным или раздвоенным с двумя хвостовыми долями. Сходство этих червей с волосами столь велико, что в средние века люди были убеждены, что эти черви развиваются из конских волос, попавших в воду, тем более что волосатики часто

встречаются в водоемах, используемых для водопоя. Пелагическая *Nectonema* имеет спинные и брюшные плавательные щетинки.

Стенка тела волосатиков состоит из кутикулы, эпидермиса и мышечного слоя. Толстая, радужная, многослойная кутикула содержит коллагеновые волокна, расположенные в несколько слоев. Волокна соседних слоев огибают тело червя по спирали в противоположных направлениях. В процессе роста кутикула линяет. Ее поверхность обычно рельефная, с пересекающимися бороздками, часто одета слизистым чехлом, содержащим частицы детрита, диатомовые водоросли и бактерии. Хитин присутствует в кутикуле личинок, но его нет у взрослых форм. Эпидермис однослойный, без ресничек, состоит из эпителиальных клеток. У волосатиков эпидермис образует брюшной валик, разделяющий слой продольной мускулатуры и содержащий нервный ствол. У нектонемы в дополнение к брюшному есть и спинной эпидермальный валик. Базальная пластинка непрерывная с коллагеновым матриксом, окружающим слой мускулатуры. Эutelия не характерна для волосатиков.

Мускулатура представляет собой слой из косо исчерченных мышц, окруженных коллагеновым матриксом. Как и нематоды, волосатики не имеют кольцевых мышц. Связь между мышечными клетками и их двигательными нейронами не ясна, но таких иннервационных отростков, как у нематод и гастротрих, у волосатиков нет. Мышцы прикрепляются к кутикуле с помощью тонофиламентов и гемидесмосом, как у нематод и других циклонейралиевых. Взрослые особи волосатиков, особенно самцы, плавают, совершая волнообразные движения. Кутикула и продольные мышцы, выступая как механические антагонисты по отношению друг к другу, используют гемоцель мезенхимы в качестве гидростатического скелета. Необычные мышечные клетки содержат периферические длинные и толстые парамиозиновые волокна. Так же как в запирающих мышцах двустворчатых моллюсков, они играют важную роль в продолжительном мышечном сокращении. Взрослые животные плотно обвивают водную растительность на участках с быстрым течением, а также и друг друга, удерживаясь в таком положении длительное время. При совокуплении самец надолго обвивает задний конец самки плотными кольцами. Иногда волосатики образуют скопления, в которых они закручиваются вокруг друг друга, образуя нечто похожее на легендарный «гордиев узел».

Нервная система лежит в эпидермисе. Она состоит из кольцевого мозга, окружающего переднюю часть рудиментарной кишечной трубки и брюшного нервного ствола, лишенного ганглиев. Мозг не имеет характерного для других циклонейралиевых деления на три зоны. Брюшной нервный ствол глубоко погружен в гемоцель, но остается внутри эпидермального валика, т.е. отделен от гемоцеля базальной пластинкой. Выделительные органы отсутствуют, но рудиментарная средняя кишка может работать в качестве секреторной почки (в этом смысле она отдаленно напоминает мальпигиевы сосуды у насекомых). Специализированных органов для газообмена нет.

Полость тела представляет собой гемоцель, в различной степени заполненный мезенхимой и волокнистым коллагеновым матриксом, похожим на паренхиму крупных плоских червей. У *Nectonema* гемоцель более обширен, поперечная перегородка делит его на маленький передний и большой задний отделы. Пищеварительный канал рудиментарен, в нем выделяют глотку, среднюю кишку и клоаку, рот и анус, как правило, отсутствуют. Средняя кишка (кишечник) образована одним слоем клеток, несущих на апикальной поверхности микроворсинки, мускульная обкладка кишки не развита. Кишечник не играет роли в переваривании пищи, но он, по-видимому, опосредованно вовлечен в процесс пищеварения в качестве места хранения питательных веществ, поглощаемых через кутикулу, как у нематод-мермитид (которые также паразитируют в беспозвоночных в личиночной стадии). Волосатики — раздельнополые животные. Они имеют парные гонады в виде цилиндрических мешков, простирающихся на всю длину тела. Сперматозоиды необычного строения — палочковидные и не имеют жгутиков. У самцов и самок половые протоки открываются в выстланную кутикулой клоаку на заднем конце тела. Самец переносит



сперматофор в район клоаки самки или вставляет его прямо в клоаку. Иногда сперматозоиды сохраняются некоторое время в семяприемнике. Оплодотворение внутреннее и происходит в матке. Самки откладывают грозди яиц в воде или на корнях растений на отмели. Дробление полное, равномерное или слегка неравномерное, предположительно недетерминированное, приводит к образованию целобластулы. Гастрюляция просходит путем инвагинации. Жизненный цикл включает стадии яйца, личинки (часто инцистированной), паразитирующей личинки и свободноживущего взрослого животного. На стадии вылупления волосатик представляет собой крошечную личинку, которая похожа на взрослую особь цефалоринхов. Ее передний конец представляет собой выворачивающийся интроверт, вооруженный центральным колющим хоботком, используемым для проникновения внутрь хозяина. Интроверт выворачивается под действием гидростатического давления и втягивается с помощью мышц-ретракторов, а хоботок выдвигается (а не выворачивается). К числу хозяев волосатиков относятся представители не менее чем 20 семейств водных и наземных насекомых, в том числе жуки, прямокрылые, стрекозы, ручейники, клопы, бабочки и тараканы, многоножки, а также хелицеровые, улитки и пиявки. В простейших случаях в жизненном цикле присутствует один (окончательный) хозяин. Личинки волосатиков либо проникают через стенку тела хозяина, либо проглатываются на стадии свободноживущей личинки или цисты. В последнем случае личинка прободает стенку кишечника и локализуется в полости тела хозяина. Во многих случаях личинка инцистируется в высыхающем водоеме. Устойчивая к высыханию циста после схода воды проглатывается наземным членистоногим. Попадая в гемоцель хозяина, личинка линяет неопределенное число раз, принимая червеобразную форму, и достигает взрослого состояния. Питание паразитической личинки, вероятно, происходит путем поглощения питательных веществ из гемоцеля через стенку тела. Развитие ее в организме хозяина занимает несколько месяцев. За это время она приобретает морфологию взрослых животных и принимает облик длинного закрученного червя внутри относительно небольшого насекомого (длина тела которого намного меньше длины паразита). Черви, живущие в наземных членистоногих, заставляют хозяина мигрировать к воде, в это время они выходят из тела и попадают в воду. Неизвестно, как червь вызывает это миграционное поведение у хозяина: возможно с помощью специальных гормонов или высушиванием организма хозяина и стимулированием жажды. Черви, живущие в водных беспозвоночных, просто выходят наружу. Вышедшие из хозяина волосатики быстро достигают половой зрелости, спариваются и производят новых личинок во время короткой, свободноживущей водной фазы жизненного цикла. У большинства волосатиков развитие более сложное и включает двух хозяев: промежуточного и окончательного. Окончательным хозяином всегда является беспозвоночное животное, а промежуточным иногда бывают головастики или маленькая рыбка. Известны редкие примеры случайного заражения человека волосатиками. Червей извлекали из пищеварительного и урогенитального трактов. Личинки волосатиков иногда инфицируют лицевые ткани, вызывают нарывы в глазах. Личинки единственного представителя морских волосатиков *Nectonema* паразитируют в крабах, раках-отшельниках и креветках.

#### **Филогения Cycloneuralia**

В настоящее время *Cycloneuralia* (в значительной степени предварительно) рассматривается как монофилетический таксон. Филогенетические отношения внутри *Cycloneuralia* и их взаимоотношения с *Panarthropoda* в пределах *Ecdysozoa* пока остаются неясными.

Большинство зоологов согласны с тем, что *Kinorhyncha*, *Loricifera* и *Priapulida* образуют естественный таксон *Cephalorhyncha*. Это мнение подтверждено многочисленными морфологическими и молекулярными доказательствами. В то же время многие зоологи ставят под сомнение сестринские отношения между *Nematoda* и *Nematomorpha* и включение *Gastrotricha* в *Cycloneuralia*. В отличие от других *Cycloneuralia* гастротрихи имеют локомоторные реснички, не способны линять, обладают гермафродитной половой системой и не имеют хобота. Все это наводит на мысль, что гастротрихи не входят в *Cycloneuralia*.

Остающиеся пять таксонов составляют группу Introverta, которые в рамках гипотезы о единстве Cycloneuralia являются сестринским таксоном по отношению к Gastrotricha и характеризуются отсутствием локомоторных ресничек и способностью к линьке.

Если Ecdysozoa принимается как таксон, состоящий из Panarthropoda и Cycloneuralia как сестринских таксонов, то принадлежность Gastrotricha к Cycloneuralia становится сомнительной (в противном случае нам пришлось бы допустить, что гастротрихи потеряли способность к линьке и заново развили локомоторные реснички). Зоологи, которые признают единство Ecdysozoa, обычно отделяют Gastrotricha от остальных Cycloneuralia и полагают, что гастротрихи обособились от ствола экзувиальных еще до появления способности к линьке и до потери локомоторных ресничек.

Передний втягивающийся отдел тела — хобот — является определяющей апоморфией Introverta. Хобот имеется у нескольких видов каждого крупного таксона внутри Introverta (хотя среди нематод похожее образование имеется только у представителей одного рода *Kinonchulus*). Гипотеза о единстве Cycloneuralia требует допущения, что хобот был представлен у предков нематод, но затем был утерян почти всеми потомками за исключением *Kinonchulus* (такое предположение многие зоологи находят крайне маловероятным). В рамках этой гипотезы предполагается, что от имеющих хобот предков произошли два монофилетических таксона. Представители Nematoida (нематоды и волосатики) имеют коллагеновую кутикулу без микроворсинок, продольные эпидермальные валики, лишены кольцевых мышц и обладают удлинённой червеобразной формой тела. Представители сестринского таксона Cephalorhyncha (приапулиды, киноринхи и лорициферы) имеют хитиновую кутикулу, лишены эпидермальных валиков, имеют как кольцевые, так и продольные мышцы. В то время как монофилия Cephalorhyncha в целом принимается, монофилия Nematoida покоится на весьма шаткой основе и противоречит некоторым молекулярным и морфологическим данным. Волосатики отличаются от нематод необычной структурой мышц (парамиозин), дегенерацией кишечного канала, вторичной природой мозга и их уникальными сперматозоидами, не похожими на таковые у любых других животных. Нематоды имеют эпителиально-мышечную глотку и характерное радиально-симметричное расположение сенсилл головного конца. Оба этих признака отсутствуют у волосатиков. Почти все нематоды лишены хобота, вместо него имеется специализированная сосущая глотка, используемая для питания. Волосатики сохранили мезодермальную глотку предков, а у личинок имеется хобот. Три таксона цефалоринхов объединены многочисленными синапоморфами, включая хитиновую кутикулу и круги чувствительных и двигательных скалид на хоботе. Они имеют уникальные чувствительные флоскули, иннервируемые жгутиковыми сенсорными клетками. Два набора мышц-ретракторов тянутся от стенки тела к эпидермису ротовой области, проходя при этом через мозг (через посредство особых клеток-таницитов). Некоторые зоологи включают Nematomorpha в Cephalorhyncha. Родственные связи внутри Cephalorhyncha, однако, менее определенные. Иногда Kinorhyncha и Loricifera считаются сестринскими таксонами на основании наличия втягивающегося, но не выворачивающегося ротового конуса. Альтернативный вариант связывает между собой киноринхов и приапулид, он основан на том, что в обоих таксонах мускулатура глотки представлена мышечными, а не эпителиально-мышечными клетками. В настоящем учебнике принята первая точка зрения. Aschelminthes в течение десятков лет рассматривались как таксон (тип или надтип), в который было удобно включать таксоны первичноротых с неясным систематическим положением. Состав Aschelminthes менялся в течение многих лет, но в то или иное время в него входили коловратки, нематоды, волосатики, приапулиды, скребни, тихоходки, киноринхи, лорициферы и даже щетинкочелюстные. В настоящее время полагают, что этот таксон полифилетический и входящие в него группы должны быть помещены в какие-то другие таксоны. Tardigrada отнесены к Panarthropoda; Gnathostomulida, Rotifera и Acanthocephala образовали новый таксон Gnathifera; a Gastrotricha, Nematoda, Nematomorpha, Priapulida, Kinorhyncha и Loricifera составляют Cycloneuralia. Тем не менее проблема

Aschelminthes все еще не может считаться решенной в такой степени, чтобы это удовлетворяло всех исследователей.

### Вопросы самоконтроля

1. Какие признаки характерны для представителей Cycloneuralia?
2. На какие таксоны низшего ранга подразделяется таксон Cycloneuralia?
3. Основные характерные признаки представителей таксона Nematoda.
4. Паразитические виды Nematoda, их медицинское и ветеринарное значение.

## 17-ТЕМА: DEUTEROSTOMATA (ВТОРИЧНОРОТЫЕ), ТИП ECHINODERMATA (ИГЛОКОЖИЕ)

### План:

1. Характеристика вторичноротых
2. Общая характеристика иглокожих
3. Класс Asteroidea – Морские звезды
4. Класс Ophiuroidea - Змеехвостки
5. Класс Echinoidea – Морские ежи
6. Класс Holothuroidea – Морские огурцы
7. Класс Crinoidea - Морские лилии
8. Филогения Echinodermata

### Характеристика вторичноротых

Вторичноротые сестринский таксон первичноротых, включает кишечнодышащих и крыложаберных, морских звезд и родственные им группы (Echinodermata), а также асцидий, ланцетников и позвоночных (Chordata). Ланцетники и позвоночные являются сегментированными животными, но считается, что исходно тело вторичноротых разделено на три отдела. Это передняя предротовая лопасть — протосома, средний отдел, несущий рот, — мезосома и туловище, которое несет кишечник и гонады, — метасома. Каждый из этих отделов содержит пару целомов — протоцель, мезоцель и метацель соответственно. Целомический мезотелий дифференцируется в мускулатуру, которая в примитивном случае состоит из эпителиально-мышечных клеток. Целомы образуют трубчатые выросты (целомические дивертикулы), которые тянутся от одних отделов тела в другие, образуя специализированные мышцы, специализированную циркуляторную систему (подобно амбулакральной системе иглокожих) или другие системы органов. Примитивные вторичноротые, включающие полухордовых, имеют осевой **почечно-перикардальный** комплекс в протосоме. Почечно-перикардальный комплекс является метанефридиальной системой, состоящей из сердца, перикардальной полости, гломерулуса, протоцеля и пары метанефридиев. Зигота вторичноротых претерпевает радиальное дробление, мбриональный бластопор становится задним анусом, а рот формируется вторично на переднем конце (**deutero-stomia** = вторичноротые). Целомические полости у вторичноротых обычно возникают энтероцельно как наружные карманы первичной кишки, однако у полухордовых встречаются и другие способы формирования целома (например, шизоцельный).

Полухордовые проявляют все необходимые черты (аутапоморфии) Deuterostomia, а также имеют одну уникальную структуру — медиальный непарный дивертикул передней кишки, который выдается в протоцель (непарный у полухордовых) и поддерживает почечно-перикардальный комплекс. Этот дивертикул называется **стомохордом**. Сначала он рассматривался как рудиментарный нотохорд — структура, гомологичная хорде у Chordata, к которым относятся и позвоночные. В дополнение к стомохорду полухордовые имеют еще два признака, сближающие их с хордовыми. Первый — это наличие одной или несколько пар жаберных щелей (так называют отверстия в стенке глотки независимо от их

формы), которые проходят сквозь стенку тела и открываются наружу. Второй — это так называемый **воротничковый нервный тяж** (неврохорд) — короткий отрезок дорсального нервного тяжа, напоминающий дорсальную нервную трубку хордовых. Жаберные щели полухордовых, вероятно, гомоогичны таковым хордовых и могут рассматриваться как часть исходного плана строения вторичноротых животных. Что касается воротничкового нервного тяжа и стомохорда, то они выглядят уникальными апоморфиями самих полухордовых.

Hemichordata имеют две основные жизненные формы. Один вариант — это крупные червеобразные организмы — кишечнодышащие (Enteropneusta), одиночные организмы, населяющие мягкое морское дно на всех глубинах. Другой — это крыложаберные (Pterobranchia) — мшанкоподобные организмы, колонии которых растут на твердых морских субстратах и состоят из множества крошечных зооидов.

### **Общая характеристика иглокожих**

Иглокожие объединяют приблизительно 6 000 ныне живущих видов морских звезд, офиур, морских ежей, плоских морских ежей, голотурий и морских лилий, которые в большинстве своем являются обитателями морского дна. В состав этого типа входят также приблизительно 13 000 вымерших видов, которые процветали в морях, начиная с раннего кембрия (545 млн лет назад). Иглокожие хорошо сохраняются в ископаемом состоянии благодаря тому, что их внутренний скелет состоит из известковых склеритов. Они подвижно сочленены друг с другом, как, например, у морских звезд и офиур, или могут быть спаяны вместе, образуя жесткий скелет, как у морских ежей. Различные выросты наружного скелета в виде шипов или игл и дали название этой группе животных — иглокожие. Скелет иглокожих расположен в хорошо развитом соединительно-тканном слое, подстилающим покровы. Этот слой и сам по себе способен выполнять скелетные функции.

Дело в том, что в отличие от всех других животных иглокожие могут обратимо менять жесткость своих покровов и соединительной ткани. Они обладают уникальной соединительной тканью, способной изменять свою жесткость, — это так называемая **мутабельная соединительная ткань**. Крайние значения жесткости различаются как лед и вода. Когда морская звезда изгибается дугой над жертвой (например, моллюском), она придает жесткость своей соединительной ткани, и ее лучи становятся надежной опорой для амбулакральных ножек, которые прикрепляются к створкам моллюска. После окончания трапезы соединительная ткань размягчается, становится эластичной, морская звезда распрямляется и уползает. Морские ежи, изменяя жесткость соединительной ткани, могут фиксировать положение игл, которые используются для отражения хищников или для закрепления в расщелинах скал. В стрессовых условиях офиуры и голотурии спонтанно отторгают (аутомируют) лучи или выбрасывают внутренние органы с помощью местного размягчения соединительной ткани. В крайних случаях, когда некоторые голотурии извлекаются из воды на воздух, их тело полностью размягчается, растекается, и животное погибает.

Физиологический контроль изменчивой соединительной ткани и молекулярные механизмы изменения ее жесткости являются областью интенсивных исследований. Они имеют важное значение для медицины, в частности для лечения заболеваний соединительной ткани у человека, таких, как артриты. Хотя покровы иглокожих содержат мышцы, нервы и другие типы клеток, жесткость меняет именно внеклеточный матрикс соединительной ткани. В этом матриксе имеются окончания нервных клеток, причем, вероятно, существует два типа нервов: действие одних делает матрикс жестким, действие соединительной ткани. В этом матриксе имеются окончания нервных клеток, причем, вероятно, существует два типа нервов: действие одних делает матрикс жестким, действие других размягчает его. На жесткость матрикса влияет изменение концентрации  $\text{Ca}^{2+}$  и других катионов. В целом увеличение концентрации  $\text{Ca}^{2+}$  придает матриксу жесткость, а уменьшение — размягчает его. Это наводит на мысль, что  $\text{Ca}^{2+}$  может участвовать в образовании мостиков между макромолекулами в матриксе.

Иглокожие обладают **радиальной симметрией**, а именно — пятилучевой симметрией, потому что их тело может быть разделено на пять одинаковых частей, располагающихся вокруг центральной оси. Радиальная симметрия возникла у иглокожих вторично (как аутапоморфия). Иглокожие не родственны другим радиально-симметричным животным, например кишечнодышащим (Enteropneusta), иглокожие обладают тримерией целома, при этом некоторые целомические полости образовали сложные дивертикулы и приобрели уникальные функции. Наиболее заметной из которых является **водно-сосудистая система**, включающая трубчатые выросты стенки тела — амбулакральные ножки, используемые для передвижения, питания, газообмена и других задач. Кровеносная система играет небольшую роль, она не участвует в газообмене. Поэтому у иглокожих не распространено однонаправленное движение жидкости по кровеносной системе, характерное для большинства двусторонне-симметричных животных. У некоторых иглокожих есть орган (функционально интегрированное сердце, осевой канал и осевой кровяной сосуд), который гомологичен рено-перикарду («сердцупочке») полухордовых, но его роль в выделении сомнительна. Другие иглокожие совсем не имеют такого органа, и все иглокожие, по-видимому, обладают экскрецией на клеточном уровне.

Иглокожие, как правило, крупные животные. Они имеют несколько типов специализированных жабр в качестве дополнения к газообмену через поверхность тела. Амбулакральные ножки играют роль жабр у всех иглокожих, но в каждом таксоне развиваются собственные специализированные дыхательные органы. Большинство иглокожих раздельнополы и характеризуются внешним оплодотворением. Их планктотрофная личинка имеет обобщающее название «диплеврула». Она сходна по строению с личинкой кишечнодышащих — торнарией, за исключением того, что у диплеврулы отсутствует телотрох и глазки.

Развитие иглокожих, как у всех вторичноротых, включает радиальное дробление яйца, регулятивное развитие и энтероцельное происхождение целомических полостей. Бластопор становится анусом, а рот образуется как вторичная инвагинация эктодермы. Планктотрофная личинка — диплеврула — устроена неодинаково у животных разных таксонов иглокожих и имеет свое название, но она всегда обладает двусторонней симметрией в отличие от пятилучевой симметрии ювенильных и взрослых иглокожих. Происхождение симметрии взрослой особи может быть прослежено в метаморфозе личинки. Метаморфоз разных иглокожих существенно различается (иногда даже на уровне видов). Последующее обобщенное описание основано на метаморфозе личинки морской звезды (Asteroidea), оно является частично гипотетическим и может рассматриваться только как учебное пособие. Названия многих структур у личиночных и взрослых особей в этом описании могут показаться незнакомыми, но общая схема становится ясной исходя из текста и иллюстраций.

Метаморфоз иглокожих включает **поворот оси тела и торсион** (закручивание тела вокруг новой оси). Например, у личинки морской звезды развивающийся зачаток — молодая особь (так называемый **ювенильный зачаток**) — дифференцируется из двух источников ткани: массы эмбриональных резервных клеток и измененной ткани личинки. Ось тела дифференцирующегося зачатка поворачивается на 90 % по отношению к переднезадней оси личинки. С продолжением развития большинство целомических полостей личинки (парные протоцель, мезоцель и метацель) видоизменяются и врастают в ювенильный зачаток. Левый мезоцель и оба метацеля закручиваются вокруг новой оси тела, в то время как правый мезоцель дегенерирует. Кольцевой левый мезоцель и его отростки развиваются в водно-сосудистую систему (ВСС) и слившиеся метацели, окружая внутренности, входят в лучи в качестве перивисцерального целома. Ответвление левого метацеля изгибается вокруг оси тела, образуя генитальный кольцевой канал, связанный с половыми железами. Левый протоцель личинки, поровый канал и гидропор трансформируются в ювенильный каменистый канал и мадрепорит, который связывает водно-сосудистую систему с внешней

средой. Они также участвуют в создании осевого канала (осевого синуса), осевого кровеносного сосуда (осевой железы) и гипоневральных целомических полостей. Правый протоцель большей частью дегенерирует, но маленький остаток, так называемый мадрепоровый пузырек (дорсальный мешочек), образует сердце. Согласно терминологии, используемой специалистами по иглокожим, протоцель иногда называют аксоцелем, мезоцель — гидроцелем и метацель — соматоцелем.

Хотя детали метаморфоза отличаются у представителей различных таксонов, несомненно, что изменения в симметрии тела, происходящие во время развития, отражают аналогичный эволюционный процесс в далеком прошлом. Тогда возникает вопрос: «В каких условиях радиальная симметрия превосходит двустороннюю симметрию?» Обычно биологи отвечают так: «Когда представители того или иного таксона переходят к сидячему образу жизни и питанию взвесью из толщи воды». Действительно, стандартное объяснение пятичленной симметрии иглокожих заключается в том, что предок иглокожих (хотя он произошел от подвижных двусторонне-симметричных животных) был неподвижным организмом, питающимся взвесью. Палеонтология и биология в целом поддерживают эту интерпретацию. Сидячий образ жизни и питание взвесью — это примитивные черты иглокожих, которые сохранились до сих пор у морских лилий.

Следующий шаг в эволюционном развитии иглокожих — это вторичный переход к подвижному образу жизни. На сегодняшний день представители всех крупных таксонов иглокожих подвижны (по крайней мере, частично). Такой образ жизни благоприятствует развитию двусторонней симметрии. Тем не менее немногие подвижные иглокожие снова стали двустороннесимметричными животными. Такие примеры найдены среди сердцевидных морских ежей, плоских морских ежей и голотурий.

#### **Класс Asteroidea – Морские звезды**

Asteroidea объединяет 1500 ныне живущих видов морских звезд. Они подвижны, их тело имеет форму звезды, в нем можно выделить центральный **диск**, от которого отходят полые руки, или лучи. Морские звезды являются обычными морскими животными. Они медленно передвигаются по камням и раковинам или ползают по песчаному или илистому дну. Морские звезды распространены по всему миру и особенно обильны в прибрежных водах. Северо-восточная часть Тихого океана, например побережье Северной Америки от залива Пьюджет-Саунд (штат Вашингтон) до Алеутских островов, имеет богатую фауну морских звезд. Здесь обитает более 70 видов этих животных. Морские звезды окрашены в красный, оранжевый, голубой, пурпурный или зеленый цвета или демонстрируют различные комбинации этих оттенков.

#### **Форма тела**

Морские звезды в типичном случае являются пентамерными животными, и большинство видов имеет пять рук, или лучей, хотя так называемые «солнечные звезды» имеют от 7 до 40 и более рук. Диаметр большинства морских звезд от 12 до 24 см, однако у некоторых представителей — менее 2 см, а многолучевая звезда *Русноподия helianthoides* с северо-западного побережья Соединенных Штатов Америки и западного берега Канады может достигать в поперечнике почти 1 м.

Руки, или лучи, морских звезд, как правило, расширяются у основания и постепенно сливаются с центральным диском. У «звезд-подушек» — *Плинхастер* и *Гониастер*, каждая рука имеет форму равнобедренного треугольника, у *Кулцита* руки настолько короткие, что диск представляет собой пятиугольник, а у крошечных глубоководных «морских маргариток» (*Хилоплах*) лишенное рук тело выглядит как округлый диск.

Рот располагается на **оральной стороне** диска и обращен к субстрату. Широкая борозда, или **амбулак** (амбулакральный желоб), тянется радиально от рта вдоль каждого луча. Каждый амбулак содержит два или четыре ряда маленьких трубчатых выростов, называемых **амбулакральными ножками**. Края амбулакров защищены подвижными иглами, которые могут плотно их покрывать (от лат. *ambulacrum* — укрытая тропинка).

Тонкий кончик каждой руки завершается одной или более маленькими щупальцевидными **сенсорными амбулакральными ножками** и красным **глазным пятном**.

Верхняя, **аборальная, сторона** несет неприметное анальное отверстие (у некоторых звезд его нет) в центре диска и большую, напоминающую пуговицу **мадрепоровую пластинку**, расположенную между основаниями двух рук. Вся поверхность тела может быть гладкой или покрытой иглами, бугорками или гребнями. У некоторых видов руки и диск окаймлены широкими **краевыми пластинками**.

#### **Стенка тела и скелет**

Стенка тела состоит из тонкой кутикулы, однослойного эпидермиса, толстой соединительно-тканной дермы, целомического эпителия из миоэпителиальных клеток, которые формируют мускулатуру, и перитонеума. Ресничные клетки эпидермиса и перитонеума в типичном случае представляют собой моноцилиарные воротничковые клетки. Эпидермис также включает безжгутиковые клетки, клетки, секретирующие слизь, и сенсорные клетки. Детрит, оседающий на тело, улавливается и связывается слизью и отбрасывается эпидермальными ресничками. Сенсорные и нервные клетки образуют внутриэпидермальную сеть, которая является частью **эктоневральной системы**. Дерма вмещает скелетные элементы — склериты, описанные далее, и различные соединительно-тканые клетки, включая склероциты, которые продуцируют скелетные элементы. В состав целомической выстилки входит нервная сеть, представленная главным образом моторными нейронами. Эта сеть представляет собой часть **гипоневральной системы**, она иннервирует мышцы и соединительную ткань.

Эндоскелет иглокожих расположен в дерме, подобно чешуе рыб, и покрыт эпидермисом. Он включает два компонента: коллагеновую соединительную ткань и известковые тельца — склериты. Наличие склеритов в дерме повышает жесткость дермы и обеспечивает прикрепление мышц, однако коллагеновая соединительная ткань также выполняет важную опорную функцию.

Некоторые морские звезды имеют специализированные сложные членистые склериты, называемые паксиллами и педицелляриями. **Паксиллы** покрывают аборальную поверхность многих морских звезд, таких, как *Luidia*, *Astropecten* и *Goniaster*, которые зарываются в осадок. Каждая паксилла напоминает миниатюрный грибок с ножкой, прикрепленной к поверхности животного, и зонтиковидным куполом, развернутым сверху. По периметру зонтик паксиллы несет крохотные подвижные иголки. Зонтики соседних паксилл примыкают один к другому и совместно образуют «вторую кожу» поверх обычной стенки тела. Заполненное водой пространство между этой, второй, кожей и самим телом защищено от проникновения осадка и в нем помещаются тонкие нежные жабры. Это разветвленное пространство вентилируется эпидермальными ресничками.

**Педицеллярии** представляют собой подвижные сложные склериты, функционирующие как щипцы. Они располагаются на поверхности тела таких морских звезд, как *Asterias*, *Psynopodia* и *Pisaster*, и используются главным образом для того, чтобы защищать аборальную поверхность от оседающих на него личинок и других маленьких животных. Такие педицеллярии обычно состоят из короткого, толстого стебелька, увенчанного обычно двумя, иногда тремя небольшими подвижными склеритами, имеющими форму хватательных челюстей. Педицеллярии могут быть рассеяны по всей аборальной поверхности или же локализованы на поверхности игл, обычно формируя венчик вокруг основания каждой иглы. Лишенные стебелька сидячие педицеллярии с двумя челюстями у каждой имеются у нескольких видов (Valvatida).

#### **Водно-сосудистая система (ВСС) (= амбулакральная система)**

Водно-сосудистая система морских звезд, как и у всех иглокожих, состоит из гидравлических локомоторных трубчатых ножек и пентамерно расположенных внутренних целомических каналов. К внутренним каналам относится околоротовой **кольцевой канал**, от которого в каждую руку протягивается **радиальный канал**. От радиального канала перпендикулярно к нему отходят **латеральные каналы**, каждый из которых оканчивается

луковицеобразной **ампулой**, амбулакральной ножкой и иногда присоской. **Каменистый канал** поднимается от кольцевого канала к аборальной стороне и открывается в маленькую камеру — **мадрепоровую ампулу**, которая соединяется с **мадрепоровой пластинкой**, специализированным пористым склеритом, расположенным на поверхности диска. Поры мадрепоровой пластинки открываются в окружающую морскую воду. Часто яркоокрашенная и бросающаяся в глаза мадрепоровая пластинка неравномерно покрыта бороздками и напоминает одиночный каменистый (мадрепоровый) коралл. Вся ВСС выстлана жгутиковым миеоэпителием и таким образом она является и мышечной, и ресничной. Мышцы лучше всего развиты в ампулах и амбулакральных ножках, а вызываемые ресничками токи воды во внутренних каналах выполняют транспортную функцию. ВСС хорошо развита у морских звезд и служит для локомоции, временного прикрепления к субстрату, ловли добычи и для газообмена.

### Локомоция

Во время движения каждая амбулакральная ножка выполняет шаговое действие. Амбулакральная ножка отклоняется вперед, охватывает субстрат и затем движется обратно. На определенном участке руки большинство амбулакральных ножек выполняет единый шаг, и животное движется вперед. Действие амбулакральных ножек хорошо скоординировано. Во время продвижения одна или две руки являются ведущими и амбулакральные ножки всех рук движутся в определяемом ведущими руками направлении, однако не все они движутся в унисон. Объединенное действие присосок амбулакральных ножек обеспечивает мощное прикрепительное усилие и дает возможность морской звезде вертикально взбираться по камням или подниматься вверх по стенке аквариума. Как правило, морские звезды движутся медленно и подолгу остаются на одном месте.

### Газообмен

Иглокожие — это, как правило, большие животные. Анаэробный обмен у них развит слабо, и они чувствительны к наличию кислорода. Для интенсификации газообмена все они обладают жабрами. Жабры представляют собой полые, тонкие выросты (или выпячивания) стенки тела, которые вентилируются морской водой снаружи и целомической жидкостью изнутри. Целомическая жидкость (а не кровь) является главным транспортным средством для газов. В типичном случае каждая большая целомическая полость имеет свои собственные, отдельные, специализированные жабры. Амбулакральные ножки являются жабрами для ВСС всех иглокожих, включая морских звезд.

У морских звезд специализированные жабры, связанные с перивисцеральным целомом, называются **папулами** и располагаются на аборальной поверхности мясистых рук. Папула напоминает амбулакральную ножку, но она лишена присоски и является прямым отростком перивисцерального целома, а не ВСС. Иногда папулы разветвлены, а у видов с паксиллами они располагаются в заполненном водой жаберном пространстве под «второй кожей». Папулы поставляют кислород к перивисцеральному целому, вентилируя кишечник, гонады и мышцы диска и рук.

### Нервная система

ЦНС пентамерных иглокожих состоит из циркуморального нервного кольца и пяти **радиальных нервов**, которые берут начало от нервного кольца и тянутся вдоль амбулакров. Периферическая нервная система включает две внутриэпителиальные сети, сенсорную эктоневральную систему в эпидермисе и моторную гипоневральную систему в целомической выстилке. Две сети связываются нейронами, которые пронизывают дерму. Нервная система лишена ганглиев и нейроглии.

В состав нервного кольца и радиальных нервов также входят эктоневральный (сенсорный) и гипоневральный (моторный) компоненты. Эктоневральное кольцо и эктоневральные радиальные нервы располагаются в эпидермисе, тогда как гипоневральное кольцо и гипоневральные радиальные нервы находятся в выстилке целома — в стенке гипоневрального целомического кольца и радиальных целомических каналов. Моторный компонент радиального нерва иннервирует ампулы, амбулакральные ножки и мышцы стенки



тела, в то время как сенсорная часть воспринимает информацию, поступающую от чувствительных клеток и органов чувств.

Экспериментальные исследования свидетельствуют о том, что для скоординированного движения амбулакральных ножек требуются неповрежденные радиальные нервы и нервное кольцо. Эти структуры обеспечивают начало шагового движения амбулакральной ножки и контролируют направление такого движения. Каждая рука имеет моторный центр, вероятно, в месте соединения радиального нерва и нервного кольца. Нервный центр ведущей руки приобретает временное преобладание над нервными центрами других рук. У большинства морских звезд, включая *Asterias*, каждая рука может действовать как преобладающая, и такое доминирование определяется реакцией на внешние раздражители. Есть несколько видов, у которых одна рука доминирует постоянно. Из всех реакций на внешние раздражители контакт амбулакральных ножек с субстратом наиболее важен. Потеря такого контакта вызывает реакцию возвращения в нормальное положение.

Органы чувств морских звезд представлены глазными пятнами и щупальцевидными сенсорными амбулакральными ножками; и те и другие располагаются на кончиках рук. Глазное пятно содержит множество (от 80 до 200) простых пигментированных глазков. Большинство морских звезд обладает положительным фототаксисом, хотя его интенсивность варьирует у разных видов. Отдельные сенсорные клетки широко разбросаны на всем протяжении эпидермиса и, вероятно, функционируют как рецепторы световых, тактильных и химических раздражителей. Такие клетки преобладают в присосках амбулакральных ножек и вдоль краев амбулакрального желоба, где насчитывается около 70000 чувствительных клеток на 1 мм<sup>2</sup>.

### Пищеварительная система

Пищеварительная система пентамерных морских звезд занимает большую часть пространства внутри диска и рук. Рот располагается в центре округлой жесткой **перистомиальной перепонки**, мускулистой и снабженной сфинктером. Он открывается в короткий пищевод, который ведет в обширный желудок, занимающий большую часть диска. Горизонтальной перетяжкой желудок разделен на обширный оральный **кардиальный желудок** и меньший, уплощенный аборальный **пилорический желудок**. Стенки железистого кардиального желудка пронизаны мешочками и связаны с амбулакральными склеритами каждой руки парой треугольных мезентериев, называемых желудочными лигаментами. В меньший, аборальный пилорический желудок, часто пятилучевой формы, впадают протоки от пары пилорических слепых отростков каждой руки. **Пилорические отростки** представляют собой вытянутые, полые, разветвленные выросты пилорического желудка. Каждый отросток подвешивается парой дорсальных мезентериев в перивисцеральном целоме руки. От пилорического желудка отходит короткий, трубчатый кишечник и соединяется с прямой кишкой, которая открывается в центре аборального диска очень маленьким анальным отверстием. Прямая кишка обычно несет несколько мелких или крупных карманов, называемых **ректальными отростками**. Весь пищеварительный тракт выстлан мерцательным гастродермисом, и реснички протоков пилорических отростков создают одновременно входящий и исходящий потоки. Железистые клетки встречаются на протяжении всего пищеварительного тракта, но особенно обильны в кардиальном желудке и пилорических отростках.

Многие морские звезды переваривают пищу за пределами тела — за счет выворачивания наружу кардиального желудка. Сокращение мышц стенки тела повышает внутрицеломическое давление и заставляет кардиальный желудок со всеми его складками выворачиваться наружу через ротовое отверстие. Вывернутый желудок, поддерживаемый желудочными лигаментами, выделяет пищеварительные ферменты и переваривает добычу. Частично переваренная добыча может продвигаться в желудок за счет втягивания, или же густой бульон, в который превращается добыча, может поступать внутрь по ресничным желобкам желудка. Когда поглощение пищи завершается, желудочные мышцы сокращаются, втягивая желудок обратно. Примитивные морские звезды (например, *Astropecten u Luidia*),

которые не могут выворачивать свои желудки, проглатывают добычу (мелких моллюсков) целиком и переваривают их внутри тела в желудке. Раковины и другой неподдающийся перевариванию материал затем выбрасывается через рот.

Пищеварение у морских звезд главным образом внеклеточное. Пищеварительные ферменты продуцируются желудком и пилорическими отростками. Продукты частичного внеклеточного пищеварения в желудке поступают в пилорические отростки, где завершается пищеварение и осуществляется всасывание. Абсорбция также имеет место в ректальных отростках. Питательные вещества могут откладываться в клетках пилорических отростков или выделяться в целом или кровеносную систему для дальнейшего распределения. Непереваренные остатки из желудка или пилорических отростков поступают в прямую кишку, где формируются каловые массы, которые затем выбрасываются через анальное отверстие.

### Питание

Большинство морских звезд питается падалью или представляет собой хищников, охотящихся на различных животных, особенно улиток, двусторчатых моллюсков, ракообразных, полихет, других иглокожих и даже рыб. Для некоторых характерен ограниченный рацион, тогда как другим свойствен широкий ряд захватываемых жертв, однако и они высказывают предпочтения, зависящие от пригодности пищи. Например, чилийская морская звезда *Mezenaster* потребляет 40 видов иглокожих и моллюсков. Большинство морских звезд обнаруживает добычу и определяет ее местонахождение благодаря веществам, которые жертва выделяет в воду, и многие виды, на которых охотятся морские звезды, развили в ходе эволюции ответные реакции избегания медленно движущихся морских звезд. Некоторые морские звезды, обитающие на мягком дне, включая виды родов *Luidia* и *Astropecten*, способны найти зарывшуюся жертву и затем раскопать субстрат, чтобы добраться до нее. *Stylasterias forreri* и *Astrometis sertulifera* из западного побережья Соединенных Штатов Америки, а также *Leptasterias tenera* — с восточного побережья — хватают небольших рыб, амфипод и крабов педицелляриями, когда жертва останавливается напротив аборальной поверхности морской звезды.

### Внутренний транспорт

Внутренний транспорт газов и питательных веществ у морских звезд, как и у других иглокожих, обеспечивается главным образом за счет целомической циркуляции. Кровеносная система, свойственная иглокожим, у морских звезд находится в рудиментарном состоянии, но несмотря на это, она может играть роль в транспорте питательных веществ. Обе системы подчиняются радиальной симметрии тела иглокожих. Это обозначает, что в обеих системах от кольца или общей полости в диске отходят радиальные ответвления в руки. Насосы для обеих систем (сердце для кровеносной системы и каменистый канал для ВСС) очевидно располагаются в диске. Радиальные ветви обеих систем оканчиваются слепо в кончиках рук. Как же целомическая жидкость и кровь возвращаются в диск?

В целомической системе реснички создают двунаправленный поток в каждом из каналов, таким образом каждый одновременно является и «артерией», и «веней». Движение крови происходит за счет сокращения мускулатуры, но детали этого процесса у морских звезд изучены недостаточно. Исследование кровообращения у голотурий демонстрирует, что ток крови по сосудам периодически усиливается и ослабевает.

### Экскреция

Сердце морских звезд, аксиальный канал и осевой кровеносный сосуд аналогичны сердцу, хоботковому целому и гломерулюсу (рено-перикарду) полухордовых. Несмотря на то что единственным возможным местом выхода мочи является мадрепоровая пластинка, подтвержденных данных о том, что через ее поры выделяется наружу жидкость, не существует; скорее, верно обратное, как обсуждалось в описании водно-сосудистой системы. Таким образом, играет ли реноперикард какую-либо роль в выделении продуктов обмена, если это вообще имеет место, у иглокожих достоверно не известно. Возможно, единственная роль кровеносной системы — транспорт питательных веществ, как указано ранее. Это один

из многих вопросов функциональной морфологии иглокожих, требующих дальнейших исследований.

Морские звезды и другие иглокожие выделяют азот главным образом в форме аммиака, который диффундирует сквозь тонкие участки стенки тела, такие, как амбулакральные ножки и папулы. Другие азотсодержащие соединения (ураты), так же как и частицы других экскретов, могут захватываться и складываться целомерами. Нагруженные продуктами обмена клетки мигрируют к тонким кончикам папул и, возможно, к амбулакральным ножкам. Кончик папулы затем сжимается и выдавливает пачку целомеров наружу.

### **Регенерация и клональное воспроизведение**

Поврежденные морские звезды регенерируют очень легко, достраивая утерянные руки и поврежденные части диска. Виды рода *Asterias* могут отбрасывать руку при повреждении. В опытах на *Asterias vulgaris* показано, что регенерация всей звезды целиком может иметь место, если имеется одна рука и одна пятая часть центрального диска. Если же фрагмент диска включает мадрепоровую пластинку, то регенерация будет успешной даже при наличии менее пятой части диска. Как только диск и кишечник восстанавливаются, животное способно возобновить питание еще до полной регенерации кишечника и руки. Завершение регенерации осуществляется медленно и иногда требует целого года для полного завершения.

Для некоторых морских звезд репродукция за счет деления на части является нормальной формой бесполого размножения. При этом в плоскости деления происходит размягчение соединительной ткани. Наиболее обычной формой деления является деление звезды пополам. Каждая половина затем регенерирует недостающие части диска и рук, хотя часто по ходу процесса появляются лишние руки. Виды рода морских звезд *Linckia* обычного в Тихом океане и других районах Мирового океана уникальны по своей способности отбрасывать руки целиком. Каждая отделенная рука может регенерировать новое тело. Некоторые виды морских звезд размножаются клонально на личиночной стадии. Они развивают на личиночных руках почки (см. подразд. «Развитие»), которые дифференцируются в новых личинок.

### **Половое воспроизведение**

За несколькими исключениями морские звезды являются раздельнополыми. Десять гонад, по две в каждой руке, напоминают пучки или виноградные грозди. У неразмножающихся особей гонады сморщены и занимают основания рук. Однако гонады половозрелых экземпляров заполняют руки почти полностью. Каждая гонада высвобождает гаметы через свой гонопор, обычно расположенный между основаниями рук, хотя гонопоры некоторых морских звезд открываются последовательно вдоль рук или на оральной поверхности. Существует несколько гермафродитных видов. К таким видам принадлежит, например, обычная европейская морская звезда *Asterina gibbosa*, являющаяся протандрическим гермафродитом.

Большинство морских звезд выводит яйца и сперму в морскую воду, где и осуществляется оплодотворение. Обычно они размножаются один раз в году и единственная женская особь может выметать 2,5 млн яйцеклеток. У большинства морских звезд выметанные яйцеклетки и последующие стадии развития планктонные. Некоторые морские звезды, особенно виды, обитающие в холодных водах, вынашивают крупные, богатые желтком яйца под аркообразно выгнутым телом, в аборальных карманах диска, в корзинках для вынашивания, сформированных иглами между основаниями рук, под паксиллами или даже в кардиальном желудке. У всех видов, вынашивающих яйца, развитие прямое. *Asterina gibbosa* не относится к вынашивающим яйца видам, хотя она прикрепляет свои яйца к камням и другим объектам, что тоже не является обычным для этой группы животных.

### **Развитие**

Ранние стадии развития соответствуют общим закономерностям, описанным во вступлении к главе. Эмбрионы морских звезд в большинстве случаев вылупляются из яиц и

начинают плавать на стадии бластулы. Целом возникает из конечной части развивающейся первичной кишки как два латеральных мешочка, которые протягиваются назад по направлению к бластопору (= анусу). Маленький трубчатый отросток левого целома (протоцель + мезоцель = аксогидроцель) открывается на дорсальной поверхности как **гидропор**, представляющий собой личиночный нефридиопор. К моменту формирования целомических полостей и кишечника личинки реснички в покровах концентрируются в пределах ресничного шнура. Он представляет собой изогнутую полоску, которая идет по поверхности личинки, а позднее поднимается на выросты, называемые личиночными руками. В конце концов передняя вентральная часть ресничного шнура отделяется от остальной части и формирует отдельную **преоральную петлю**. На этом этапе билатерально-симметричная, питающаяся взвешенной в толще воды пищей личинка называется **бипиннарией**. Ресничные шнуры служат одновременно и для локомоции, и для питания, а личиночные руки увеличивают их площадь. Фитопланктон и другие крошечные пищевые частички собираются и отбрасываются в сторону, противоположную биению ресничек, а затем транспортируются ко рту.

Бипиннария становится **брахиолярией** с появлением трех дополнительных рук на переднем конце. Эти короткие руки, вентральные по своему расположению, несут на концах клейкие клетки. Между основаниями рук расположен железистый клейкий диск, или присоска. Три руки и клейкий диск используются для прикрепления при оседании на дно. Как правило, именно брахиолярия представляет собой личиночную стадию, которая опускается на дно и претерпевает метаморфоз, однако у некоторых морских звезд, таких, как *Luidia* и *Astropecten*, оседание происходит на стадии бипиннарии.

#### **Класс Ophiuroidea - Змеехвостки**

Известно 2000 видов офиур. Их русское название — змеехвостки. Некоторые офиуры обладают разветвленными руками. Как наиболее многообразная группа иглокожих офиуры приспособлены к широкому кругу сред обитания, но в основном ведут скрытый образ жизни. Офиуры являются обычными представителями многих бентосных морских сред сообществ. Наряду с морскими лилиями (Crinoidea), офиуры — это наиболее изящные и грациозные иглокожие. Некоторые виды офиур покрыты цветными иглами, напоминающими игольчатые кристаллы, и выглядят так, словно сделаны из граненого стекла.

Способность офиур жить на, под и между камнями, раковинами и живыми организмами, так же как и в осадках, несомненно, способствует их высокому видовому многообразию. В благоприятных условиях офиуры, такие, как европейский *Ophiothrix fragilis*, могут достигать плотности более чем 2000 особей на 1 м<sup>2</sup>. Единственные симбиотические иглокожие — это тоже офиуры, некоторые виды которых представляют собой комменсалов губок, кораллов, морских лилий и плоских морских ежей (в США таких ежей называют «песчаными долларами»).

#### **Форма**

Офиуры, как и морские звезды, в большинстве своем являются пятилучевыми формами, но их тонкие членистые руки отчетливо противопоставляются центральному диску, который может быть круглым или пятиугольным. Иногда, особенно у обитателей норок, руки исключительно длинные и тонкие. Хотя многие офиуры малы, длина рук некоторых видов равна таковой у крупных морских звезд. Их маленький диск и тонкие руки заставляют менее массивных офиур выглядеть маленькими, несмотря на их длинные руки. Диск большинства видов варьирует в диаметре от 1 до 3 см, однако у некоторых офиур из холодных вод диаметр диска составляет 12 см при длине рук в 1 м. У ряда крупных форм руки не только длинные, но еще и разветвленные. Руки офиур лишены амбулакрального желоба, а лишённые присосок амбулакральные ножки редко используются для локомоции.

#### **Стенка тела и скелет**

Эпидермис офиур отличается от такового у морских звезд тем, что он лишен ресничек, исключая отдельные участки. У некоторых видов, таких, как *Ophiocoma wendti* с островов Вест-Индии, имеются эпидермальные хроматофоры, которые дают животному

возможность изменять окраску и структуру тела. Как и у других иглокожих, дерма продуцирует и содержит склериты, но педицеллярии отсутствуют. Склериты могут иметь форму щитков. Другие склериты представлены иглами, позвонками, бугорками и маленькими чешуйками.

### Руки

Руки офиур состоят из серии члеников или суставов. Каждый сустав образован периферическим кольцом из четырех щитков: по латеральному **щитку** на каждой стороне, **аборальный щиток** сверху и **оральный щиток** снизу. Изнутри каждый членик поддерживается большим склеритом, который называют **позвонком**. Нередко оральный и аборальный щитки редуцированы вследствие разрастания расширенных латеральных щитков, которые даже могут встречаться на оральной и аборальной поверхностях. Каждый латеральный щиток обычно несет от 2 до 15 больших **ручных игл**, организованных в вертикальный ряд. Эти иглы значительно варьируют в размерах и форме у различных видов.

Руки офиур лишены амбулакрального желоба, поскольку первоначальный желоб, так же как радиальный нерв, радиальный канал и амбулакральные склериты, формирующие крышу желоба, погружен вовнутрь. Внутренние амбулакральные склериты видоизменены и увеличены, они формируют позвонки. Отгороженный остаток амбулакрального желоба становится эпиневральным каналом, который, как и ранее, лежит орально по отношению к радиальному нерву. Радиальный канал ВСС расположен между радиальным нервом и позвонком. Щупальцевидные амбулакральные ножки (обычно одна пара на сегмент) поднимаются между оральным и латеральным щитками. У некоторых видов тонкая **щупальцевая чешуйка** ассоциирована с каждой амбулакральной ножкой. Подвижно соединенные иглы, такие, как педицеллярии, у офиур отсутствуют.

Позвонки каждой руки составляют единый ряд от одного конца руки к другому и занимают почти все внутреннее пространство руки. Соприкасающиеся поверхности каждого позвонка несут утолщения и углубления, которые соединяются с соответствующими поверхностями на соседних позвонках, а также впадины для вставки широких **межпозвонковых мышц**, которые двигают руку. Сокращение этих мышц, расположенных латерально, приводит к изгибанию руки из стороны в сторону; мышцы, которые сцепляют соседние позвонки аборально и орально, изгибают руку вверх и вниз. У офиур с разветвленными руками они могут сгибаться и закручиваться в любом направлении.

### Диск

В центре оральной поверхности диска находится комплекс оральных щитков, которые обрамляют рот и формируют пять интеррадиальных **челюстей**, несущих зубы или папиллы. У большинства офиур один оральный щиток видоизменен и образует мадрепоровую пластинку. Оральное расположение мадрепоровой пластинки у офиур контрастирует с аборальным положением мадрепоровой пластинки у морских звезд. Аборальный диск обычно покрыт щитками, напоминающими рыбью чешую, или маленькими иглами, или и тем, и другим. На аборальной стороне по бокам от основания каждой руки, как парные эполеты, располагаются два **радиальных щитка**. Мышцы, прикрепленные к радиальным щиткам и другим частям скелета, позволяют гибкому диску осуществлять накачивающие вентиляционные движения.

### Нервная система

Нервная система состоит из циркуморального нервного кольца и радиальных нервов, как и у морских звезд, однако сенсорные компоненты кольца и эктоневрального ствола каждого радиального нерва располагаются внутри эпидермальной выстилки эпиневрального канала, как это описано ранее. Специальные органы чувств отсутствуют, и отдельные чувствительные клетки составляют сенсорную систему. Большинство офиур характеризуется отрицательным фототаксисом. Они обладают развитым обонянием и способны обнаруживать пищу без непосредственного контакта с ней.

### Локомоция

Офиуroidей представляют собой наиболее проворных иглокожих. В процессе движения диск поддерживается над субстратом, в то время как одна или две руки протягиваются вперед, а одна или две — тянутся позади. Гребные движения двух оставшихся латеральных рук продвигают тело вперед скачками или толчками. Иглы рук обеспечивают сцепление с субстратом. Офиуры не имеют какой-либо доминирующей руки и способны двигаться в любом направлении. Когда животное взбирается на камни или движется среди прикрепленных организмов, гибкие руки часто обвиваются вокруг объектов. Хотя большинство офиур использует для движения руки, некоторые, например *Ophionereis annulata* с западного побережья США, ползают по поверхности на своих амбулакральных ножках.

Роющий образ жизни характерен преимущественно для представителей семейства Amphiuridae (включающее *Amphiura*, *Amphiodia* и *Microphiopholis*). Используя свои амбулакральные ножки и волнообразные движения рук, животное выкапывает выстланную слизью норку с трубчатыми каналами, ведущими к поверхности ила или песка. Животное никогда не покидает норку (если его оттуда не вытащить), но две или три руки высовываются в воду, обеспечивая питание и газообмен. Волнообразные движения рук осуществляют вентиляцию в норке.

### Воспроизведение

Многие офиуры способны произвольно отбрасывать одну или несколько рук, часть руки или аборальную поверхность диска, когда ее хватает хищник или коллекционер. Утраченная часть затем регенерирует. Из-за рук с готовностью ломающихся этим животным и было дано название «*brittle stars*» — ломкие звезды. Руки отламываются, однако не потому, что они исходно непрочные, а в результате местного размягчения изменчивой соединительной ткани, особенно коллагеновых межпозвонковых лигаментов. Некоторые офиуры (это исключительно шестирукие виды рода *Ophiactis*) воспроизводятся клонально за счет расщепления диска на два куска, по три руки в каждом. Каждый фрагмент затем регенерирует потерянную половину, однако может начинать питаться задолго до того, как потерянные руки полностью регенерируют. Интересно, что, по крайней мере, два вида офиур имеют личинок, которые могут воспроизводиться клонально. Личинка отбрасывает личиночную руку, которая затем регенерирует все оставшееся личиночное тело.

Большинство офиур являются раздельнополыми. Гонады представляют собой небольшие мешочки, прикрепленные к той стороне целома, где располагаются бурсы, около бурсальных щелей. На одну бурсу может приходиться одна, две или несколько гонад, прикрепляющихся в различных местах. Гермафродитные виды не редки. Некоторые из них одновременно несут самостоятельные семенники и яичники, тогда как другие являются протандрическими. Когда гонады созревают, половые клетки выходят в бурсы, возможно путем разрыва бурсальной стенки, и половые клетки выносятся из тела потоком воды. У многих видов оплодотворение и развитие происходят в море, но вполне обычно и вынашивание эмбрионов. Бурсы, как правило, используются как камеры для вынашивания эмбрионов, как, например, у обычного *Axiognathus squamata* (*Amphiopholis squamata*), однако самки некоторых живородящих видов вынашивают яйца в яичнике или в целоме. Развитие происходит в материнском теле до формирования ювенильных стадий, после чего молодые особи выползают из бурсальных щелей. У вынашивающих видов в каждой бурсе развивается небольшое число особей.

### Развитие и метаморфоз

У невынашивающих (яйцекладущих) офиур раннее развитие схоже с таковым у морских звезд. Планктотрофная личинка многих видов, называемая **офиоплутеус**, имеет четыре пары удлинённых рук, несущих ресничные полоски и поддерживаемых изнутри известковыми стержнями. Личинки характерной V-образной формы плавают направленными вперед кончиками своих рук. Метаморфоз сходен с таковым у морских звезд. Прикрепленная стадия отсутствует, и метаморфоз идет в то время, пока личинка плавает в толще воды. Крошечные офиуры опускаются на дно и переходят к образу жизни, типичному для

взрослых форм. Развитие у яйцекладущих видов занимает от 14 до 40 дней, тогда как вынашивающим видам требуется для этого от 3 до 7 месяцев.

### **Класс Echinoidea – Морские ежи**

Эта группа объединяет 950 видов подвижных иглокожих, известных как морские ежи. Морские ежи пасутся на твердых подводных субстратах и известны человеку с глубокой древности. Морские ежи контролируют рост водорослей, но иногда могут уничтожать большие площади водорослей, если популяция ежей становится слишком большой. На Карибских коралловых рифах 90 % биоэрозии — это результат потребления водорослей морскими ежами. Некоторые морские ежи являются ценной пищей для морских выдр (каланов) и других животных. Люди особенно ценят икру морских ежей, которую используют для приготовления одной из разновидностей традиционного японского блюда суши (уни) и других кулинарных деликатесов. Добыча морских ежей для этих целей достигает 50000 т в год. Это привело к опустошению популяций морских ежей во многих областях мира. Скелеты плоских морских ежей с энтузиазмом собирают коллекционеры. Благодаря своей уникальной форме плоские ежи имеют мистическое значение для некоторых христиан.

Название «Echinoidea», обозначающее «похожий на сухопутного ежа», связано с тем, что тело этих организмов одето подвижными иглами. Склериты стенки тела сливаются друг с другом, формируя панцирь, который напоминает раковину. Однако по своему положению этот панцирь отвечает внутреннему скелету. Руки отсутствуют, и тело является более или менее сферическим или уплощенным в виде купола или диска. Пятилучевая симметрия очевидна в организации амбулакров и амбулакральных ножек, которые занимают большую часть поверхности тела. Вся поверхность, несущая амбулакральные ножки, является оральной, а аборальная поверхность формально ограничена маленькой областью на аборальном полюсе тела. Уплощенные виды, такие, как плоские морские ежи, обладают отдельными нижней и верхней поверхностями, называемыми оральной и аборальной соответственно, но на самом деле обе они являются оральной стороной, поскольку несут амбулакральные ножки.

Более или менее сферические морские ежи известны как «правильные ежи», тогда как уплощенные эхиноидеи называются «неправильными ежами». Общее описание организации Echinoidea основывается на «правильных» морских ежах. Неправильные эхиноидеи описаны далее.

### **Форма**

Морские ежи имеют более или менее сферическое тело, несущее длинные иглы. Встречаются коричневые, черные, пурпурные, зеленые, белые или красные морские ежи, а некоторые из них многоцветные. Диаметр большинства из них от 6 до 12 см, но диаметр некоторых тихоокеанских видов может достигать 36 см. Тело морских ежей условно подразделяют на аборальную и оральную полусферы, составные части которых располагаются радиально вокруг полярной оси. Оральный полюс несет рот и направлен в сторону, обратную субстрату. Анальное отверстие находится на противоположном, аборальном, полюсе тела.

Шаровидная поверхность тела может быть поделена на 10 радиальных секций, которые сходятся на оральном и аборальном полюсах. Пять секций, несущих амбулакральные ножки, называются **амбулакральными областями**. Амбулакральные области чередуются с секциями, свободными от амбулакральных ножек, — **интерамбулакральными областями**. Скелетные пластинки располагаются рядами от орального полюса к аборальному полюсу. Каждая амбулакральная область составлена двумя рядами амбулакральных пластинок, а каждая интерамбулакральная область составлена двумя рядами интерамбулакральных пластинок. Таким образом, имеется 20 рядов пластинок: 10 амбулакральных и 10 интерамбулакральных. Амбулакральные пластинки пронизаны парными отверстиями — парными порами. Они связывают внутреннюю ампулу с ее наружной амбулакральной ножкой. Такие **парные поры** уникальны для эхиноидей, тогда

как у морских звезд и офиур каналы амбулакральных ножек проходят между склеритами (а не сквозь них), поэтому имеется только один канал на одну амбулакральную ножку. Рот окружен гибкой **перистомиальной мембраной**, которая прикрывает широкое отверстие в панцире в центре орального полюса. Мембрана несет несколько радиально организованных структур, включающих пять пар коротких, приземистых амбулакральных ножек, называемых **буккальными подиями**, и пять пар кустистых жабр. Кроме того, на перистомиальной области располагаются небольшие иглы и педицеллярии. Анальное отверстие, перипрокт и апикальная система располагаются на аборальном полюсе. **Перипрокт** представляет собой небольшую, округлую перепонку, которая в центре несет анальное отверстие и различное, в зависимости от вида, число впаянных в нее пластинок. **Апикальная система** представлена кольцом специализированных пластинок вокруг перипрокта. Она состоит из пяти больших **генитальных пластинок**, одна из которых представляет собой пористую мадрепоровую пластинку, и пяти меньших **окулярных пластинок**. Генитальные пластинки, каждая из которых несет гонопор, продолжают линии интерамбулакральных областей и чередуются с окулярными пластинками, которые соответствуют амбулакральным областям.

Иглы располагаются более или менее симметрично в амбулакральной и интерамбулакральной областях. Самые длинные иглы находятся на экваторе, а наиболее короткие — на полюсах. Большинство морских ежей обладают длинными **первичными иглами** и короткими **вторичными иглами**; эти два типа игл в равной степени распределены по поверхности тела. Правда, у морского ежа *Arbacia punctulata*, обычного вдоль Атлантического побережья Северной Америки, имеются только первичные иглы.

Соединение иглы с панцирем, устроенное по принципу шарнира, дает ей возможность двигаться. При этом в основании иглы находится впадина, а шарик, или бугорок, располагается на поверхности панциря. Между шариком и впадиной имеются два футляра, образованные волокнами. Сокращение внешнего, мышечного, футляра наклоняет иглу в том или ином направлении. Внутренний футляр коллагеновых волокон («запирательные» волокна) — меняющая свою консистенцию соединительная ткань — может обратимо изменяться от мягкого до жесткого состояния, фиксируя иглу в определенном положении.

Иглы обычно цилиндрической формы и заострены к концу, однако многие виды не соответствуют этому общему положению. Виды рода *Diadema*, обычные на тропических рифах, обладают очень длинными иглами, похожими на швейные иголки, которые могут быстро наклоняться и угрожающе раскачиваться в направлении нежелательного визитера, тень которого падает на морского ежа. Иглы могут регенерировать. Они полые, ломкие и наполнены раздражающим веществом, а наружная поверхность покрыта кольцами небольших зубчиков, направленных к кончику иглы. Такими иглами еж может причинить серьезные и болезненные ранения, если задеть его или наступить. Толстые, тупые первичные иглы «грифельных» ежей рода *Heterocentrotus* собираются и используются в декоративных поделках. Иглы «карандашных» ежей (*Cidaroida*) также могут быть мощными и тупыми. Аборальные иглы Индо-Тихоокеанского литорального рода *Colobocentrotus* короткие, тяжелые и многоугольные в поперечном сечении. Эти иглы подогнаны друг под друга, как черепица, обеспечивая эффективную, устойчивую к волнам поверхность и защиту от высушивания. Глубоководные, кожистые морские ежи Echinothuriidae, обладающие гибким панцирем, на аборальной поверхности несут особые ядовитые иглы.

Педицеллярии, характерные для всех эхиноидей, располагаются у морских ежей по всей поверхности тела, так же как и на перистоме. Эхиноидная педицеллярия состоит из длинного, подвижного стебелька, увенчанного челюстями. Стебелек может содержать поддерживающий скелетный стержень, а также три противопоставленные друг другу челюсти. Мышцы в основании стебелька позволяют ему двигаться. Один вид обладает несколькими типами педицеллярии, и, по крайней мере, из которых один может быть ядовитым. **Ядовитые педицеллярии** хорошо развиты у представителей семейства Тохорнеустидеи, которое включает виды *Lytechinus* и *Tripneustes*, широко распространенные в



теплых водах. Наружная сторона каждой челюсти на педицеллярии окружена одним или двумя большими ядовитыми железами, протоки которых открываются под терминальным зубом челюсти. Яд оказывает быстрый парализующий эффект на небольших животных и отпугивает крупных врагов. Обычные иглы, как правило, отклоняются от ядовитых педицеллярий, чтобы более эффективно поражать незваных гостей. Ядовитые педицеллярии некоторых тропических видов из родов *Tripneustes* и *Toxopneustes* напоминают крошечные зонтики, которые в раскрытом состоянии образуют сплошной слой, как бы защитную «вторую кожу». Эти педицеллярии вызывают болезненную реакцию у людей.

Неядовитые педицеллярии используются для защиты или очистки поверхности тела, отщипывая и разбивая маленькие частички осколков породы, которые затем удаляются поверхностными ресничками. Если прикоснуться к педицеллярии снаружи, она раскрывается; если прикоснуться к ней изнутри, она защелкивается. Педицеллярии отвечают также на химические стимулы.

### Стенка тела

Стенка тела эхиноидей состоит из тех же слоев, что и у морских звезд. Ресничный эпидермис неизменно покрывает внешнюю поверхность, включая иглы, за исключением «карандашных» ежей (*Cidaroida*), у которых эпидермис стирается с игл. В основании эпидермиса располагается нервный слой, а ниже — соединительно-тканная дерма, которая содержит уплощенные и слившиеся скелетные пластинки. Мышечный слой отсутствует, поскольку склериты неподвижны, а внутренняя поверхность панциря покрыта ресничной эпителиальной выстилкой перивисцерального целома.

### Локомоция

Морские ежи приспособлены к жизни как на твердых, так и мягких донных поверхностях, а иглы и амбулакральные ножки используются для движения. Амбулакральные ножки функционируют по такому же механизму, как у морских звезд, а иглы могут быть использованы для отталкивания и возвышения оральной поверхности над субстратом. Морские ежи могут двигаться в любом направлении, не поворачиваясь, и любая из амбулакральных областей может действовать как ведущая секция. При опрокидывании морские ежи возвращаются в исходное положение последовательным (от аборального к оральному полюсу) прикреплением амбулакральных ножек одной из амбулакральных областей, таким образом перекачивая тело в нужное положение. В этот процесс могут также вовлекаться специализированные движения игл.

Движение морских ежей тесно связано с пищевой активностью. Например, *Strongylocentrotus franciscanus* из зарослей бурых водорослей побережья Калифорнии передвигаются в среднем на 7,5 см в день, однако там, где количество пищи невелико, они могут покрывать за день расстояние в 50 см. Некоторые морские ежи прячутся в углублениях между камнями, а некоторые виды способны сами копать или сверлить субстрат. Сверливание осуществляется главным образом путем соскабливающих действий челюстного аппарата. Сверление — это адаптация, противостоящая воздействию волн. Такие виды в больших количествах обнаруживаются в местообитаниях, открытых действию волн. Один из наиболее примечательных сверлящих морских ежей — *Paracentrotus lividus*, обитающий вдоль побережья Европы. Норки этого морского ежа изрешечивают поверхности скал. Если норки неглубокие, животное покидает их во время питания. Внутри более глубоких норок, входные отверстия которых слишком малы, чтобы позволить ежу выбираться на поверхность, еж остается постоянно.

Echinometridae — это обычные сверлящие ежи, распространенные на тропических рифах. Этих морских ежей обычно можно увидеть в неглубоких неровных гротах, но их сложно извлечь, не разрушив при этом окружающую породу. Западно-Индийская *Echinometra* изрешечивает (в виде пчелиных сот) коралловые скалы в зонах высокой волны, однако иногда встречаются популяции этого вида, не образующие норок. *Strongylocentrotus purpuratus* обитает в подверженных прибою местах на Тихоокеанском побережье Северной Америки. Там он роет норки в мягких породах.

### Класс *Holothuroidea* – Морские огурцы

Голотурии (так называемые «морские огурцы») — это таксон, насчитывающий около 1200 видов, которые расселились в более разнообразных и многочисленных средах обитания, нежели чем какая-либо другая группа иглокожих. Многие голотурии роют норки, некоторые ползают по песку, другие поселяются в расщелинах, прикрепляются к твердым поверхностям, несколько видов лазают по водорослям и немного видов являются пелагическими. Обитатели норок и расщелин могут напоминать по форме огурцы, бананы или червей; ползающие виды похожи на гигантских гусениц, а на твердых поверхностях они подражают хитонам, плавающие виды напоминают маленькие зонтики. Различаясь в размерах от нескольких миллиметров как интерстициальная *Leptosynapta minuta* до 2 м как тропическая *Holothuria thomasi*, большинство голотурий превышает в длину 10 см и обладает крепким мясистым телом. Приблизительно одна треть видов живет в глубоких водах (занимающих более чем 60 % земной поверхности), где они могут составлять около 90 % биомассы глубоководного бентоса.

#### Форма

Голотурии не имеют лучей или рук, поэтому их амбулакры тянутся вдоль удлинённой орально-аборальной оси. Из-за того что тело сильно вытянуто вдоль этой оси, голотурии обычно лежат не на оральной поверхности, а на боку. Сторона тела, обращенная к субстрату (выполняет функцию вентральной поверхности), включает три амбулакра (тривиум) и обычно называется **подошвой**, тогда как дорсальная сторона включает два амбулакра (бивиум). Это придает телу голотурий билатеральную симметрию. Однако положение плоскости билатеральной симметрии у голотурий отличается от таковой у неправильных морских ежей. Роющие виды, как правило, лишены подошвы и демонстрируют совершенную пятилучевую симметрию.

В зависимости от вида амбулакральные ножки могут быть сконцентрированными в амбулакральные ряды (*Thyonella*, *Cuscumaria*), более или менее равномерно рассыпанными по поверхности (*Thyone*, *Sclerodactyla*) или вообще отсутствовать (*Leptosynapta*, *Synaptula*). Ножки вентральной поверхности, если они имеются, обычно снабжены присосками. Дорсальные амбулакральные ножки могут нести присоски, однако зачастую они превращены в бородавки или тонкие папиллы. Иногда дорсальные ножки полностью редуцированы.

Рот и анальное отверстие располагаются на противоположных концах удлинённого тела. Рот окружен крупными, иногда разветвленными, **буккальными** подиями (щупальцами), которые представляют собой специализированные оральные амбулакральные ножки. Представители различных таксонов могут иметь от 10 до 30 щупалец. Пока животное не питается, щупальца обычно втянуты, а мышечный сфинктер сжимает оральный конец тела. У некоторых видов короткий, напоминающий воротничок, участок туловища — **интроверт** — может втягиваться вместе со щупальцами. Мышечный сфинктер также может закрывать анальное отверстие. Если оба отверстия закрыты, то бывает трудно различить, где оральный, а где анальный концы тела голотурии.

#### Стенка тела

В типичном случае мягкая и напоминающая кожу стенка тела включает тонкую кутикулу, лишенный ресничек эпидермис и толстую дерму. Дерма, а иногда также соединительно-тканый футляр амбулакральных ножек содержат микроскопические склериты, форма которых различается зачастую даже у одного и того же животного. Широкие аборальные защитные пластинки, похожие на таковые у хитонов, встречаются у некоторых видов (*Psolus*, *Ceto*), которые прикрепляются к поверхности скал. Склериты делают стенку тела прочнее и защищают ее от повреждений. Специалисты используют форму склеритов для определения видов и для классификации голотурий. Пара особых склеритов, называемых **якорь и якорная пластинка**, имеется в стенке тела *Leptosynapta* и родственных видов (*Arodia*), которые лишены амбулакральных ножек. Острые зазубрины якоря торчат из стенки тела, прицепляются к отложениям или водорослям и помогают голотуриям заякориваться в субстрате. Если взять руками *Leptosynapta*, то она прицепляется

к коже человека, как репей цепляется к одежде. Коллагеновая дерма представляет собой изменчивую по плотности соединительную ткань, которая при необходимости может приобретать твердость камня. Иногда она, напротив, размягчается до такой степени, что тело голотурии распадается на части и каплями стекает между пальцами, как, например, у ИндоТихоокеанского *Stichopus chloronotus* или *Isostichopus badionotus* с островов Вест-Индии.

С внутренней стороны дермы лежит тонкая прослойка кольцевой мускулатуры, за которой следуют пять лент продольных мышц. Каждая хорошо развитая продольная лента лежит вдоль амбулакра на целомической стороне радиального канала. Все мышцы гладкие. Сама дерма включает в себе несколько каналов, каждый из которых располагается между лентами продольных мышц. От внешней к внутренней стороне это следующие каналы: эпиневральные каналы с эктоневральными радиальными нервами, гипоневральные радиальные каналы с гипоневральными радиальными нервами и радиальные каналы ВСС.

### **Локомоция и образ жизни**

Цилиндрическое тело, эластичная стенка тела, антагонистичные мышечные слои и обширный, наполненный жидкостью перивисцеральный целом — все это делает голотурий похожими на других мягкотелых животных, таких, как роющие актинии и черви. Как черви, некоторые голотуроидеи роют норки за счет перистальтики и, как актинии, некоторые из них расширяют и сжимают тело, изменяют его объем или же ритмично изгибают его и плывут. Голотурии, имеющие подошву (например, *Stichopus*), ползают на амбулакральных ножках так же, как морские звезды. При опрокидывании они выправляют свое положение, закручивая оральный конец до тех пор, пока амбулакральные ножки не коснутся субстрата. Некоторые крошечные виды, такие, как *Synaptula* или *Leptosynapta*, подтягивают тело щупальцами. Все типы движения медленные, так что голотурии в целом медлительные животные. Более того, многие из них практически сидячие. Это особенно относится к видам, обитающим в расщелинах камней (*Cusumaria*, *Holothuria*) или в полупостоянных норках (*Sclerodactyla*, *Leptosynapta*, мольпадииды).

Плавающие формы составляют приблизительно половину видов глубоководных *Elasipodida*. Остальные виды являются бентосными и обладают увеличенными амбулакральными ножками, на которых они «ходят» по морскому дну. Плоская подошва и повернутые книзу щупальца и рот отражают билатеральную симметрию их тела. Пелагические виды, большинство которых факультативно плавают, имеют папиллы, образующие своего рода плавник, парус или нечто, похожее на колокол медузы. Прозрачная батипелагическая голотурия *Peniagone diaphana* поднимается на 70 м и более над дном, держа тело в вертикальном положении, буккальными подиями вверх.

### **Класс Crinoidea - Морские лилии**

700 видов криноидей представлены 100 видами стебельчатых и 600 видами бесстебельчатых морских лилий. Гораздо больше видов известно только в ископаемой форме. Все представители морских лилий — радиальносимметричные, сидячие или полусидячие потребители взвешенной в толще воды пищи, которые, в отличие от других иглокожих, ориентированы ротовым отверстием вверх. Морские лилии собирают пищу с помощью амбулакральных ножек, расположенных на длинных ветвистых руках. Руки составляют большую часть тела, диск у них небольшой, зачастую мало заметен. Длинный стебелек прикрепляет стебельчатых морских лилий к субстрату, однако ткани стебелька представлены главным образом скелетными элементами, поэтому на них (и на другие скелетные ткани) тратится небольшая доля энергии. Седентарный образ жизни или медленное передвижение криноидей, суставчатые придатки и внешнее сходство с цветами придают им первородную изысканность, которая сохранилась до настоящего времени, особенно у глубоководных стебельчатых морских лилий. Бесстебельчатые морские лилии встречаются в неглубоких водах, они являются распространенными и яркими представителями сообществ коралловых рифов.

Морские линии — самые древние из ныне живущих таксонов иглокожих. Их ископаемые остатки встречаются с раннего кембрия, около 570 млн лет назад. Это не означает, что все особенности организации морских линий примитивны, хотя пятилучевая симметрия, сидячий образ жизни и потребление взвешенной пищи представляют хороший пример плезиоморфных признаков иглокожих.

### Форма тела

Тело криноидей состоит из прикрепительного **стебелька**, который поддерживает пентамерный диск с отходящими руками. У свободно движущихся бесстебельчатых морских лилий стебелек, свойственный стебельчатым морским лилиям, теряется во время постларвального развития. Членистый стебелек образован столбиком хорошо развитых скелетных склеритов и может достигать почти 1 м, однако обычно он намного короче (а некоторые ископаемые виды имели стебельки по 20 м). Стебелек прикрепляется к субстрату уплощенной прикрепительной пластинкой или корнеподобными выростами — завитыми усиками. Хотя у бесстебельчатых морских лилий (коматулиды) стебелек теряется, проксимальные усики остаются и формируют одно или более колец вокруг основания диска. Усики коматулид напоминают птичью лапку и используются для крепкого охватывания опоры. Они длинные и тонкие у криноидей, которые покоятся на мягких донных субстратах, и толстые и изогнутые у видов, которые прицепляются к камням, морской растительности и другим объектам.

Пентамерный диск с руками является эквивалентом тела других иглокожих и подобен таковому у морских звезд и офиур. Стебелек прикрепляется к аборальной поверхности диска, а оральная поверхность морских линий обращена вверх, в противоположность другим нынеживущим иглокожим, у которых оральная сторона часто обращена к субстрату. Диск криноидей состоит из двух частей — аборальной сильно обызвествленной собственно **чашечки (каликс)**, которая вмещает внутренности, и перепончатой оральной стенки диска, называемой **крыша (тегмен)**. Она слабо обызвествлена и покрывает чашечку подобно туго натянутой коже. Рот располагается в центре или рядом, или же около края крыши, в зависимости от вида. Пять амбулакральных желобов радиально отходят от рта, тянутся через крышу и переходят на руки. Подобно рту, анальное отверстие открывается на оральной поверхности, но в интерамбулакре. Зачастую анальное отверстие располагается на вершине выпуклости, называемой **анальным конусом**, которая поднимает его над приносящим пищевые частицы потоком и позволяет избежать загрязнения пищи фекальными массами.

Руки располагаются радиально по периметру диска и характеризуются членистым строением, так же как и стебелек. Хотя некоторые примитивные виды имеют только пять рук, основания рук большинства криноидей раздваиваются, формируя, в общей сложности, десять рук. Последующее разветвление может давать дополнительные руки, как у некоторых видов коматулид, которые могут иметь от 80 до 200 рук. Руки обычно имеют менее 10 см в длину, однако у некоторых видов могут достигать почти 35 см.

Каждая рука несет билатеральный ряд перисто-расположенных суставчатых придатков, называемых **пиннулами**. Рука и пиннулы напоминают перо, чем и объясняется английское название бесстебельчатых морских лилий «*feather star*» — перистые звезды. Пять амбулакральных желобов на крыше раздваиваются и тянутся по оральной поверхности рук и пиннул. Края желобов несут подвижные щитки-лопасти, которые могут выдаваться или прикрывать желоб. На внутренней стороне каждой лопасти располагаются три амбулакральные ножки, объединенные в своих основаниях в триплет.

### Стенка тела

Тело криноидей одето кутикулой и эпидермисом; последний лишен ресничек, за исключением области в амбулакральных желобах. Под эпидермисом располагается соединительнотканый слой, который не формирует отчетливую дерму; скорее, он имеет продолжение в более глубоких слоях соединительной ткани. Скелетные склериты встречаются на всем протяжении соединительной ткани. Стебелек, усики, руки и пиннулы выглядят твердыми благодаря их внутренней структуре, почти целиком состоящей из серии

толстых, подобных позвонкам, склеритов наличием которых объясняется членистый внешний вид этих придатков. Суставчатые поверхности склеритов рук (брахиальных склеритов) обеспечивают их ограниченную подвижность, подобно склеритам рук офиур. Склериты стебелька сцеплены более жестко по сравнению с «косточками» рук, однако и здесь возможно некоторое изгибание. Склериты стебелька, усиков и рук связаны вместе коллагеновыми волокнами — **лигаментами**, которые пронизывают пористое скелетное вещество. Как и у других иглокожих, эти лигаменты могут быстро менять свою консистенцию от эластичного к жесткому, позволяя животному свертывать руки, используя мышцы-сгибатели, или фиксировать их в развернутом для питания положении. Внутренняя область диска морских лилий вмещает пищеварительный тракт, а также целомические и кровеносные каналы. Между этими органами располагаются обызвествленные мезентерии, что является уникальным признаком Crinoidea.

### **Мускулатура и локомоция**

Обособленные мышцы ограничены руками и пиннулами, хотя эпителиально-мышечные клетки выстилают участки различных целомических пространств, а индивидуальные мышечные волокна проходят в соединительные ткани тела. Косо исчерченные **мышцы-сгибатели**, которые тянутся между оральными краями рук и склеритов пиннул (брахиальных склеритов), сгибают (скручивают) руки и пиннулы. Расправление этих придатков, очевидно, является результатом реакции эластичных межбрахиальных лигаментов.

Стебельчатые морские лилии в наибольшей степени ограничены в сгибательных движениях стебелька, сгибании и вытягивании рук и пиннул, однако некоторые из них могут медленно ползать по морскому дну. Лишенные стебелька коматулиды, однако, свободно движутся и способны как к плаванию, так и к ползанию. Во время движения оральная поверхность всегда направлена вверх до тех пор, пока животное случайно не опрокинется. Выпрямляющий рефлекс, очевидно, контролируется тигмотаксисом усиков. Бесстебельчатые морские лилии плавают, поочередно поднимая и опуская руки. У 10-руких видов каждая вторая рука опускается вниз, в то время как оставшиеся руки движутся вверх. Виды с более чем 10 руками, руки плавно движутся группами по пять, но последовательно. Чтобы ползти, животное поднимает свое тело над субстратом и движется на загнутых книзу руках. Животное часто использует руки и пиннулы, которые снабжены миниатюрными терминальными крючочками, чтобы цепляться за неровности субстрата, подтягиваясь по вертикальным поверхностям.

Бесстебельчатые морские лилии плавают и ползают только на короткие дистанции, и плавание является, по большей части, спасительной реакцией. В норме они на длительные промежутки времени прицепляются к дну при помощи хватательных усиков. Многие мелководные виды ведут ночной образ жизни. Три вида из родов *Lamprometra*, *Capillastem* *Comissia* с коралловых рифов Красного моря в течение дня прячутся в расщелинах кораллов, оставляя свои руки плотно скрученными. При снижении интенсивности света во время захода солнца они выползают из уголков, где прятались до этого, наверх, занимая позиции на возвышении, где их руки расправляются для обеспечения питания. Виды, населяющие более глубокие воды, могут быть неподвижными. Многие экземпляры двух видов из родов *Decametra* и *Oligometra* сохраняли одно и то же положение на горгониевом коралле на глубине около 30 м в течение нескольких месяцев. Они лишь скручивали свои руки в ответ на дневное освещение.

### **Филогения Echinodermata**

В начале главы билатеральная симметрия вторичноротых, не относящихся к иглокожим, и личинок иглокожих противопоставлялась пятилучевой симметрии взрослых иглокожих. В качестве объяснения эволюции радиальной симметрии у взрослых иглокожих предложен исторический переход их к сидячему образу жизни и питанию взвешенной в толще воды пищей. По-видимому, как только такое изменение симметрии было совершено и тело было реорганизовано по радиальному плану, обратный переход к билатеральной

симметрии стал практически невозможным, несмотря на возвращение большинства ныне живущих иглокожих к подвижному образу жизни. До сих пор было предоставлено немного действительных свидетельств в поддержку такого развития событий, однако теперь мы можем рассмотреть данные, касающиеся ископаемых иглокожих, приняв во внимание два вопроса: 1) существуют ли ископаемые свидетельства существования подвижных иглокожих, которые еще не обладали пятилучевой симметрией, т.е. были билатеральными, и которые могли бы стать промежуточным звеном между Echinodermata и другими билатеральными вторичноротыми; 2) было ли время в отдаленном прошлом, когда большинство таксонов иглокожих были сидячими и обладали пятилучевой симметрией? Ископаемая летопись на оба вопроса отвечает «да».

Иглокожие встают в один ряд с моллюсками, брахиоподами и членистоногими в том, что среди всех групп животных их палеонтологическая летопись является одной из наиболее богатых и наиболее древних. Иглокожие впервые появились в раннем кембрийском периоде около 545 млн лет назад и были многочисленны в течение более поздних периодов палеозойской эры. Тогда несколько вымерших в настоящее время таксонов достигли своего зенита. Иглокожие палеозойских морей включали не только 5 современных таксонов, но и 15 других таксонов того же ранга (классы). Из этих 20 таксонов 15 также были потребителями взвешенной пищи или же питались как взвесями, так и осадками, и из них 11 обладали пятилучевой симметрией. Таким образом, питание взвешенной пищей и пятилучевая симметрия преобладали у иглокожих, обитавших в богатом фитопланктонном палеозойском океане.

Наиболее ранние сохранившиеся в ископаемом виде иглокожие — от раннего до среднего кембрия — были потребителями взвешенной пищи (или предполагается, что они были таковыми), поскольку все они были сидячими прикрепленными формами с направленными вверх амбулакрами и амбулакральными ножками. Эти ранние ископаемые формы относятся к Crinoidea (единственный древний таксон с ныне живущими представителями), Eocrinoidea, Helicoplacoida, Edrioasteroidea и четырем дополнительным таксонам, включенных в Homalozoa.

Homalozoa являются уникальными в том, что они лишены каких-либо следов пятилучевой симметрии — неотъемлемой черты организации, которая ставит их отдельно от всех других взрослых иглокожих. Различные виды Homalozoa также были билатерально симметричными или асимметричными и, предположительно, подвижными: ползающими по морскому дну или даже плавающими над ним. Также в отличие от других иглокожих Homalozoa могли утрачивать амбулакры и поглощать пищу непосредственно через рот. Если это верно, тогда единственным атрибутом иглокожих, имеющимся у Homalozoa, были их стереометрические склериты. Интригующей чертой одного из таксонов Homalozoa (Cornuta), в который входит *Cothurnocystis*, был ряд пор, возможно, жаберных щелей по одну сторону от срединной линии на верхней поверхности тела. Если это на самом деле были жаберные щели, то Homalozoa могли быть ветвью иглокожих, сохранившей предковую черту вторичноротых (жаберные щели) и развившей новый признак (пространственный скелет). Асимметрия некоторых Homalozoa так же может выглядеть как промежуточная стадия Между предковой билатеральной симметрией и возникшей пентамерной симметрией большинства иглокожих. Современные иглокожие могут быть разделены на два крупных таксона: прикрепленные Crinoidea с направленной вверх оральной поверхностью и подвижные Eleutherozoa с обращенной вниз оральной поверхностью. Из двух сестринских таксонов Eleutherozoa Asteroidea сохраняет плезиоморфное эктоневральное нервное кольцо и радиальные нервы в эпидермисе ротовой области и покровах каждого амбулакра. Все другие элеутерозойные — офиуры, морские ежи и голотурии — «погрузили» эти нервы в замкнутый эпиневральный канал — синапоморфия, которая объединяет эти три таксона в монофилетическую группу Cryptosyringida. Среди Cryptosyringida морские ежи и голотурии разделяют такие признаки, как известковое кольцо вокруг глотки, аборальное разрастание орального пространства и амбулакров, общее удлинение тела вдоль оральноаборальной оси

и наличие склеритов в амбулакральных ножках. Такие синапоморфии оправдывают введение таксона Echinozoa для морских ежей и голотурий.

### **Вопросы самоконтроля**

1. Какие общие характерные признаки у Echinodermata?
2. По какому признаку Echinodermata объединяются с Chordata в общий таксон?
3. Строение и функция амбулакральной системы Echinodermata.
4. На какие таксоны подразделяется Echinodermata?

## **ПРАКТИЧЕСКИЕ ЗАНЯТИЯ**

### **Модуль №1. «Простейшие».**

#### **Занятие №1.**

### **ЗНАКОМСТВО С МИКРОСКОПОМ. ФОТОСИНТЕЗИРУЮЩИЕ ЖГУТИКОНОСЦЫ.**

*Цель занятия:* познакомиться со строением и жизненными функциями жгутиконосцев на примере эвглени зеленой.

*Материал:* постоянные препараты эвглени зеленой, живые культуры эвглен.

*Оборудование:* учебные плакаты «Строение эвглени зеленой», микроскопы, пипетки, предметные и покровные стекла, препаровальные иглы, фильтровальная бумага, вата.

### **Содержание работы:**

1. Знакомство с микроскопом: штатив, станина, бинокулярная насадка. Окуляры (10X), револьвер, объективы (4X, 10X, 20X, 40X, 90X), предметный столик, держатель для стекла, препаратопроводитель. Настройка резкости: макровинт, микровинт. Конденсор — линза, матовое стекло, диафрагма; положение конденсора. Источник света и его положение относительно микроскопа. Что такое «поле зрения» и как в нем ориентироваться.

2. Знакомство с микроскопом бинокулярным стереоскопическим (МБС): бинакулярная насадка, рукоятки с увеличением (7X, 4X, 2X, 1X, 0,6X), винты для фокусировки, предметный столик, осветительная система (зеркало для регулирования освещения поля зрения, конденсор, лампа накаливания).

3. Требования к оформлению зоологического рисунка и альбома: характеристика карандаша, ластика и бумаги, используемых при работе с зоологическим рисунком. Что такое «шапка» и ее положение на листе. Положение объекта на листе, размер объекта, число объектов на листе, пропорции объекта. Подписи к рисунку.

4. Постоянные и временные препараты, особенности работы с ними. Приготовление временных препаратов.

5. Записать в альбоме систематическое положение изучаемого объекта:

Тип: Euglenozoa Класс: Euglenoidea Отряд: Euglenida

Представитель: *Euglena viridis*.

6. На большом увеличении микроскопа рассмотреть постоянный препарат эвглени зеленой. По-возможности найти на препарате следующие органоиды: ядро, жгутик, хроматофоры, зерна парамилы, сократительную вакуоль, резервуар сократительной вакуоли, стигму.

7. Из живой культуры эвглен изготовить временные препараты. Поставить препарат под малое увеличение микроскопа, найти и заметить местоположение эвглени. Затем перевести на большое увеличение (40X). Отметить форму тела и особенности движения.

8. Зарисовать в альбоме строение эвглени зеленой. Отметить на рисунке указанные цифрами органоиды (рис. 1).
9. Зарисовать схему строения жгутика. Отметить детали строения (рис. 2).

*Рисунки в альбоме: «Строение эвглени зеленой», «Схема строения жгутика».*

*Задание на дом: Паразитические жгутиконосцы: строение и цикл развития (трипаномы и лейшмании).*

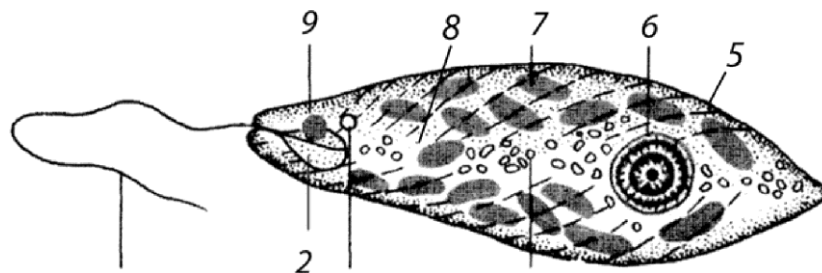


Рис.1 Строение эвглени зеленой. По Дофлейну (см. Догель, 1981)

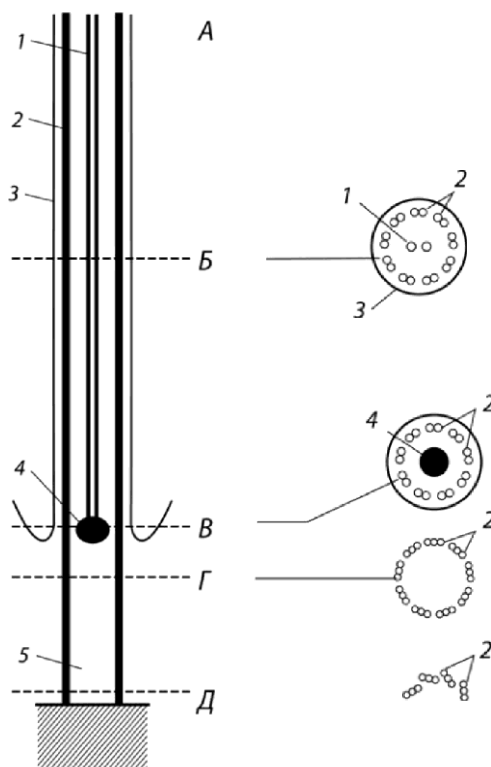


Рис. 2. Схема строения жгутика. По Науро-Тимотэ, с изменениями (см. Догель, 1981)



## Занятие №2. ПАРАЗИТИЧЕСКИЕ ЖГУТИКОНОСЦЫ

**Цель занятия:** познакомиться с особенностями строения и жизненного цикла паразитических представителей жгутиконосцев.

**Материал:** постоянные препараты трипаносом (мазки крови) и лейшманий.

**Оборудование:** микроскопы, учебные плакаты со строением и циклами развития трипаносом и лейшманий.

### Содержание работы:

1. Записать в альбоме систематическое положение изучаемых объектов:

Тип: Euglenozoa Класс: Kinetoplastida

Отряд: Trypanosomatida

Представитель: *Trypanosoma equiperdum*,

Представитель: *Leishmania tropica*.

2. Рассмотреть под микроскопом окрашенный препарат трипаносомы. В мазке крови среди эритроцитов найти трипаносом. На большом увеличении микроскопа рассмотреть строение трипаносомы, отметить особенности трипомастиготной организации клетки, органоиды движения, кинетопласт.

3. Зарисовать трипомастиготную форму трипаносомы и отметить органоиды: ундулирующую мембрану, жгутик, ядро, кинетопласт (рис. 3).

4. Изучить на учебном плакате жизненный цикл *Trypanosoma brucei* — возбудителя сонной болезни человека. Зарисовать, указав стадии жизненного цикла (рис. 4).

5. Рассмотреть микропрепарат с промастиготной и амастиготной формой лейшмании. Обратит внимание на форму клетки, расположение жгутика. Найти кинетосому, кинетопласт, ядро.

6. Разобрать по рисунку (рис. 5) особенности основных морфотипов кинетопластид: амастигота, сферомастигота, промастигота, эпимастигота, трипомастигота. Зарисовать.

**Рисунки в альбоме:** «Строение трипаносомы», «Морфологические формы кинетопластид», «Схема жизненного цикла возбудителя сонной болезни *Trypanosoma brucei*».

**Задание на дом:** Лобозные голые (амеба) и раковинные амёбы (арцелла, диффлюгия). Строение фораминифер.

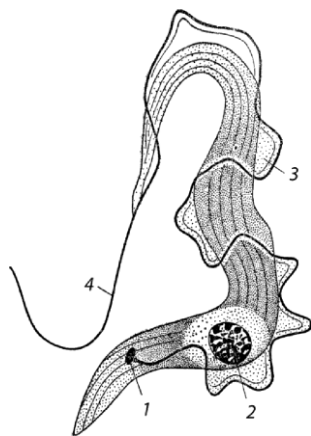


Рис. 3. Строение трипаносомы. По Робертсону (см. Догель, 1981).

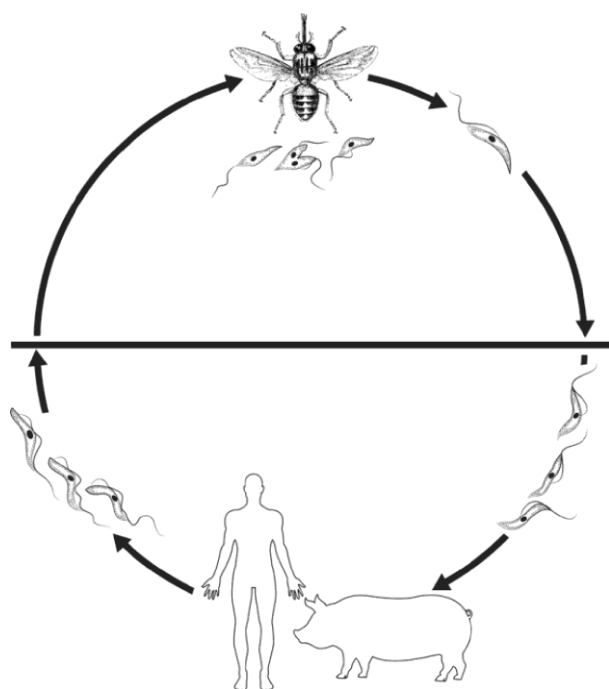


Рис. 4. Цикл развития возбудителя сонной болезни. Оригинал.

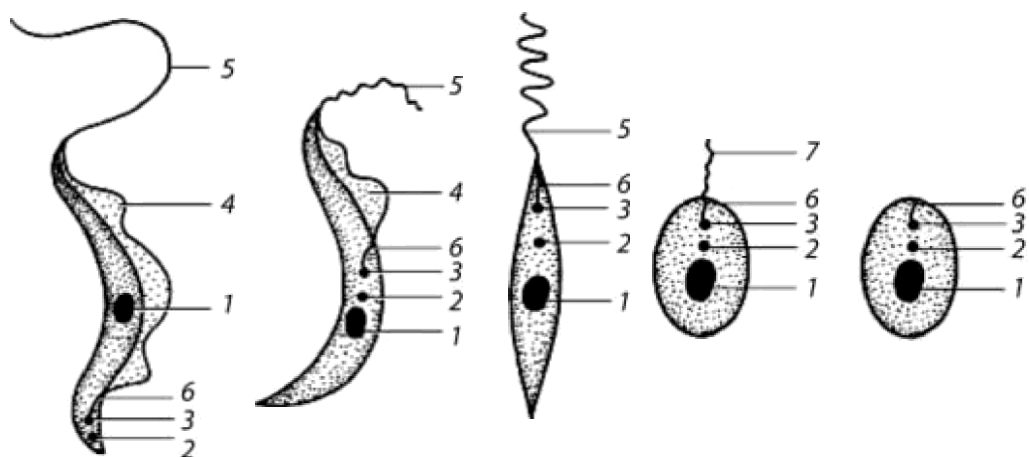


Рис.5. Основные морфологические формы кинетопластид. По Чебышеву, 2012.

**Занятие №3.**  
**ПРЕДСТАВИТЕЛИ ЛОБОЗНЫХ ГОЛЫХ И РАКОВИННЫХ АМЕБ.**  
**ФОРАМИНЕФЕРЫ.**

*Цель занятия:* познакомиться со строением и жизненными функциями простейших на примере амёбы голой, раковинных амёб и фораминифер.

*Материал:* готовые микропрепараты и лабораторные культуры амёбы голой, диффлюгии, арцеллы; раковинки фораминифер.

*Оборудование:* микроскопы, бинокляры, плакаты со строением и жизненными циклами саркодовых.

**Содержание работы:**

1. Записать в альбоме систематическое положение изучаемых объектов:

Тип: Lobosea

Класс: Gymnamoeba

Отряд: Euamoebida

Представитель: *Amoeba proteus*.

Тип: Lobosea

Класс: Testacealobosea

Отряд: Arcellida

Представитель: *Arcella* sp.

Представитель: *Diffugia* sp.

Тип Foraminifera

2. Рассмотреть под микроскопом на постоянных препаратах строение амёбы. Найти ядро, сократительную и пищеварительные вакуоли, экто- и эндоплазму, псевдоподии.

3. Найти и рассмотреть амёб в пробах культурной жидкости:

а) понаблюдать за движением, образованием псевдоподий и изменением формы псевдоподий.

б) понаблюдать за процессом питания, рассмотреть пищеварительные вакуоли.

в) найти сократительную вакуоль и проследить за ее работой.

4. Зарисовать строение голой амёбы в альбоме, отметить органоиды (рис. 6).

5. Рассмотреть под микроскопом постоянные препараты *Arcella* sp. и *Diffugia* sp. Найти раковину, устье, псевдоподии, ядра (если видны). Отметить особенности микро скульптуры и формы раковин.

6. Найти и рассмотреть в пробах культурной жидкости арцеллу и диффлюгию. На живых раковинных корненожках проследить образование псевдоподий и движение.

7. Зарисовать арцеллу и диффлюгию в альбоме, отметить раковинку и органоиды (рис. 7).

8. Рассмотреть на готовых препаратах раковины различных представителей фораминифер. Отметить различия в строении и размерах раковины разных видов. Зарисовать несколько представителей с разными типами и формами раковин (рис. 8).

*Рисунки в альбоме:* «Строение амёбы голой», «Строение раковинной амёбы-арцеллы», «Строение раковинной амёбы диффлюгии», «Строение раковин фораминифер» (3-4 вида).

*Задание на дом:* Строение и жизненные циклы грегаринов, кокцидий и малярийного плазмодия.

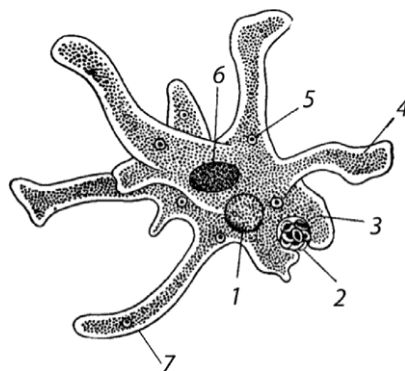


Рис. 6. Строение голой амёбы. По Дофлейну (см. Догель, 1981).

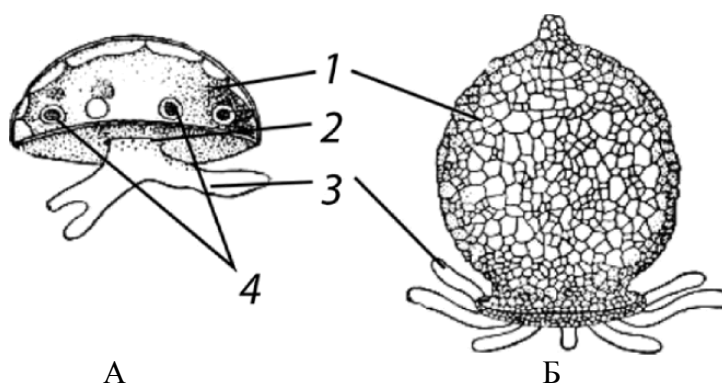


Рис. 7. Строение раковинных амёб. А — Arcella, Б — Diffugia. По Полянскому из разных авторов (см. Догель, 1981).

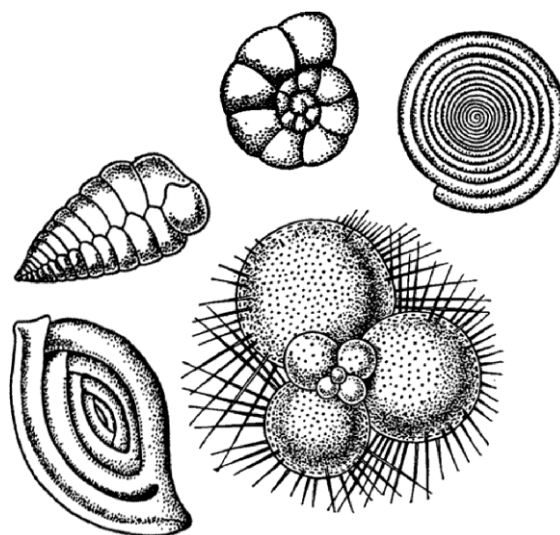


Рис. 8. Раковины различных фораминифер. Из Кешмена, Дофлейна и Ланга (см. Догель, 1981).

## Занятие №4. ПАРАЗИТИЧЕСКИЕ ПРОСТЕЙШИЕ АПИКОМПЛЕКСЫ.

*Цель занятия:* познакомиться со строением и жизненными циклами типа Апикомплексы на примере грегариин, кокцидий и малярийного плазмодия.

*Материал:* постоянные препараты грегариин, кокцидий кролика, малярийного плазмодия.

*Оборудование:* микроскопы, учебные плакаты «Строение и жизненные циклы простейших».

### Содержание работы:

1. Записать в альбоме систематическое положение изучаемых объектов:

Тип: Apicomplexa Класс: Gregarinina Отряд: Eugregarinida  
Представитель: *Stylocephalus longicollis*.

Тип: Apicomplexa Класс: Coccidiomorpha Отряд: Eimeriida  
Представитель: *Eimeria stiedae*.

Тип: Apicomplexa Класс: Coccidiomorpha Отряд: Haemosporidia  
Представитель: *Plasmodium vivax*.

1. Рассмотреть постоянный препарат грегарины. Отметить части клетки (эпимирит, протомерит, дейтомерит), гранулы амилопектина, ядро. Сделать рисунок грегарины одиночной особи или сизигия (рис. 9).

2. Познакомиться с правилами использования иммерсионного объектива (90X).

3. Изучить отдельные стадии жизненного цикла *Eimeria stiedae*. На постоянных препаратах гистологических срезов печени кролика, зараженного кокцидиозом, найти отдельные стадии жизненного цикла *Eimeria stiedae*: шизогония, мерозоиты, ооцисты, оогаметы.

4. Зарисовать строение зоита и схему жизненного цикла кокцидий, обозначить стадии развития паразита (рис. 10,11).

5. Пользуясь плакатами и рисунком в методичке (рис. 12) познакомиться с жизненным циклом малярийного плазмодия.

6. Рассмотреть препарат с мазком крови человека, больного малярией. Найти на препарате эритроциты, пораженные плазмодиями и изучить стадии эритроцитарной шизогонии, отметить отличия в строении шизонта на разных стадиях развития (демонстрационно). Рассмотреть препараты разных видов плазмодиев и отметить различия в строении шизонта.

*Рисунки в альбоме:* «Строение грегарины», «Общий план строения зоита», «Схема жизненного цикла кокцидий».

*Задание на дом:* Строение и размножение инфузорий.

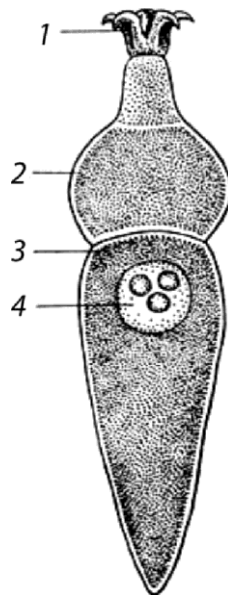


Рис. 9. Строение грегарины. По Василевскому (см. Догель, 1981).

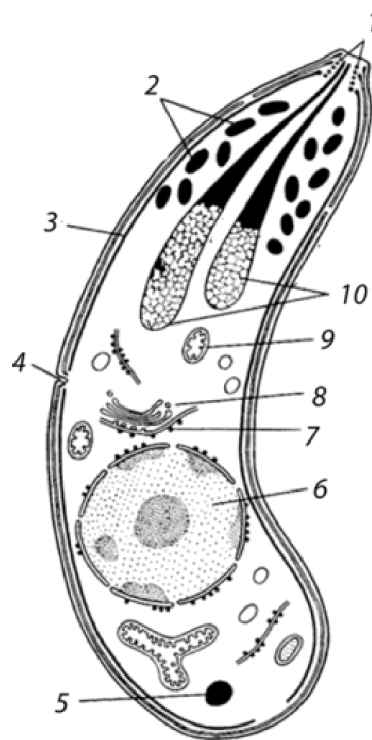


Рис. 10. Строение зоита. По греллю (см. Догель, 1981).

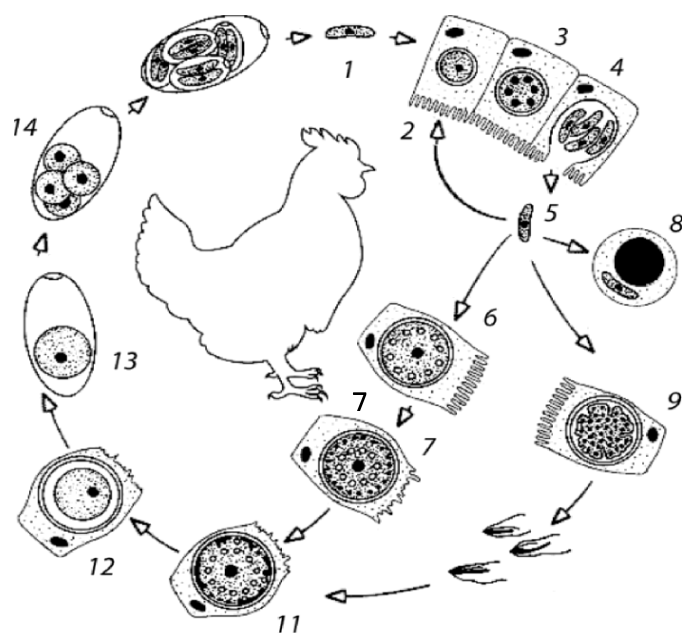


Рис. 11. Жизненный цикл кокцидий. По Lucius и Loos-Frank, 1997, с изменениями.

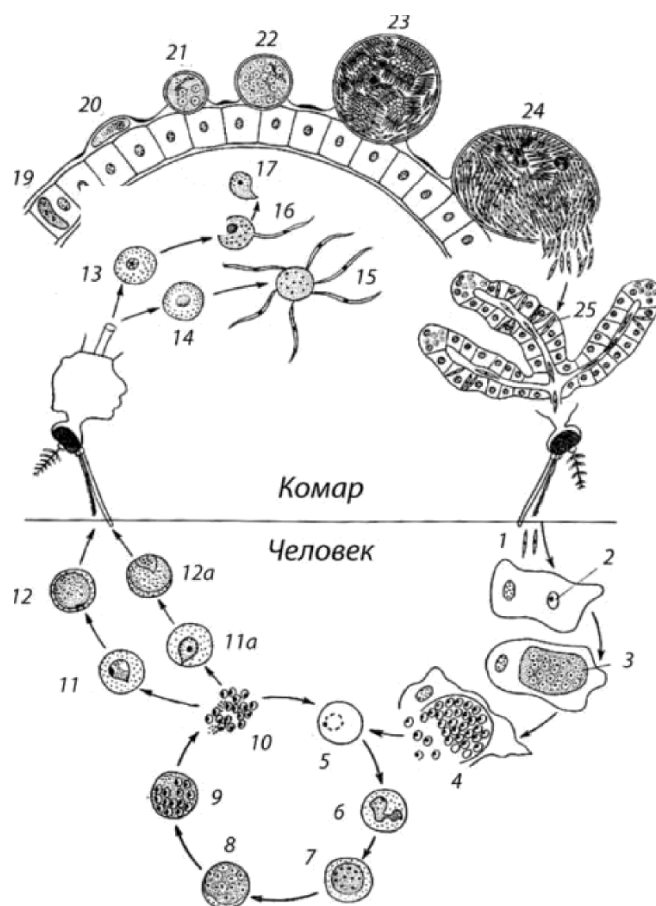


Рис. 12. Жизненный цикл малярийного плазмодия. По Хейсину (см. Догель, 1981).

## Занятие №5. РЕСНИЧНЫЕ ПРОСТЕЙШИЕ - ИНFUЗОРИИ

**Цель занятия:** познакомиться с особенностями строения и размножения инфузорий на примере инфузории-туфельки, как наиболее высокоорганизованных простейших.

**Материал:** постоянные препараты и живые культуры парамеции.

**Оборудование:** учебные плакаты по строению и размножению инфузории туфельки, микроскопы, предметные и покровные стекла, пипетки, фильтровальная бумага, вата, тушь, йод.

### Содержание работы:

1. Записать в альбоме систематическое положение инфузории-туфельки:

Тип: Ciliophora

Класс: Oligogymenophorea Отряд: Parameciida

Представитель: *Paramecium caudatum*.

2. Рассмотреть постоянный препарат инфузории-туфельки. Обратить внимание на форму тела, наличие двух типов ядер. Отметить, что на тотальных препаратах невозможно подробно изучить строение ресничек и органоидов.

3. Изготовить временный препарат инфузории-туфельки. Небольшую каплю культуры парамеций помещают на предметное стекло. В каплю воды положить немного волокон ваты и накрыть чистым покровным стеклом.

4. Понаблюдать за движением инфузорий на малом и большом (40\*) увеличении. Отметить движения ресничек, которые хорошо заметны у живых экземпляров.

5. Познакомиться с физиологией инфузории туфельки:

а) добавить в каплю с парамециями дистиллированную воду, посмотреть работу сократительных вакуолей, подсчитать число сокращений в минуту.

б) добавить в каплю с парамециями разбавленную тушь (1:20). Найти пищеварительные вакуоли, заполненные тушью. Изучить циклоз пищеварительных вакуолей в цитоплазме.

6. Выявить защитную реакцию инфузории туфельки на химическое воздействие. В каплю культуры парамеций добавить немного смеси формалина с йодом. Рассмотреть препарат под микроскопом. Погибшие парамеции интенсивно окрашиваются. На малом увеличении отметить многочисленные реснички, равномерно покрывающие все тело простейшего. При большом увеличении рассмотреть выстрелившие нити трихоцист, которые окружают клетку своеобразным «паутинным» облачком.

7. Зарисовать в альбоме строение инфузории-туфельки (рис. 13). Отметить на рисунке экто- и эндоплазму, пелликулу, реснички, трихоцисты, макро- и микронуклеус, сократительную вакуоль, перистом, цитостом, цитофаринкс, цитопрокт, пищеварительные вакуоли.

8. Изучить процесс конъюгации инфузорий — уникальный тип полового процесса, не сопровождающийся увеличением числа особей. Зарисовать схему конъюгации в альбоме, обозначить все основные стадии процесса (рис. 15).

**Рисунки в альбоме:** «Строение инфузории туфельки», «Схема процесса конъюгации».

**Задание на дом:** разнообразие ресничных простейших.



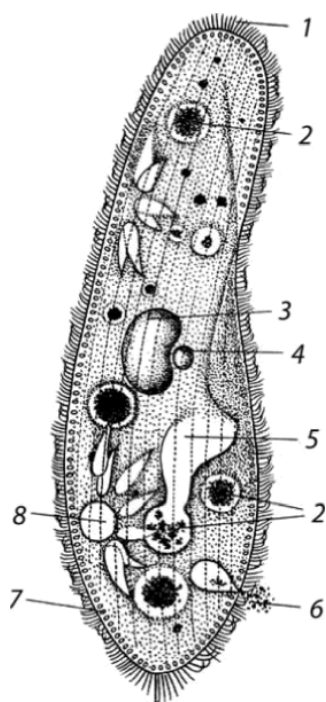


Рис. 13. Строение инфузории-туфельки. По Полянскому и Стрелкову (см. Догель, 1981).

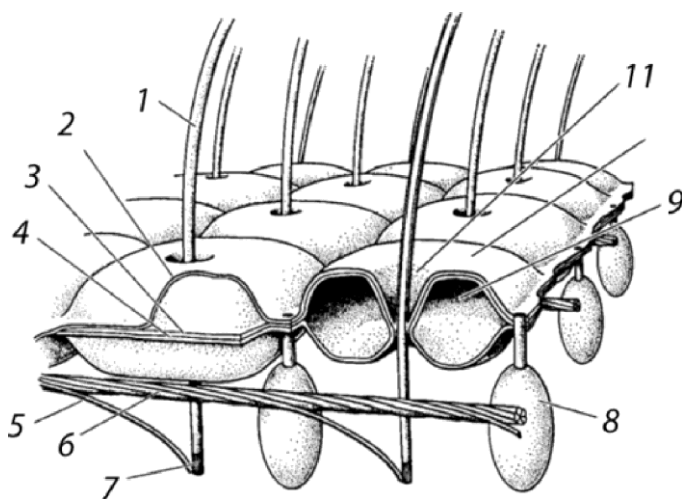


Рис. 14. Схема строения кортекса инфузорий. По Ehret и Powers из Барнса и др, 2008.

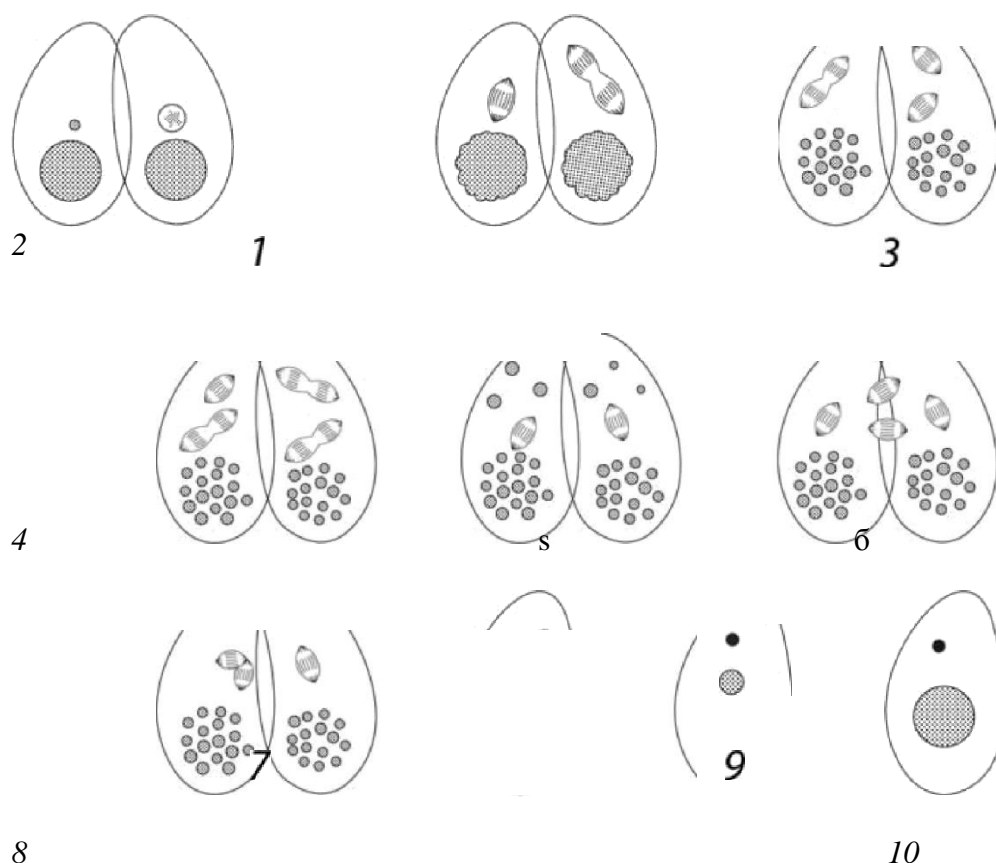


Рис. 15. Схема конъюгации инфузории-туфельки. По Греллю с изменениями (см. Догель, 1981).

## Занятие № 6 РАЗНООБРАЗИЕ РЕСНИЧНЫХ ПРОСТЕЙШИХ

*Цель занятия:* познакомиться с различными представителями ресничных простейших

*Материал:* пробы воды, взятые из различных природных водоемов; лабораторные культуры, выращенные на сенном настое; аквариумы, почвенные вытяжки.

*Оборудование:* микроскопы, предметные и покровные стекла, пипетки, препаровальные иглы, фильтровальная бумага, вата, красители (конго красный), смесь формалина с йодом, определительные таблицы по простейшим.

### Содержание работы:

1. Изготовить временные препараты простейших из имеющихся проб воды из водоемов, аквариумов, лабораторных культур.
2. Изучить препараты под микроскопом, найти различных представителей ресничных простейших. Наибольшее количество видов будет относиться к инфузориям.
3. Пользуясь учебными плакатами, определительными таблицами и методическими указаниями (рис. 16), определить обнаруженные виды ресничных простейших.
4. Понаблюдать за движением и питанием обнаруженных простейших. Отметить различия у разных таксономических групп.
5. Окрасить и обездвигить простейших и детально изучить их строение на большом

увеличении.

6. Записать в альбоме систематическое положение обнаруженных представителей:

Тип: Ciliophora

Класс: Heterotrichea

Отряд: Heterotricha

Представитель: *Stentor* sp. Представитель: *Spirostomum* sp. Представитель: *Bursaria* sp.

Отряд: Hypotricha

Представитель: *Stylonichia* sp.

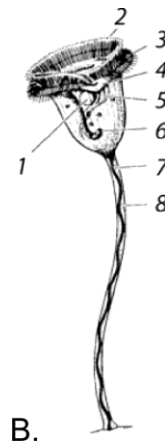
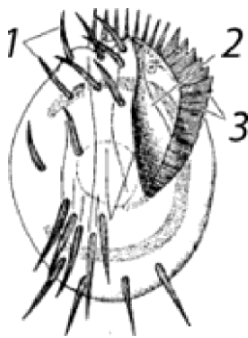
Отряд: Peritricha

Представитель: *Volicella* sp.

7. Зарисовать несколько найденных и идентифицированных представителей ресничных простейших.



A.



B.

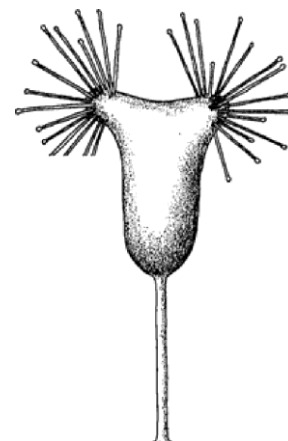
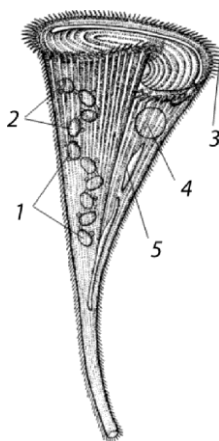


Рис. 16. Представители инфузорий: А — стилонихия; Б — гипотрихия; В — сувойка; Г — стентор; Д — суктория. Из разных авторов.

*Рисунки в альбоме:* «Строение стентора», «Строение стилонихии», «Строение сувойки», «Строение спиростомума».

*Задание на дом:* контрольная работа по модулю.

## Занятие № 7 КОНТРОЛЬНАЯ РАБОТА ПО МОДУЛЮ «ПРОСТЕЙШИЕ».

**Ключевые термины:** Аксоподия Апикальный комплекс Гамонт, Дейтомерит Органелла Кинетопласт Конъюгация Мембранелла Макронуклеус Парамилл Протисты Сизигий, Ундулирующая мембрана Циклоз, Пиноцитоз Шизонт Синкарион Спорозоит Оокинета Роптрии, Амебоидное движение Палинтомия, Гамета Жгутик Изогамия Кинетосома Вортекс Мерозоит Микронуклеус Пелликула Псевдоподия Стигма Фагоцитоз Цирры Шизогония, Ядерный дуализм Трихоцисты Метаболизирование Коноид Микронемы.

## Модуль №2. «НИЗШИЕ МНОГОКЛЕТОЧНЫЕ. ДВУСЛОЙНЫЕ».

### Занятие №8.

#### ГУБКИ.

*Цель занятия:* познакомиться с особенностями строения и жизненными функциями губок.

*Материал:* сухие и фиксированные губки разных видов, постоянные препараты элементов скелета, настольные наглядные препараты бадяги.

*Оборудование:* учебные плакаты «Строение губок», микроскопы, стереомикроскопы, предметные и покровные стекла, препаровальные иглы, отстоянная вода.

#### Содержание работы:

1. Записать в альбоме систематическое положение губки-бадяги:

Тип: Porifera

Класс: Demospongiae

Отряд: Naplosclerida

Семейство: Spongillidae

Представитель: *Spongilla lacustris*.

2. Изучить морфологию губок. Рассмотреть под стереомикроскопом влажные и сухие препараты губок. Отметить общую форму тела, наличие и положение оскулюмов и пор.

3. Изучить по препаратам и учебным плакатам морфологические типы организации губок (типы водоносной системы губок). Зарисовать и отметить детали строения (рис. 17).

4. Изучить анатомию губок на постоянных микроскопических препаратах. Зарисовать общую схему строения стенки тела губки. Отметить: пинакодерму, жгутиковые камеры, хоанодерму, мезохил с клеточными элементами, парагастральную полость (рис. 18).

5. На постоянных препаратах рассмотреть скелет губки и найти все типы спикул: микросклеры и макросклеры. Обратить внимание на размеры, форму и структуру спикул.

6. Приготовить временный препарат из сухой измельченной губки бадяги. Под микроскопом рассмотреть строение и расположение спикул, их соединение друг с другом при помощи спонгина.

7. На временном препарате найти внутренние почки — геммулы. Они остаются в скелетной решетке материнской колонии. Отметить форму, цвет, наличие порового отверстия. Зарисовать в альбоме строение геммулы (рис.19).

Рисунки в альбоме: «Морфологические типы организации губок», «Строение стенки тела губки», «Схема строения геммулы».

Задание на дом: строение и размножение гидроидных полипов.

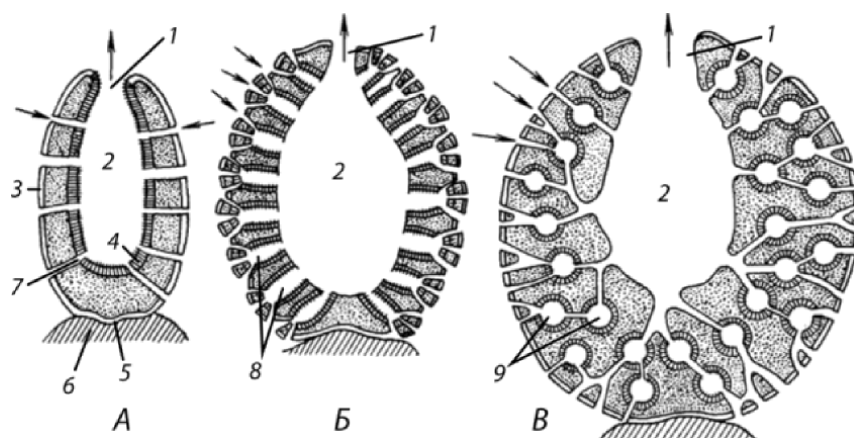


Рис. 17. Типы водоносной системы губок. По Гессе (см. Догель, 1981).

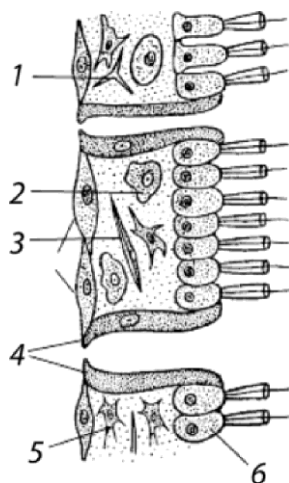


Рис. 18. Строение стенки тела губки. По Штемпелю (см. Догель, 1981).

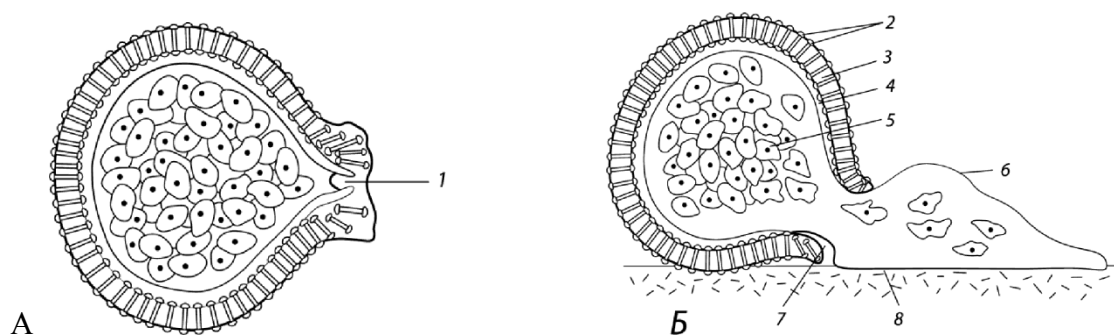


Рис. 19. Строение геммулы губки-бодяги. А — Вертикальный срез сформированной геммулы, Б — Прорастание геммулы. По Барнсу и др., 2008.

## Занятие №9. КИШЕЧНОПОЛОСТНЫЕ: ГИДРОИДНЫЕ ПОЛИПЫ.

**Цель занятия:** познакомиться с особенностями строения, жизненными функциями и циклом развития гидроидных полипов.

**Материал:** тотальные препараты гидры, гистологические срезы гидры (поперечный, продольный), фиксированные препараты обелии.

**Оборудование:** учебные плакаты со строением и циклом развития гидроидных полипов, микроскопы, стереомикроскопы.

**Содержание работы:**

1. Записать в альбоме систематическое положение изучаемых объектов:

Тип: Cnidaria

Класс: Hydrozoa

Отряд: Hydrida

Семейство: Hydridae

Представитель: *Hydra* sp.

Отряд: Leptomedusa

Семейство: Campanulariidae

Представитель: *Obelia geniculata*.

2. Рассмотреть под биноклем на постоянном препарате внешнее строение гидры. Отметить форму тела и размеры. Найти подошву, щупальца, стебелек.

3. Рассмотреть под биноклем живую пресноводную гидру. Зарисовать в альбоме и подписать: стебелек, желудочный отдел, гипостом, щупальца, батареи стрекательных клеток, почка (если есть) (рис. 20а).

4. Изучить гистологические срезы через тело гидры на постоянных окрашенных препаратах. Рассмотреть слои клеток (эпидермис, гастродермис), слой неклеточного вещества (=базальная мембрана, =мезоглея), гастральную полость. Отметить типы клеток, которые входят в состав клеточных слоев: эпителиально-мышечные клетки, стрекательные клетки, железистые клетки. Нарисовать схему продольного среза гидры и указать перечисленные элементы строения (рис. 20б).

5. Изучить организацию колониальных гидроидных полипов на примере обелии. Под биноклем рассмотреть участок колонии. Отметить общее тело колонии (ценозарк, гидротека, гонотека), перисарк, питающий гидрант с гипостомом и щупальцами, гонангий с бластостилем и медузами. Зарисовать и указать все отмеченные участки колонии (рис. 21).

6. Под микроскопом на постоянных тотальных препаратах изучить морфологию гидромедуз обелии. Найти щупальца, ротовой стебелек, радиальные и кольцевые каналы гастроваскулярной системы, гонады. Зарисовать и отметить на рисунке вышеперечисленные части тела гидромедузы.

**Рисунки в альбоме:** «Общий план строения гидры», «Клеточное строение стенки тела гидры», «Жизненный цикл гидроидного полипа обелии».

**Задание на дом:** строение и жизненные функции сцифомедуз и коралловых полипов.

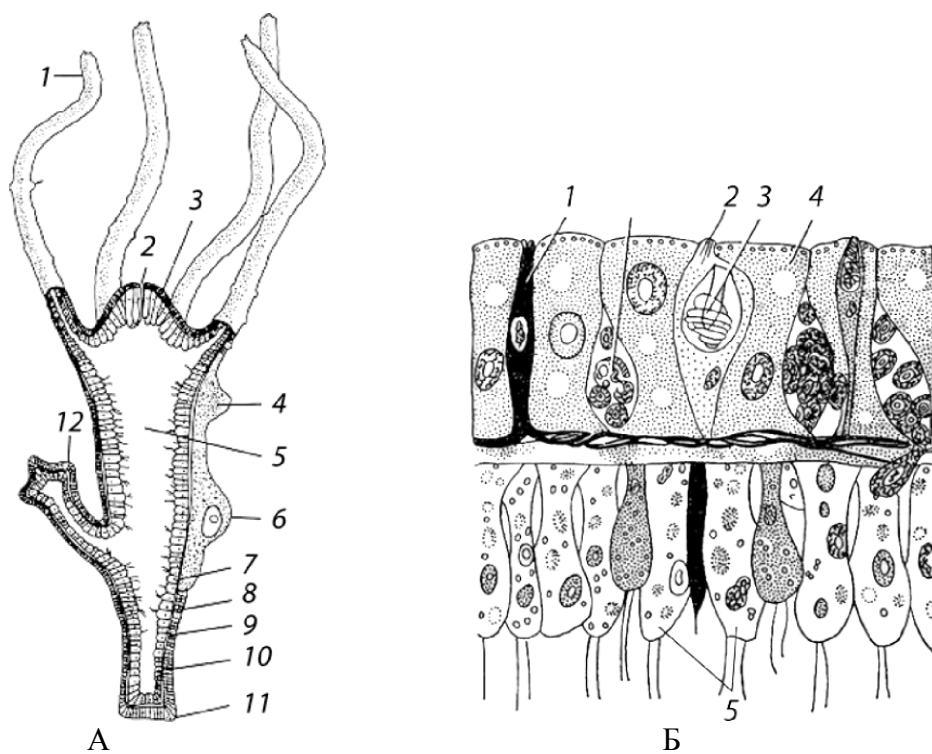


Рис. 20. Строение гидры. А — продольный срез; Б — участок стенки тела. По Гестнеру (см. Догель, 1981).

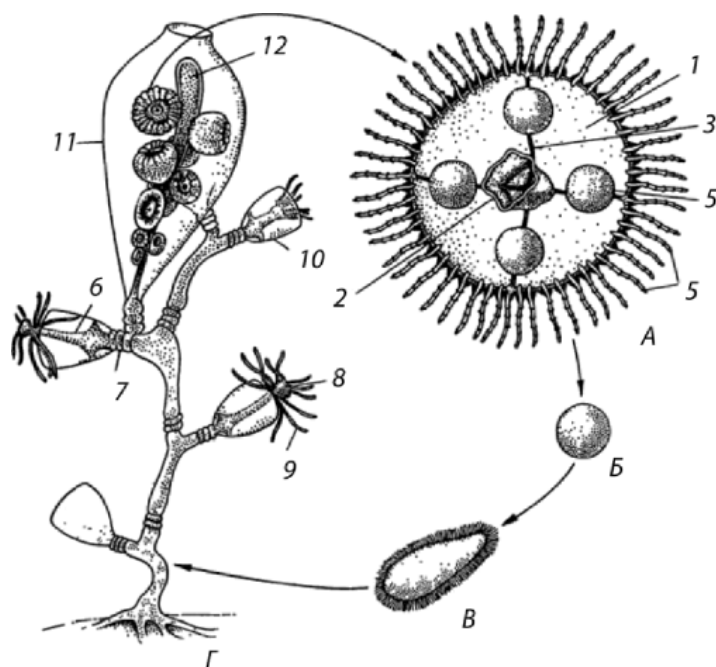


Рис. 21. Строение и цикл развития гидроидного полипа обелии. По Наумову (см. Догель, 1981).

## Занятие №10. КИШЕЧНОПОЛОСТНЫЕ: СЦИФОИДНЫЕ И КОРАЛЛЫ.

*Цель занятия:* познакомиться с особенностями строения и жизненными функциями сцифоидных медуз и коралловых полипов.

*Материал:* фиксированный раздаточный материал аурелии и актинии, продольный и поперечный срез через тело актинии (постоянные препараты).

*Оборудование:* учебные плакаты «Строение и цикл развития *Aurelia aurita*», «Продольный срез актинии», микроскопы, стереомикроскопы.

*Содержание работы:*

1. Записать в альбоме систематическое положение изучаемых объектов:

Тип: Cnidaria

Класс: Scyphozoa

Отряд: Semaestomeae

Семейство: Ulmaridae

Представитель: *Aurelia aurita*.

Класс: Anthozoa

Отряд: Actiniaria Семейство: Actiniidae

Представитель: *Actinia equina*.

2. Изучить морфологию сцифоидных медуз. Под биноклем на раздаточном материале (в чашках Петри) изучить внешний вид *Aurelia aurita*.

Зарисовать и обозначить: ротовые лопасти, краевые щупальца, карманы желудка, радиальные и кольцевые каналы гастроваскулярной системы, ропалии (рис. 22).

3. По учебным плакатам изучить и зарисовать жизненный цикл *Aurelia aurita* (рис. 23).

4. Изучить морфологию шестилучевых коралловых полипов. На раздаточном материале (в чашке Петри) рассмотреть внешний вид актинии *Actinia equina*. Отметить подошву, щупальца, гипостом (оральный диск).

5. Изучить анатомию шестилучевых кораллов. На постоянных препаратах рассмотреть продольный срез через центральную ось тела актинии. Зарисовать внутреннее строение и отметить ротовое отверстие, глотку, сифоноглиф, гастральную полость, септы, мезентерические нити, аконции. (рис. 24).

6. На постоянных препаратах изучить поперечный срез на уровне глотки через тело актинии. Зарисовать и обозначить эпидермис, гастродермис, базальную мембрану, глотку, сифоноглифы, гастральную полость, септы, внутренние и внешние камеры, мышечные валики на септах (рис. 25).

7. По плакатам изучить строение восьмилучевых коралловых полипов. Найти сходство и отличие с шестилучевыми кораллами (рис. 25).

*Рисунки в альбоме:* «Строение сцифоидной медузы», «Цикл развития сцифоидной медузы», «Строение актинии (продольный срез)».

*Задание на дом:* строение, жизненные функции и развитие гребневиков.



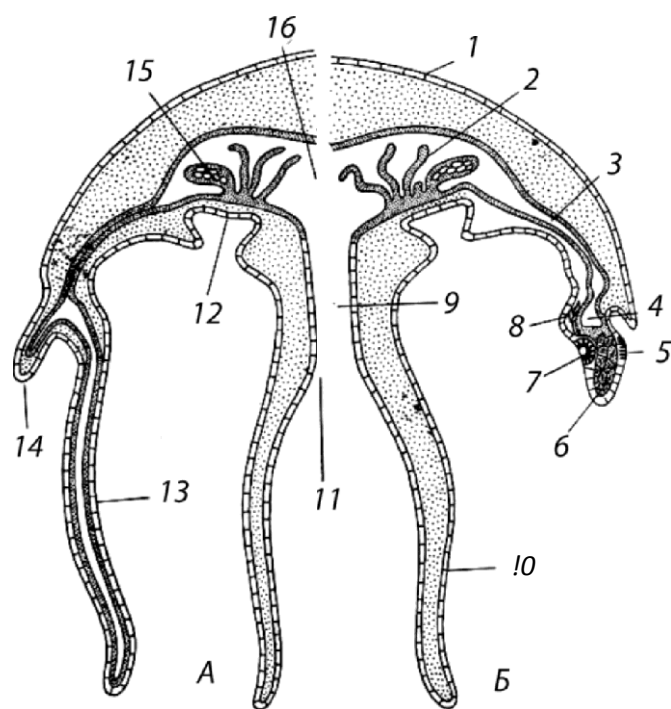


Рис. 22. Строение медузы аурелии. По Жизни животных, 1968.

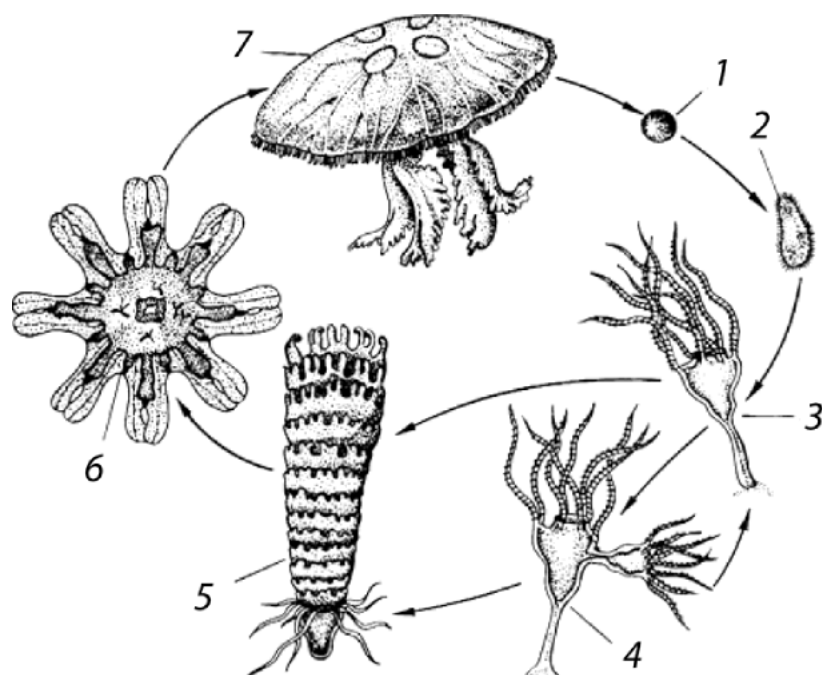


Рис. 23. Цикл развития аурелии ушастой. По Байеру (см. Догель, 1981).

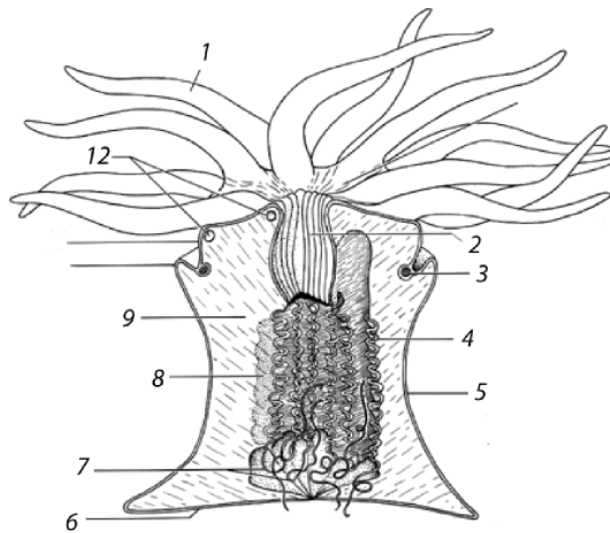


Рис. 24. Продольный срез актинии. По Brian McCloskey.

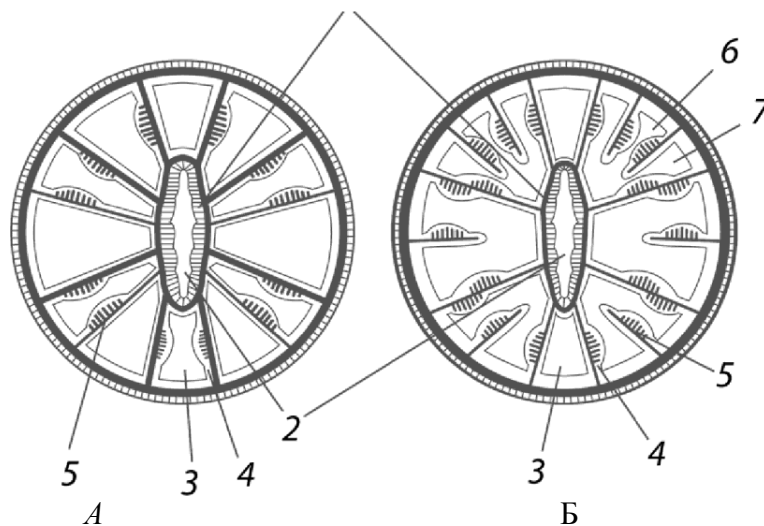


Рис.25. Поперечный срез коралловых полипов. По Encyclopdia Britannica, 1911.

### Занятие №11. СТРОЕНИЕ ГРЕБНЕВИКОВ.

*Цель занятия:* познакомиться с особенностями строения и жизненными функциями гребневиков.

*Материал:* влажные препараты гребневиков.

*Оборудование:* стереомикроскопы, микроскопы, скальпели, пинцеты, препаровальные иглы, предметные и покровные стекла, плакаты со строением гребневиков.

#### Содержание работы:

1. Записать в альбоме систематическое положение гребневика:

Тип: Stenophora

Класс: Tentaculata

Отряд: Cydippida

Семейство: Pleurobrachiidae

Представитель: *Pleurobrachia bachei*.

2. Рассмотреть внешний вид гребневика на влажном препарате. Найти ротовое отверстие, щупальца, ряды гребных пластинок, просвечивающие каналы гастровоскулярной системы, аборальный орган. Зарисовать строение гребневика (рис. 26).

3. Отпрепарировать аборальный орган и сделать временный препарат. Под микроскопом изучить строение аборального органа: колпачок из слившихся ресничек, дужки, статолит, мерцательные бороздки. Зарисовать и отметить детали строения (рис. 27).

Рисунки в альбоме: «Строение гребневика», «Строение аборального органа гребневика».

Задание на дом: контрольная работа по модулю.

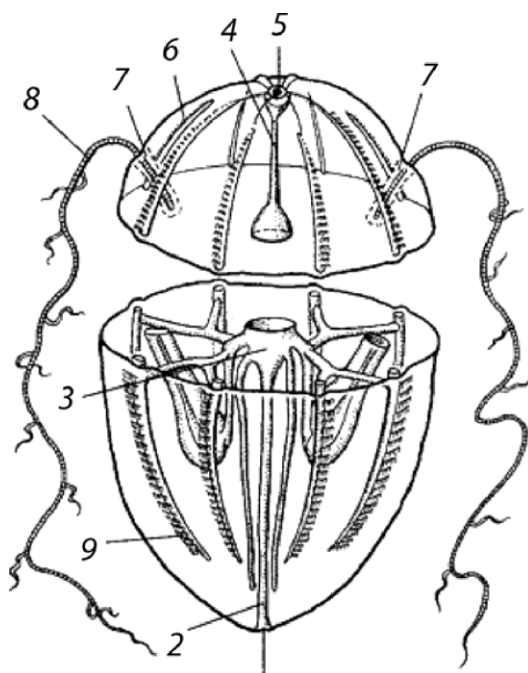


Рис. 26. Строение гребневика. По Гертвигу (см. Догель, 1981).

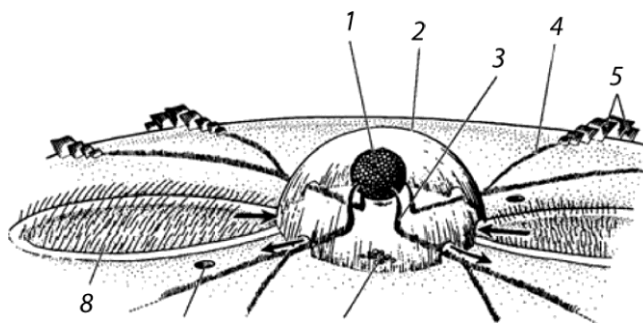


Рис. 27. Строение аборального органа гребневика. По Kaestner, 1984, с изменениями.

**Занятие №12.**  
**КОНТРОЛЬНАЯ РАБОТА ПО МОДУЛЮ «НИЗШИЕ МНОГОКЛЕТОЧНЫЕ.**  
**ДВУСЛОЙНЫЕ».**

Вопросы для самоподготовки.

1. Теории происхождения многоклеточных.
2. Особенности организации пластинчатых.
3. «Извращение» зародышевых листков у губок.
4. Практическое значение губок.
5. Особенности радиально-симметричных животных.
6. Книдоциты: строение, типы.
7. Коралловые рифы, рифообразование.
8. Метагенез и отклонения от его типичной схемы у стрекающих.
9. Полиподий — паразитический представитель книдарий.
10. Кубомедузы.
11. Ставромедузы.
12. Эволюционное значение гребневиков.
13. Жизненные формы гребневиков.
14. Филогенез двуслойных многоклеточных.

Ключевые термины к модулю.

«Низшие многоклеточные. Двуслойные». Геммула Медуза Почкование Архециты Амфибластула, Лейкоидный уровень Спонгин, Вольвенты Стробила Планула Полип Статоцист Паренхимула Спикула Пенетранты Сцифистома Коллобласты, Планула Мезоглея Хоаноциты Колленциты, Сикоидный уровень Склеробласт Гастральная полость Ропалии Аборальный орган, Интерстициальные клетки, Метагенез Оскулюм Пинакоциты, Атриальная полость, Глютинанты Эфира, Асконоидный уровень.

*Задание на дом:* организация плоских ресничных червей турбеллярий.

**МОДУЛЬ №3. «ПАРЕНХИМАТОЗНЫЕ И СХИЗОЦЕЛЬНЫЕ ЧЕРВИ».**

**Занятие №13.**  
**РЕСНИЧНЫЕ ЧЕРВИ - ТУРБЕЛЛЯРИИ.**

*Цель занятия:* изучить строение и развитие свободноживущих плоских червей на примере молочно-белой планарии *Dendrocoelum lacteum*.

*Материал:* живые планарии из аквариумов, влажные и тотальные препараты турбеллярий.

*Оборудование:* микроскопы, стереомикроскопы, чашки Петри, пинцеты, препаровальные иглы, плакаты «Внутреннее строение планарии», «Поперечный срез планарии».

**Содержание работы:**

1. Записать в альбоме систематическое положение планарии:  
Тип: Plathelminthes  
Класс: Turbellaria  
Отряд: Tricladida  
Семейство: Planariidae  
Представитель: *Dendrocoelum lacteum*.
2. Рассмотреть под биноклем и зарисовать живого червя. Отметить на рисунке

присасывательную бороздку, головные лопасти, глаза, ветви кишечника и глотку, которые обычно просвечивают через покровы (рис. 28).

3. Поместить живую планарию в чашку Петри и понаблюдать за ее движением. Отметить движение и колебание ресничек покровного эпителия, отметить волнообразное движение края тела. Понаблюдать за реакцией при раздражении планарии (прикрепление к субстрату присасывательной бороздкой, резкое сокращение, подтягивание тела к переднему концу — шагающее движение).

4. Поместить планарию в каплю воды на предметное стекло, накрыть ее покровным стеклом с восковыми ножками и слегка придавить стекло препаровальной иглой. Понаблюдать за движением ресничек покровного эпителия под микроскопом.

5. Изучить пищеварительную систему планарии на постоянных тотальных препаратах. Найти рот, мускулистую глотку, окруженную глоточным карманом, три ветви средней кишки (рис. 28).

6. Изучить поперечный срез планарии на готовых препаратах. Рассмотреть элементы кожно-мускульного мешка. Под ресничным эпителием и базальной мембраной расположены слои кольцевых, диагональных и продольных мышц. Промежутки между внутренними органами и стенками тела заполнены клетками паренхимы, которые имеют разнообразную неправильную форму и рыхло соединены друг с другом.

7. Изучить по рисункам строение протонефридиев и зарисовать в альбоме. Отметить ядро, терминальную клетку, жгутики, трубчатую клетку, ядро трубчатой клетки (рис. 29).

*Рисунки в альбоме: «Строение планарии», «Строение протонефридия турбеллярий».*

*Задание на дом: строение и жизненные циклы сосальщиков на примере кошачьей двуустки.*

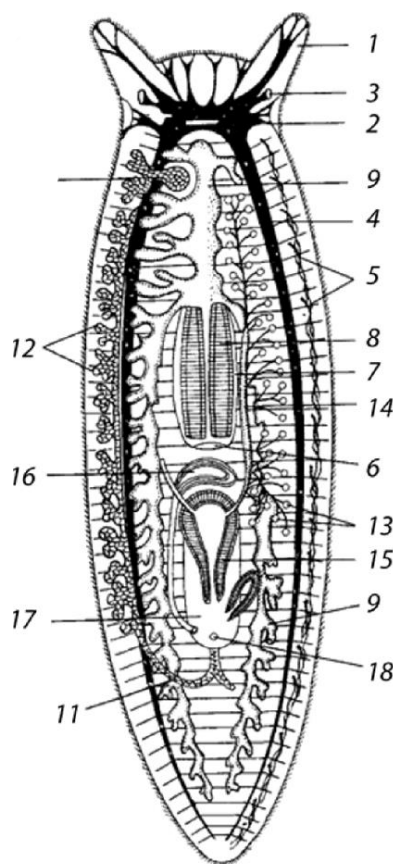


Рис. 28. Строение планарии. По Граффу (см. Догель, 1981).



Рис. 29. Строение концевой участка протонефридия. По Rohge, Walson (1991), Ehlers (1985), с дополнениями (См. Вестхайде и Ригер, 2008).

#### **Занятие №14. СТРОЕНИЕ И ЦИКЛЫ РАЗВИТИЯ СОСАЛЬЩИКОВ.**

*Цель занятия:* изучить строение и жизненный цикл сосальщиков на примере кошачьей двуустки. Познакомиться с разнообразием сосальщиков.

*Материал:* тотальные препараты кошачьей двуустки, ланцетовидной двуустки, печеночного сосальщика, препараты яиц сосальщиков, микропрепараты личиночных стадий сосальщиков.

*Оборудование:* микроскопы, стереомикроскопы, плакаты со строением и циклами развития сосальщиков.

#### **Содержание работы:**

1. Записать в альбоме систематическое положение кошачьей двуустки:

Тип: Plathelminthes

Класс: Trematoda

Отряд: Plagiorchiida

Семейство: Opisthorchiidae

Представитель: *Opisthorchis felineus*.

2. Рассмотреть под биноклем общий вид сосальщика. Обратить внимание на форму тела и размеры. Найти ротовую и брюшную присоски.

3. На плакате изучить строение покровов тела паразитических плоских червей — неоцермиса (тегумента). Зарисовать и обозначить детали строения (рис. 30).

4. Изучить под микроскопом внутреннее строение сосальщиков на примере кошачьей двуустки. Рассмотреть пищеварительную систему и отметить глотку, пищевод, ветви кишечника. Рассмотреть выделительную систему и отметить главный и боковые каналы. Рассмотреть строение половой системы (рис. 31).

5. Найти на рисунке желточники, яичник, оотип, матку, семенники, семявыносящие каналы, сумку цирруса. Зарисовать строение кошачьей двуустки и обозначить перечисленные органы (рис. 32).

6. Сравнить внутреннее строение кошачьего и ланцетовидного сосальщиков. Отметить следующие отличия: у кошачьей двуустки семенники расположены в задней части тела позади матки, а у ланцетовидной — в передней, перед маткой.

7. Под микроскопом изучить строение яиц разных видов сосальщиков, отметить отличия в строении, связанные с различиями жизненных циклов у разных видов.

8. На готовых микропрепаратах изучить отдельные личиночные стадии сосальщиков. Зарисовать цикл развития кошачьей двуустки, обозначить все личиночные стадии, указать промежуточных и основных хозяев (рис. 33).

*Рисунки в альбоме: «Строение кошачьей двуустки», «Цикл развития кошачьей двуустки».*

*Задание на дом: строение и жизненные циклы ленточных червей.*

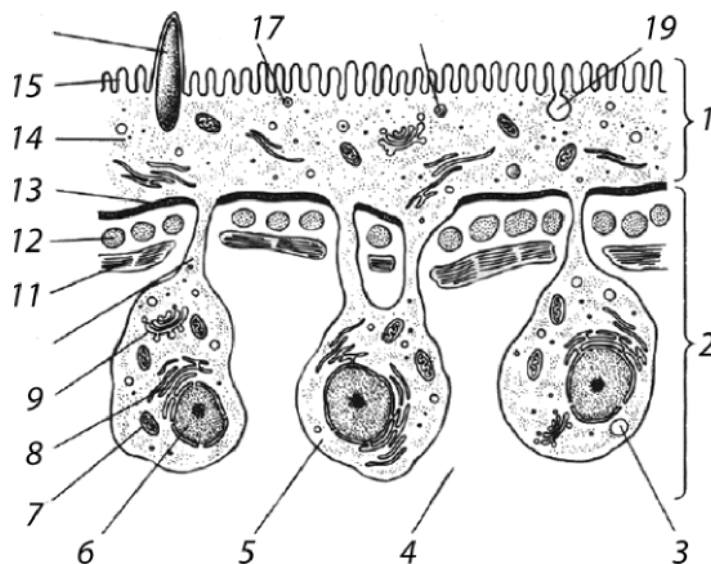


Рис. 30. Строение неодермиса сосальщика. По Бернс и др., 2008.



Рис. 31. Схема строения половой системы сосальщиков. По Mehlhorn (См. Вестхайде и Ригер, 2008).

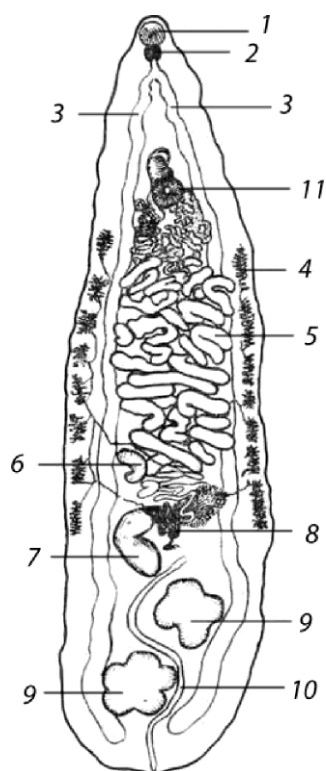


Рис. 32. Строение мариты кошачьей двуустки. По Брауну (см. Догель, 1981).

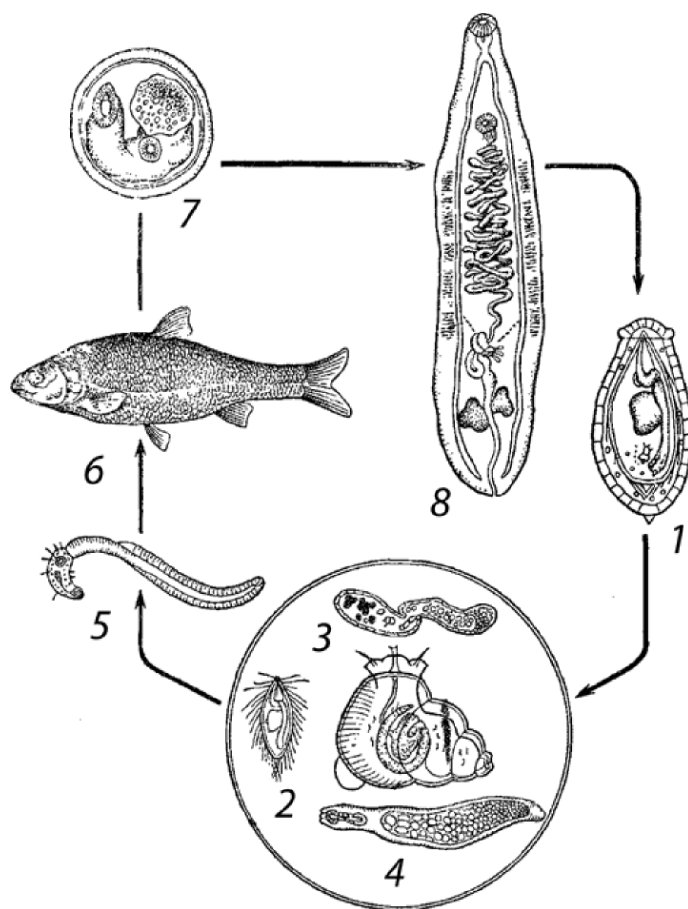


Рис. 33. Цикл развития кошачьей двуустки. По Ярыгину, 1984.



## Занятие №15. СТРОЕНИЕ И ЦИКЛЫ РАЗВИТИЯ ЛЕНТОЧНЫХ ЧЕРВЕЙ.

**Цель занятия:** изучить строение и жизненный цикл бычьего солитера. Познакомиться с разнообразием ленточных червей.

**Материал:** влажные демонстрационные препараты бычьего цепня, препараты различных участков тела червя и стадий его развития (яйца, финны); влажные препараты свиного цепня и широкого лентеца, готовые препараты карликового и тыквовидного цепней.

**Оборудование:** микроскопы, стереомикроскопы, ручная лупа, пинцеты и препаровальные иглы, плакаты с циклами развития ленточных червей, настольные наглядные пособия сколексов червей.

### Содержание работы:

1. Записать в альбоме систематическое положение изучаемых объектов:

Тип: Plathelminthes

Класс: Cestoda

Отряд: Cyclophyllidea

Семейство: Taeniidae

Представитель: *Taenia solium*,

Представитель: *Taeniarhynchus saginatus*.

Отряд: Pseudophyllidea

Семейство: Diphyllbothriidae

Представитель: *Diphyllbothrium latum*.

2. Рассмотреть общий вид бычьего цепня с помощью ручной лупы. Обратить внимание на различные формы члеников переднего и заднего концов стробилы. Найти головку (сколекс), шейку, рассмотреть членики (проглоттиды). Размеры члеников увеличиваются по мере удаления от шейки.

3. Рассмотреть при малом увеличении микроскопа готовый препарат сколекса. Отметить размеры (1-2мм в диаметре). Найти органы прикрепления: четыре мускулистые присоски. Зарисовать (рис. 34а).

4. Рассмотреть при малом увеличении микроскопа окрашенный препарат гермафродитного членика бычьего цепня. Найти проходящие по бокам членика выделительные каналы. Параллельно им, ближе к краю членика, тянутся два нервных ствола. Все остальное пространство в паренхиме членика почти полностью занято органами размножения. Отметить детали строения мужской половой системы (семенники, семяпровод, семяизвергательный канал, пронизывающий циррус) и женской (оотип, яйцевод, яичник, влагалище, желточники, матка). Зарисовать строение гермафродитного членика и обозначить перечисленные органы (рис. 35).

5. Рассмотреть под биноклем строение зрелого членика бычьего цепня. Обратить внимание на форму матки. Матка закрытая, т.е. не имеет сообщения с внешней средой. Подсчитать основные ветви матки по одной стороне. Рассмотреть отдельные органы, оставшиеся после редукции гермафродитной половой системы.

6. Рассмотреть под биноклем строение зрелого членика у свиного солитера и широкого лентеца. Отметить отличия в строении матки у трех изучаемых видов (рис. 34).

7. Под микроскопом рассмотреть строение яиц цепней и лентеца. Отметить различия в строении, связанные с развитием в разной среде.

8. Рассмотреть при малом увеличении микроскопа микропрепарат финны невооруженного цепня: сколекс с присосками, шейку и пузырь, из которого вывернулась головка.

9. Изучить цикл развития бычьего цепня по схеме. Зарисовать цикл развития, отметить промежуточного и окончательного хозяина (рис.36).

10. Сравнить цикл развития бычьего цепня и широкого лентеца, отметить различия в стадиях развития (рис. 37).

11. Познакомиться с разнообразием цестод.

12. Рассмотреть подмикроскопом готовые препараты карликового и огуречного цепней.

Рисунки в альбоме: «Строение сколексов ленточных червей», «Строение гермафродитного членика бычьего цепня», «Цикл развития свиного цепня».

Задание на дом: первичнополостные черви — коловратки.

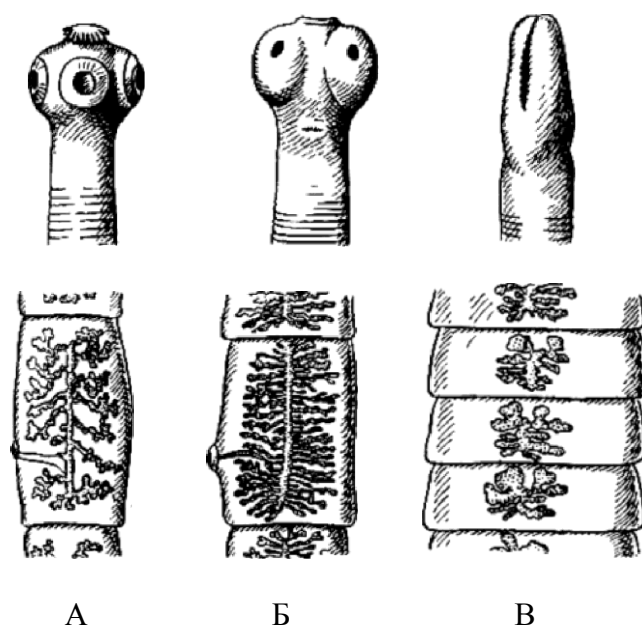


Рис. 34. Сколексы (сверху) и зрелые членики (снизу) ленточных червей: А — свиного цепня; Б — бычьего цепня; В — широкого лентеца. Из Жизни животных, 1968.

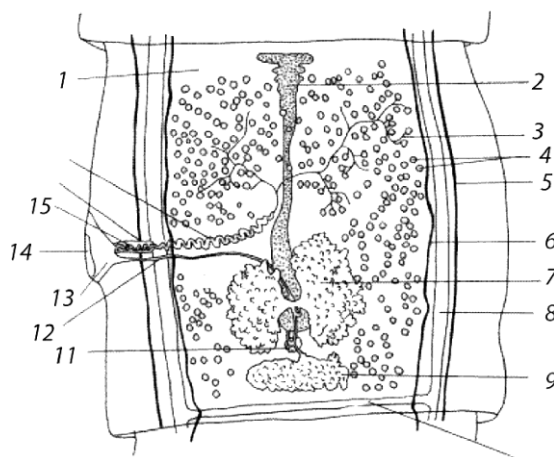


Рис.35.Строение гермафродитного членика бычьего цепня. По Полянскому (см. Догель, 1981).

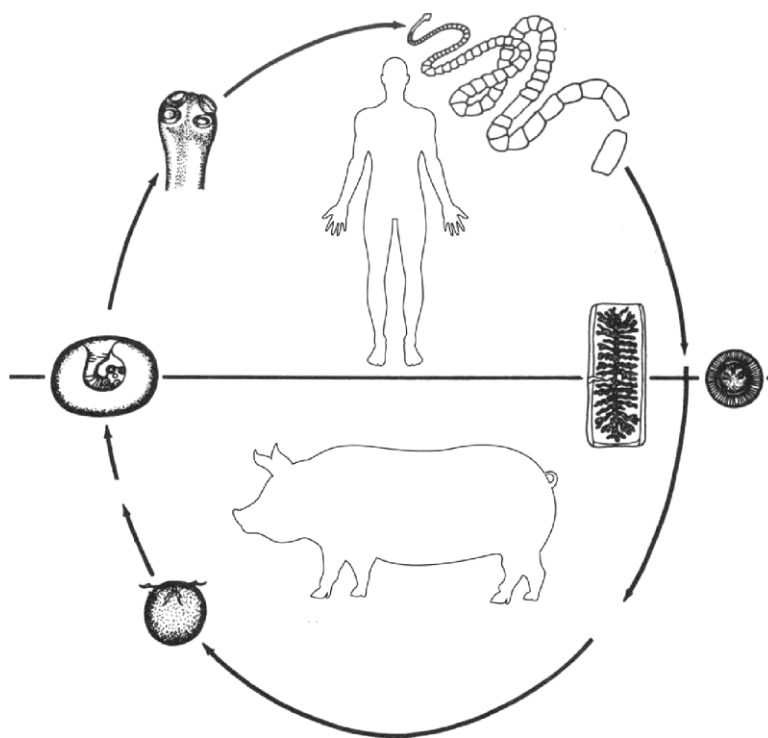


Рис. 36. Схема жизненного цикла свиного цепня. Оригинал.

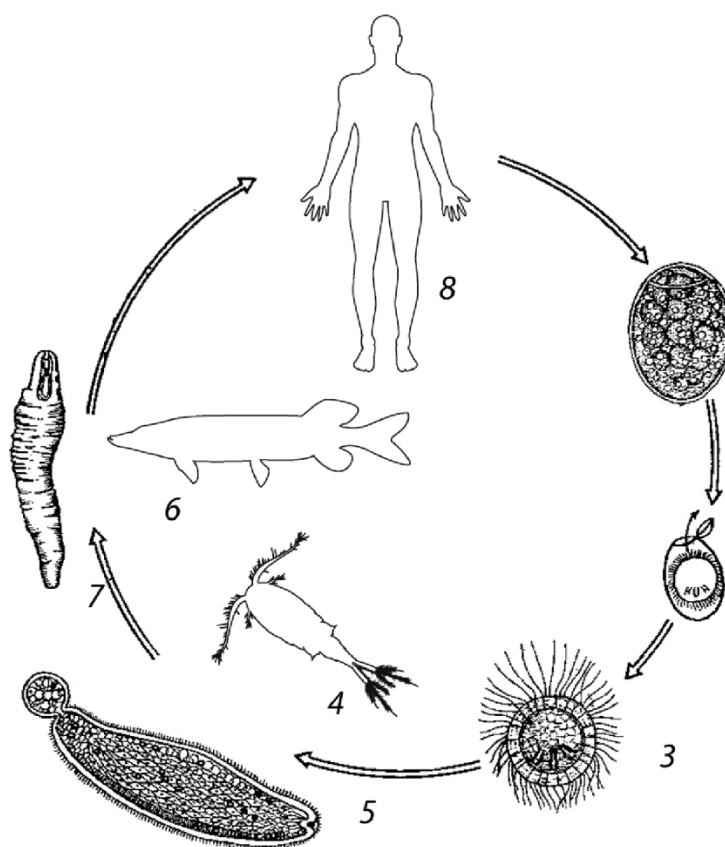


Рис. 37. Схема жизненного цикла широкого лентеца. Оригинал.

## ЗАНЯТИЕ № 16. КОЛОВРАТКИ.

*Цель занятия:* познакомиться со строением и разнообразием коловраток.

*Материал:* готовые микропрепараты коловраток, фиксированный материал, пробы воды из аквариума.

*Оборудование:* микроскопы, стереомикроскопы, предметные и покровные стекла, пипетки, фильтровальная бумага, препаровальные иглы, вата, йод, плакаты со строением и разнообразием коловраток, определительные таблицы по коловраткам.

### Содержание работы:

1. Записать в альбоме систематическое положение изучаемых объектов:

Тип: Rotifera

Класс: Eurotatoria

Отряд: Ploima

Семейство: Brachionidae

Представитель: *Brachionus* sp.

Представитель: *Keratella* sp.

Семейство: Asplanchnidae

Представитель: *Asplanchna* sp.

2. Рассмотреть под большим увеличением микроскопа (40х, 60х) готовые препараты коловраток (брахионусы). В типичных случаях можно выделить: головной конец, вооруженный коловращательным аппаратом, туловище и хвостовой отдел, называемый ногой. Нога заканчивается двухвершинной вилкой или пальцами.

Обратить внимание на строение коловращательного аппарата. Этот аппарат состоит из сложного комплекса ресничек, расположенных часто двумя кругами.

Можно отметить кольцевые складки наружных покровов, связанные со способностью коловраток сокращать свое тело.

3. Изготовить временные препараты из имеющихся проб воды, взятых из водоемов, соскобов со стенок аквариумов, лабораторных культур. На препарате найти живых коловраток, понаблюдать за их передвижением и питанием.

4. Обездвижить коловраток при помощи йода и на большом увеличении микроскопа изучить их строение. Зарисовать (рис. 38).

5. Пользуясь учебными плакатами, определительными таблицами и методическими указаниями, определить обнаруженные виды ресничных простейших.

6. Записать в альбоме систематическое положение обнаруженных представителей. Зарисовать несколько найденных и идентифицированных видов коловраток (керателла, брахионус, аспланхна) (рис. 39)

7. Пользуясь учебными плакатами и иллюстративным материалом, изучить особенности жизненного цикла коловраток, отметить чередование поколений и явление цикломорфоза. Зарисовать схему жизненного цикла (рис. 40).

*Рисунки в альбоме:* «Строение коловратки», «Различные представители коловраток», «Схема жизненного цикла коловраток» (на примере брахионуса).

*Задание на дом:* строение и циклы развития нематод.

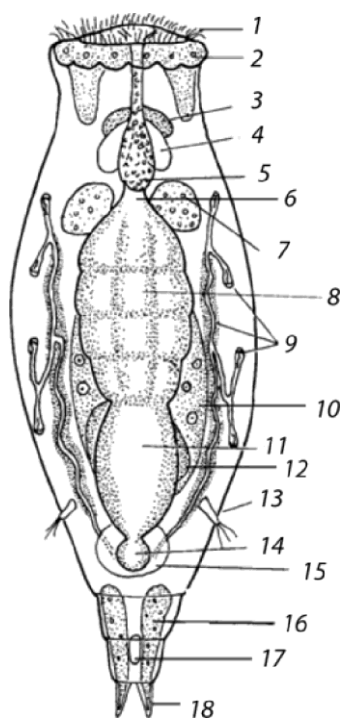


Рис. 38. Строение коловратки. По Ремапе, 1932.

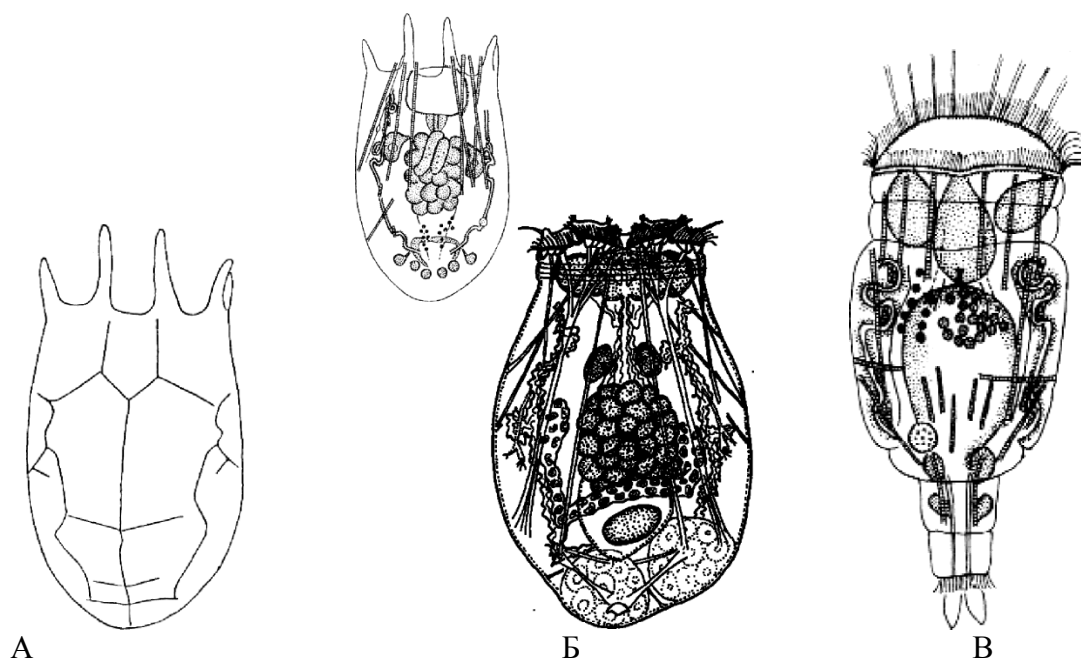


Рис. 39. Различные представители коловраток: А — керателла, Б — аспляхна, В — брахионус. По Кутиковой, 1970.

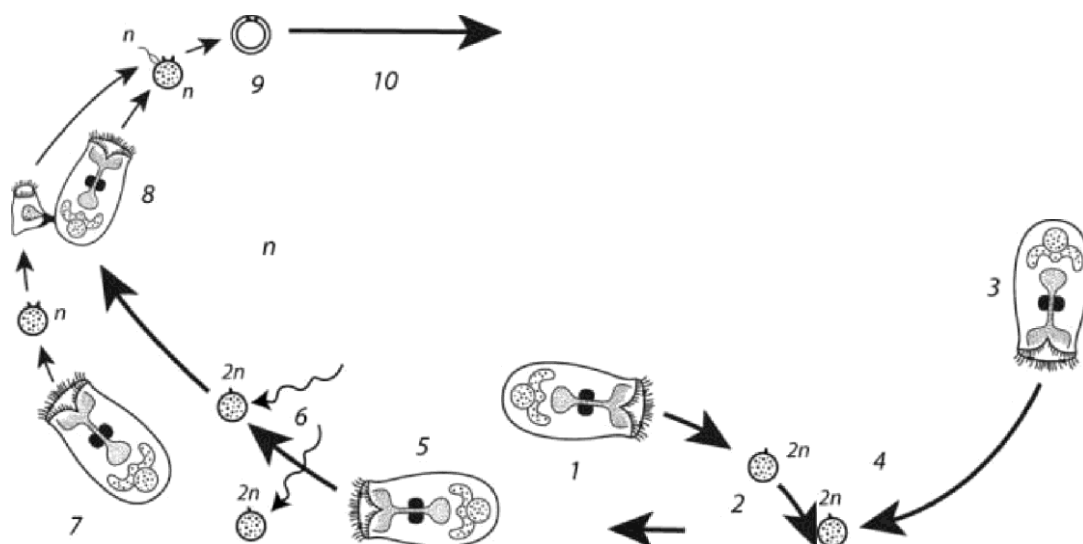


Рис. 40. Схема жизненного цикла коловраток. По Birky и Gilbert, 1971.

### Занятие №17. СТРОЕНИЕ И ЦИКЛЫ РАЗВИТИЯ НЕМАТОД.

**Цель занятия:** познакомиться с особенностями организации и циклами развития круглых паразитических червей.

**Материал:** фиксированные свиные аскариды, готовые препараты поперечных срезов аскариды, тотальные микроскопические препараты трихинеллы, микроскопические препараты инкапсулированных личинок трихинеллы, влажные препараты различных представителей нематод.

**Оборудование:** ручные лупы, стереомикроскопы, микроскопы, препаровальные ванночки, пинцеты, скальпели, препаровальные иглы, булавки, плакаты со строением и циклом развития человеческой аскариды и трихинеллы.

#### Содержание работы:

1. Записать в альбоме систематическое положение изучаемых объектов:

Тип: Nematoda

Класс: Secernentea

Отряд: Ascaridida

Семейство: Ascarididae

Представитель: *Ascaris lumbricoides*.

Класс: Adenophorea

Отряд: Trichocephalida

Семейство: Trichinellidae

Представитель: *Trichinella spiralis*.

2. Рассмотреть свиную аскариду в препаровальной ванночке с восковым дном. Найти отличия самца от самки по размерам, по форме заднего конца тела и расположению полового отверстия. Самцы отличаются меньшими размерами, загнутым в виде крючка задним концом тела и отсутствием специального полового отверстия.

3. Приколоть аскариду булавками ко дну ванночки брюшной стороной вниз. Одна

булавка вкалывается в передний, другая — в задний конец тела. Придерживая червя пинцетом, сделать продольный разрез по средней части тела, пользуясь скальпелем. С помощью булавок закрепить края тела вскрытой аскариды ко дну ванночки.

4. Рассмотреть общее расположение органов вскрытой аскариды. Найти органы пищеварительной системы (рот, глотка, пищевод, средняя и задняя кишка), выделительной системы (валики гиподермы, звездчатые клетки), половой системы (влагалище, матка, яйцевод, яичник). Изучить различия в строении половой системы самца и самки. Зарисовать вскрытую аскариду и обозначить внутренние органы (рис. 41).

5. Под микроскопом рассмотреть поперечный срез аскариды. На срезе найти кожно-мышечный мешок с кутикулой, гиподермой и слоем мышечных клеток. Обратить внимание на протоплазматические выросты мышечных клеток. Найти боковые валики гиподермы. Рассмотреть органы, лежащие в полости тела: кишечник, две матки, яйцеводы и яичники. Зарисовать поперечный срез самки аскариды (рис. 42).

6. Изучить жизненный цикл аскариды по учебному плакату. Рассмотреть под микроскопом яйца и отметить приспособления к сохранению в почве. Зарисовать схему жизненного цикла (рис. 43).

7. Рассмотреть тотальный препарат самца и самки трихинелл. Отметить форму тела и размеры.

8. Познакомиться с жизненным циклом трихинеллы по учебному плакату.

9. Изучить микроскопический препарат инкапсулированных личинок трихинелл в мышцах. Рассмотреть при малом и большом увеличениях микроскопа волокна поперечно-полосатой мускулатуры, найти в них капсулы с трихинеллами (рис. 44).

*Рисунки в альбоме: «Внутреннее строение аскариды», «Поперечный срез самки аскариды», «Схема жизненного цикла человеческой аскариды»*

*Задание на дом: контрольная работа по модулю.*

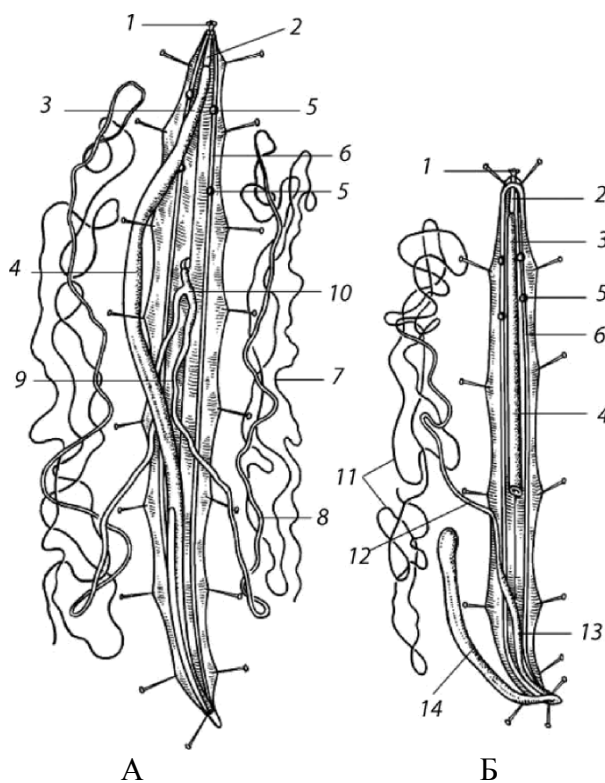


Рис. 41. Строение человеческой аскариды. По Стрелкову (см. Догель, 1981).

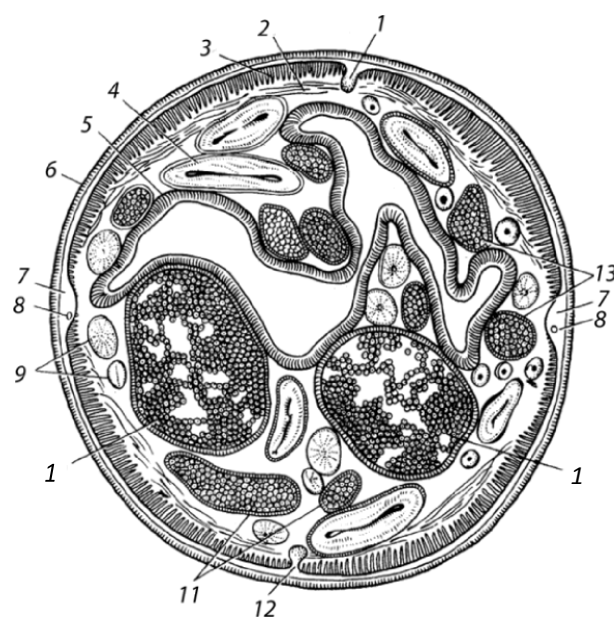


Рис. 42. Поперечный срез самки человеческой аскариды. По Чебышеву, 2012.

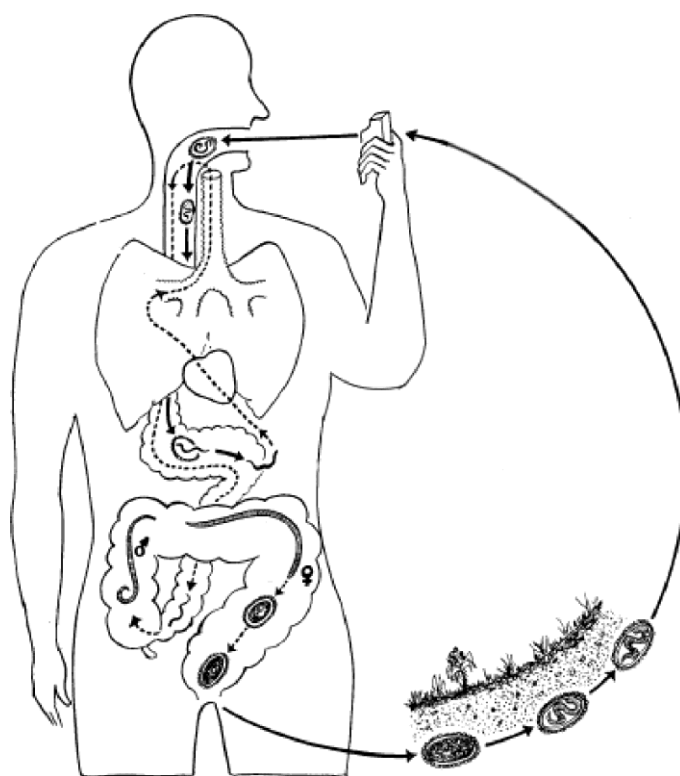


Рис. 43. Схема жизненного цикла аскариды. Из открытых интернет-источников



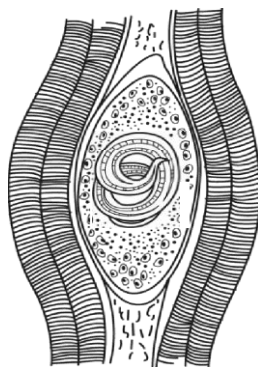


Рис. 44. Личинка трихинеллы в мышцах. По Клаусу (см. Догель, 1981).

### Занятие № 18. КОНТРОЛЬНАЯ РАБОТА ПО МОДУЛЮ «ПАРЕНХИМАТОЗНЫЕ И СХИЗОЦЕЛЬНЫЕ ЧЕРВИ».

Вопросы для самоподготовки.

1. Билатеральная симметрия. Трехслойность.
2. Общая организация плоских червей.
3. Бескишечные турбеллярии.
4. Особенности строения протонефридиальной выделительной системы.
5. Особенности строения ортогональной нервной системы.
6. Эволюция пищеварительной системы у низших трехслойных животных.
7. Схема жизненного цикла сосальщиков.
8. Схема жизненного цикла ленточных червей.
9. Нематоды — геогельминты. Основные представители и их жизненные циклы.
10. Нематоды — биогельминты. Основные представители и их жизненные циклы.
11. Волосатики. Строение. Жизненный цикл.
12. Проблемы филогенеза первичнополостных червей. Современные системы.

Ключевые термины к модулю.

«Паренхиматозные и схизоцельные черви», Амфиды Бульбус Гиподерма Комиссура Коннектива Кутикула Марита Метациркий Мираций Онкосфера Оотип Ортогон Папиллы Партеногенез Циртоциты Проглоттида, Протонефридий Рабдиты, Редии, Семяприемник Цикломорфоз Первичная полость, Билатеральная симметрия Адолескария Биогельминты Геогельминты, Сколекс Ботрии Процеркоид Тегумент Плероцеркоид Спороциста Циррус, Шейная железа Кораций Масакс Эутелия, Коловращательный аппарат.

### МОДУЛЬ №4 «КОЛЬЧАТЫЕ ЧЕРВИ. МОЛЛЮСКИ».

#### Занятие № 19. МНОГОЩЕТИНКОВЫЕ ЧЕРВИ.

*Цель занятия:* познакомиться со строением и жизненными функциями кольчатых червей на примере полихет.

*Материал:* влажные препараты нереиды и пескожила, микропрепараты пароподий нереид.

*Оборудование:* микроскопы, стереомикроскопы, учебные плакаты со строением многощетинковых червей, пинцеты, препаровальные иглы, чашки Петри.

### Содержание работы:

1. Записать в альбоме систематическое положение изучаемого объекта:

Тип: Annelida

Класс: Polychaeta

Отряд: Aciculata

Семейство: Nereidae

Представитель: *Nereis pelagica*.

2. Рассмотреть внешнее строение нереиды в чашке Петри. Обратить внимание на форму и сегментацию тела, различие между спинной и брюшной сторонами. Найти головной и туловищные отделы, анальный сегмент.

3. Рассмотреть головной отдел. Найти головную лопасть, ротовое отверстие, пару толстых пальп, пару антенн и четыре пары длинных тонких усиков. Зарисовать переднюю часть тела нереиды (рис. 1).

4. Рассмотреть при малом увеличении микроскопа параподию нереиды. Найти две ветви параподии □ спинную и брюшную (ното- и невроподию). Найти спинной и брюшной усики. Рассмотреть пучки крепких прозрачных щетинок, торчащих из вершины каждой ветви, и толстые опорные щетинки (ацикулы). Зарисовать строение параподии (рис. 2).

5. Рассмотреть строение пескожила. Отметить изменение формы тела и редукцию параподий в связи с роющим образом жизни.

6. По плакатам изучить внутреннее строение и развитие полихет.

Рисунки в альбоме: «Внешнее строение нереиды», «Строение параподий нереиды».

Задание на дом: строение малощетинковых червей на примере и пиявок.

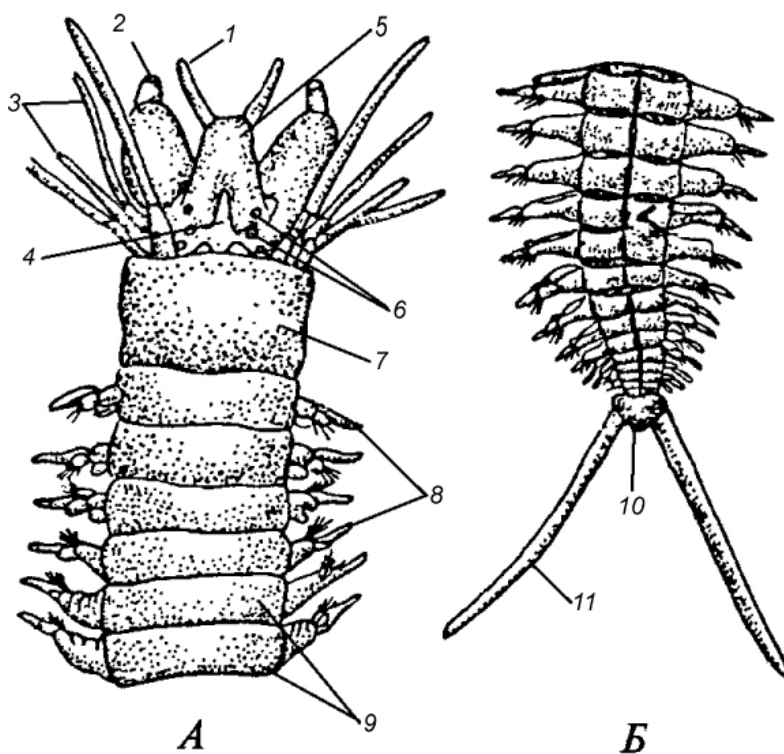


Рис. 1. Внешнее строение нереиды. А □ передний конец, Б □ задний конец. По Иванову (см. Догель, 1981).

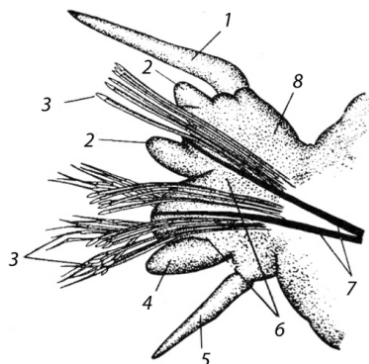


Рис. 2. Строение параподии nereиды. По Иванову (см. Догель, 1981).

### Занятие № 20.

### МАЛОЩЕТИНКОВЫЕ ЧЕРВИ, ИЛИ ОЛИГОХЕТЫ.

**Цель занятия:** познакомиться со строением и жизненными функциями олигохет на примере дождевого червя.

**Материал:** Влажный препарат вскрытого дождевого червя, микропрепараты поперечного среза дождевого червя и пиявки, живые и фиксированные дождевые черви, пиявки, трубчонники.

**Оборудование:** микроскопы, стереомикроскопы, лупы, фиксированные дождевые черви, ванночки с парафиновым дном, скальпели, пинцеты, препаровальные иглы, булавки, плакаты со строением олигохет и пиявок.

#### Содержание работы:

1. Записать в альбоме систематическое положение изучаемых объектов:

Тип: Annelida

Класс: Oligochaeta

Отряд: Nartotaxida

Семейство: Lumbricidae

Представитель: *Lumbricus terrestris*.

Класс: Nyrudinea

Отряд: Arhynchobdellida

Семейство: Hirudinidae

Представитель: *Hirudo medicinalis*.

2. Пользуясь ручной лупой и стереомикроскопом, рассмотреть внешнее строение дождевого червя. Обратить внимание, что тело состоит из большого числа колец. Найти спинную (более темную) и брюшную сторону (более светлую) тела, передний и задний отдел.

3. Рассмотреть передний конец тела. В области 32-37 сегмента имеется поясок, богатый слизистыми железами. Найти ротовое отверстие.

4. Провести пальцами по брюшной стороне червя в направлении от заднего конца тела к переднему и отметить наличие щетинок. Убедиться в том, что тело червя покрыто гладкой блестящей кутикулой и богато слизистыми железами.

5. Положить живого червя на лист бумаги и понаблюдать за его движением. Ознакомиться с характерным для него типом движения путем перистальтических сокращений тела. Послушать шелестящий звук во время движения, вызываемый царапаньем бумаги щетинками.

6. Положить свежееубитого дождевого червя в препаровальную ванночку спиной вверх. Закрепить булавками передний и задний конец. Сделать продольный разрез кожно-мускульного мешка скальпелем со спинной стороны. Край надреза отогнуть и прикрепить булавками к парафиновому дну ванночки.

7. Найти кишечник и изучить его отделы (рот, глотка, пищевод, зоб, желудок, среднюю и заднюю кишку). Рассмотреть по бокам кишечника поперечные перегородки - диссепименты.

8. Рассмотреть хорошо заметные на фоне кишечника основные сосуды кровеносной системы ярко-красного цвета. Найти спинной кровеносный сосуд и брюшной кровеносный сосуд, приподняв перерезанную часть кишки. Отметить многочисленные комиссуры, огибающие стенки кишечника. В области пищевода найти так называемые «сердца».

9. Удалить кишечник в нескольких сегментах, найти и изучить строение метанефридиев. Для этого вырезать диссепимент с прилежащим к нему метанефридием и рассмотреть его в капле воды при малом увеличении микроскопа.

10. Рассмотреть с помощью лупы брюшную нервную цепочку.

11. Удалить пищевод и зоб, будет видна половая система червя. Бросаются в глаза 3 пары семенных мешков белого цвета. Половые железы (семенники и яичники) очень малы и рассмотреть их трудно. Хорошо различимы в период размножения. Зарисовать внутреннее строение дождевого червя (рис. 3).

12. Рассмотреть при малом увеличении микроскопа готовый препарат поперечного среза червя. Отметить строение стенки тела: кутикулу, эпидермис, кольцевой и продольный слой мускулатуры, перитонеальный эпителий. Найти спинной кровеносный сосуд, тифлозоль, брюшной кровеносный сосуд, брюшную нервную цепочку, субневральный сосуд, метанефридии. Зарисовать (рис. 4).

13. Рассмотреть влажные препараты разных видов пиявок □ близкой к олигохетам специализированной группы аннелид. Отметить отличия во внешнем строении.

*Рисунки в альбоме: «Внутреннее строение дождевого червя», «Поперечный срез дождевого червя», «Внутреннее строение пиявки».*

*Задание на дом: строение брюхоногих моллюсков.*

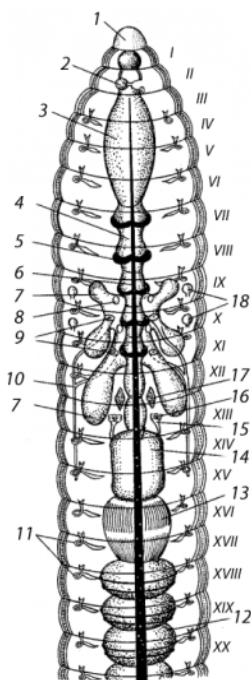


Рис. 3. Внутреннее строение дождевого червя. По Вурмбаху (см. Догель, 1981).

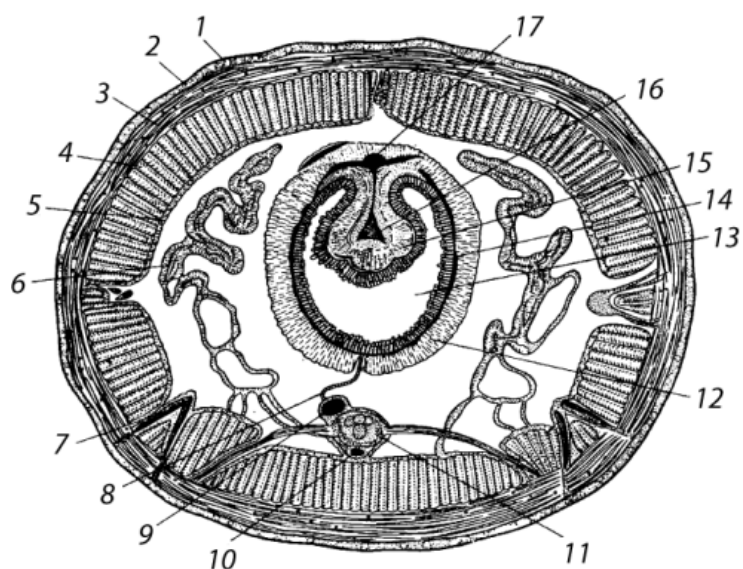


Рис.4. Поперечный срез дождевого червя. По Петрушевскому (см. Догель, 1981).

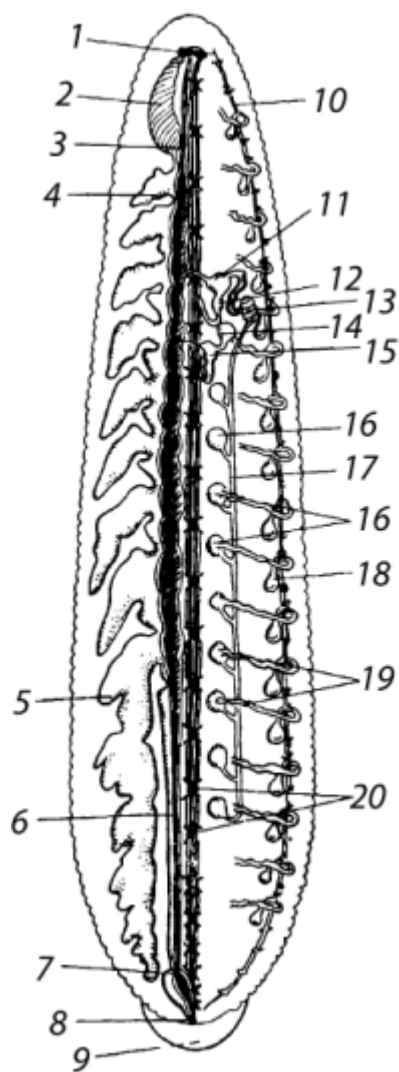


Рис. 5. Внутреннее строение пиявки. По Вурмбаху (см. Догель, 1981).

## Занятие № 21. БРЮХОНОГИЕ МОЛЛЮСКИ.

**Цель занятия:** познакомиться с внешним и внутренним строением брюхоногих моллюсков на примере виноградной улитки.

**Материал:** влажные препараты виноградной улитки или прудовика, раковины разных видов брюхоногих моллюсков.

**Оборудование:** стереомикроскопы, плакаты по внешнему и внутреннему строению виноградной улитки, плакаты с разнообразием брюхоногих моллюсков.

### Содержание работы:

1. Записать в альбоме систематическое положение изучаемого объекта:

Тип: Mollusca

Класс: Gastropoda

Отряд: Pulmonata

Семейство: Helicidae

Представитель: *Helix pomatia*.

2. Рассмотреть внешнее строение виноградной улитки. Найти голову, туловище и ногу. На голове найти две пары щупалец □ губные и глазные, между головой и передним концом ноги □ ротовое отверстие. Рассмотреть под глазным щупальцем с правой стороны половое отверстие. С этой же стороны под краем мантии обнаружить дыхательное и анальное отверстие. Зарисовать (рис. 6).

3. Рассмотреть строение раковины. Она цельная и закручена вправо. Найти устье, завиток, вершину. На примере других представителей показать левозакрученную раковинку.

4. На влажном препарате вскрытой виноградной улитки рассмотреть внутреннее строение. Найти пищеварительную, кровеносную, дыхательную, выделительную, половую системы. Обратите внимание на особенности внутреннего строения брюхоногих моллюсков, связанные с асимметрией тела, многие внутренние органы (почка, легкое, все части гермафродитного полового аппарата) непарны. Зарисовать внутреннее строение виноградной улитки и обозначить имеющиеся органы (рис. 7).

**Рисунки в альбоме:** «Внешнее строение виноградной улитки», «Внутреннее строение виноградной улитки».

**Задание на дом:** строение и развитие пластинчатожаберных моллюсков.

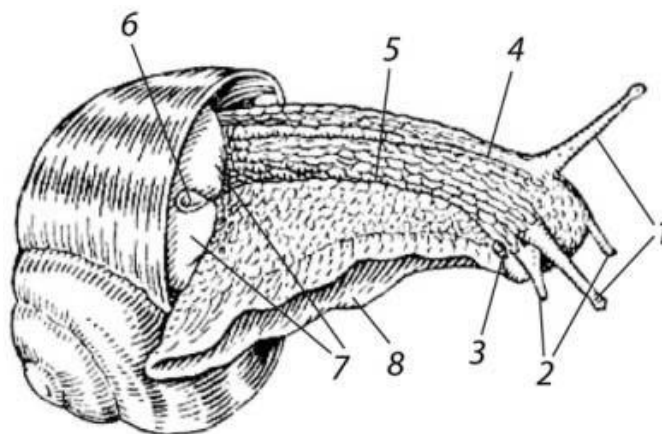


Рис. 6. Внешнее строение виноградной улитки. По Эрману.

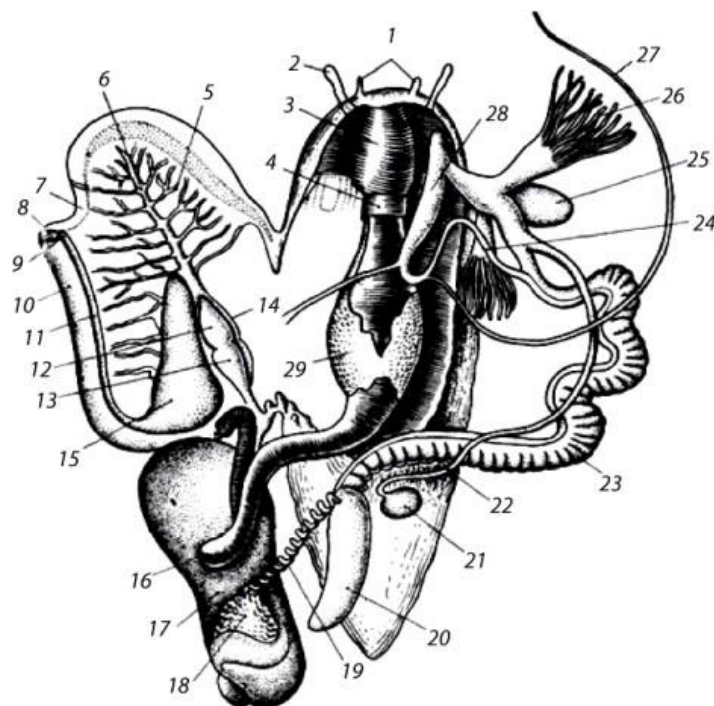


Рис. 7. Внутреннее строение виноградной улитки. Из Бриана (см. Догель, 1981).

## Занятие № 22. ПЛАСТИНЧАТОЖАБЕРНЫЕ МОЛЛЮСКИ

**Цель занятия:** познакомиться с организацией и развитием пластинчатожаберных моллюсков на примере беззубки.

**Материал:** влажные препараты беззубки, сухие раковины разных видов двустворчатых моллюсков, тотальные микропрепараты глотки.

**Оборудование:** микроскопы, стереомикроскопы, плакаты с внешним и внутренним строением беззубки.

### Содержание работы:

1. Записать в альбоме систематическое положение изучаемого объекта:

Тип: Mollusca

Класс: Bivalvia

Отряд: Unionoida

Семейство: Unionidae

Представитель: *Anodonta piscinalis*.

2. Рассмотреть строение двустворчатой раковины беззубки. Найти лигамент - связку на спинной стороне, спинную и брюшную сторону, передний и задний конец, вершину раковины. Обратить внимание на отсутствие замка.

3. Изучить строение створки раковины. Найти конхиолиновый, фарфоровый и перламутровый слой. Обратить внимание на изогнутые линии на поверхности раковины, расположенные параллельно переднему краю □ годовые линии прироста. Определить возраст моллюска.

4. Изучить строение раковин разных видов двустворчатых моллюсков, найти отличия в строении, размерах и окраске раковины, наличие и строение замков у разных видов.

5. На влажном препарате вскрытой беззубки изучить внутреннее строение. Найти

правую и левую мантии, жаберный и клоакальный сифоны, две пары жабр.

6. Найти пищеварительную систему, отметить редукцию головы и связанных с ней отделов передней кишки. Рассмотреть ротовое отверстие, короткий пищевод, мешковидный желудок, дольчатую печень, кишку, проходящую через перикардий, анальное отверстие.

7. Рассмотреть открытое сбоку сердце, почки, гроздевидные половые железы, педальный нервный узел. Зарисовать вскрытую беззубку (рис. 8).

8. Под микроскопом на готовом микропрепарате изучить строение паразитических личинок беззубки - глохий. Обратит внимание на двустворчатую раковинку. Брюшной край несет пучок острых зубцов. Найти между створками запирательный мускул, свисающую с тела биссусную нить. Зарисовать личинку беззубки (рис. 9).

*Рисунки в альбоме: «Строение беззубки», «Строение глохий беззубки».*

*Задание на дом: строение головоногих моллюсков.*

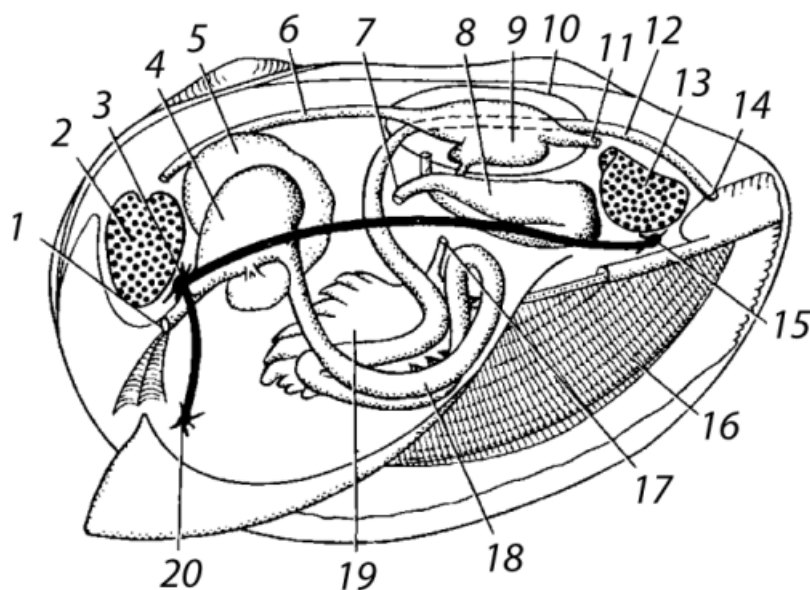


Рис. 8. Строение беззубки. По Ремане (см. Догель, 1981).

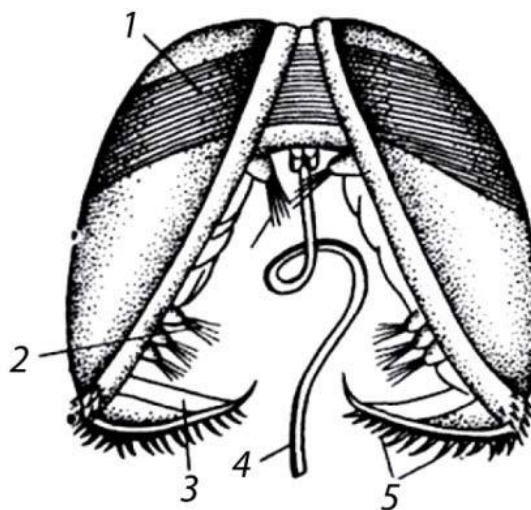


Рис. 9. Строение глохий беззубки. По Герберсу (см. Догель, 1981).



## Занятие № 23. ГОЛОВОНОГИЕ МОЛЛЮСКИ

*Цель занятия:* познакомиться с особенностями внешнего и внутреннего строения головоногих моллюсков.

*Материал:* фиксированная каракатица, музейные препараты каракатицы □ целой и с вскрытой мантийной полостью, рудимент раковины каракатицы, осьминоги, кальмары.

*Оборудование:* пинцеты, препаровальные иглы, ванночки, скальпели, плакаты со строением головоногих моллюсков.

### Содержание работы:

1. Записать в альбоме систематическое положение изучаемого объекта:

Тип: Mollusca

Класс: Cephalopoda

Отряд: Sepiida

Семейство: Sepiidae

Представитель: *Sepia officinalis*.

1. Рассмотреть на раздаточном материале внешнее строение каракатицы. Рассмотреть отделы тела, их форму и расположение, щупальца с присосками, ротовое отверстие на голове, обонятельные ямки, плавники. Обратить внимание на размеры и строение глаз.

2. Разрезать скальпелем кожу на спинной стороне туловища по медиальной линии. Извлечь раковину и познакомиться с ее внешним видом. Отметить особенности.

3. Вскрыть мантийную полость моллюска. Для этого положить каракатицу спинной стороной вниз. Мантию на брюшной стороне разрезать вдоль медиальной линии. Край разреза приколоть булавками ко дну ванночки. Рассмотреть внешний вид и расположение органов мантийной полости в последовательности: воронка, брюшные запонки, ктенидии, анальное отверстие, выделительные и половые отверстия (рис. 10). Вырезать и рассмотреть под лупой или стереомикроскопом один ктенидий.

4. Отпрепарировать и рассмотреть органы переднего отдела пищеварительной системы: глотку, пищевод, желудок со слепым мешком. Вскрыть внутренностный мешок. Познакомиться с внешним видом и расположением чернильного мешка, с его протоком. Рассмотреть тонкую и прямую кишку.

5. Изучить кровеносную систему: сердце (желудочек и предсердия), жаберные сердца, задний и передний отдел головной аорты.

6. Рассмотреть органы половой системы гонады. В том случае, если это самка, обратить внимание на строение нидаментальных желез - больших и дополнительных. Дополнительная железа имеет трехлопастное строение.

7. Рассмотреть строение других видов головоногих моллюсков. Зарисовать строение мантийной полости и внутреннее строение (рис. 10, 11).

*Рисунки в альбоме:* «Строение мантийной полости головоногого моллюска», «Внутреннее строение головоногих моллюсков».

*Задание на дом:* контрольная работа по модулю.

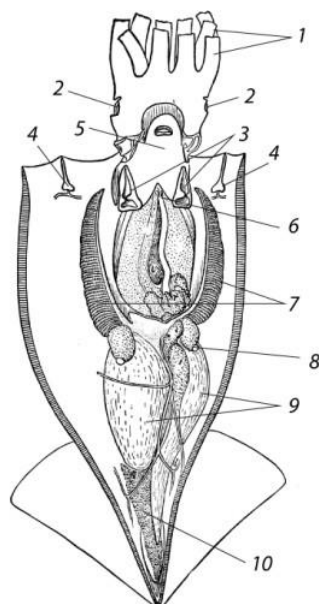


Рис. 10. Строение мантийной полости кальмара. По Verrill, 1879.

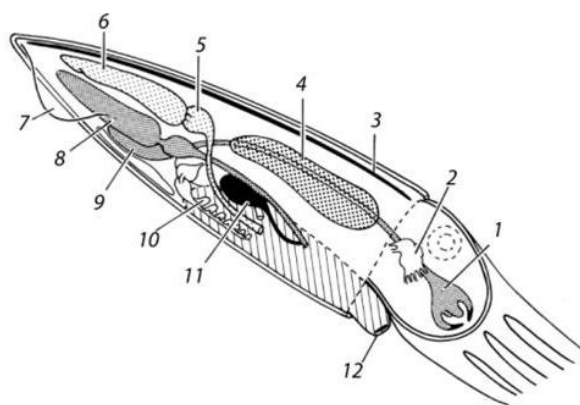


Рис. 11. Внутреннее строение головоногих моллюсков. Из открытых интернет-источников.

#### Занятие № 24.

### КОНТРОЛЬНАЯ РАБОТА ПО МОДУЛЮ «КОЛЬЧАТЫЕ ЧЕРВИ. МОЛЛЮСКИ».

#### Вопросы для самоподготовки.

1. Целом, его функции.
2. Трохофора □ общий тип личинки, строение.
3. Экологическое разнообразие полихет.
4. Роль почвообитающих олигохет в процессе почвообразования.
5. Пиявки. Приспособления к паразитическому образу жизни.
6. Эволюционное значение кольчатых червей.
7. Эхиуриды и сипункулиды.
8. Филогенез кольчатых червей.
9. Строение и типы раковин моллюсков.

10. Моноплакофоры, их роль в эволюции моллюсков.
11. Торсионный процесс и хиастоневрия у брюхоногих.
12. Аплакофоры и полиплакофоры.
13. Килевогие моллюски.
14. Головоногие моллюски «приматы моря».
15. Филогенез моллюсков.

**Ключевые термины к модулю «Кольчатые черви. Моллюски».** Радула Осфрадии Мантия Велигер, Сифон (пластинчатожаберные), Замок Конхиолин, Кеберовы органы Глохий Звездчатый ганглий, Гермафродитная железа Сперматофор, Ктенидии Перикард Трохофора, Мантийный комплекс органов Биссус, Лигамент Перламутр, Воронка Чернильный мешок Гектокотиль Комиссура Коннектива Кутикула Архитомия Паратомия Простомииум Перистомииум Пигидий, Целом Метанефридий Параподии Пальпы Диссепимент Целомодукты Тифлозоль, Хлорогенные клетки.

*Задание на дом:* строение и развитие низших ракообразных.

## **МОДУЛЬ №5. «ЧЛЕНИСТОНОГИЕ».**

### **Занятие № 25.**

#### **НИЗШИЕ РАКООБРАЗНЫЕ**

*Цель занятия:* познакомиться со строением низших ракообразных на примере дафнии и циклопа.

*Материал:* живые культуры дафний и циклопов в стаканчиках, тотальные микропрепараты дафнии и циклопа, влажные препараты щитней и жаброногов.

*Оборудование:* микроскопы, стереомикроскопы, препаровальные иглы, лупы, пипетки, предметные и покровные стекла, плакаты со строением и развитием дафний и циклопов.

#### **Содержание работы:**

1. Записать в альбоме систематическое положение изучаемых объектов:

Тип: Arthropoda

Подтип: Crustacea

Класс: Branchiopoda

Отряд: Cladocera

Семейство: Daphniidae

Представитель: *Daphnia pulex*.

Класс: Maxillopoda

Подкласс: Copepoda

Отряд: Cyclopoida

Семейство: Cyclopidae

Представитель: *Macrocyclops albidus*.

2. Рассмотреть живые культуры дафний и циклопов с помощью ручной лупы. Познакомится со способами передвижения этих ракообразных, пользуясь ручной лупой.

4. Изготовить временный препарат и рассмотреть под микроскопом живую дафнию. Найти на голове дафнии пару разветвленных антенн, маленькие антеннулы, непарный сложный глаз и маленький науплиусов глазок.

5. Найти под прозрачным панцирем грудной и брюшной отделы. Грудной отдел несет пять пар конечностей, брюшко лишено конечностей. Рассмотреть кишечник с парным печеночным выростом. Понаблюдать передвижение пищевого комка в кишечнике. На спинной стороне обнаружить пульсирующее сердце и зародышевую камеру, в которой

происходит развитие яиц.

6. Рассмотреть и зарисовать готовый микропрепарат дафнии при малом увеличении микроскопа (рис. 12).

7. Изготовить временный препарат и рассмотреть под микроскопом живого циклопа. Обратить внимание, что тело сегментировано и состоит из головогруды и брюшка и заканчивается вилочкой. Раковины нет. Подсчитать количество сегментов на головогруды и брюшке, найти отличие между самкой и самцом. На головогруды найти непарный глаз и две пары антенн.

8. Рассмотреть просвечивающий сквозь тело кишечник, непарную половую железу (семенник у самца, яичник у самки). Отметить, что сердца нет.

9. Рассмотреть и зарисовать готовый препарат циклопа (рис. 13).

10. По плакатам изучить развитие циклопов. Рассмотреть под микроскопом готовые препараты науплиусов, отметить детали строения. Зарисовать (рис. 14).

11. По влажным препаратам познакомиться с внешним строением жаброногов и щитней. Обратить внимание на количество сегментов и строение конечностей.

*Рисунки в альбоме:* «Строение дафнии», «Строение циклопа», «Строение науплиуса циклопа».

*Задание на дом:* внешнее и внутреннее строение высших раков на примере речного рака, разнообразие высших раков.

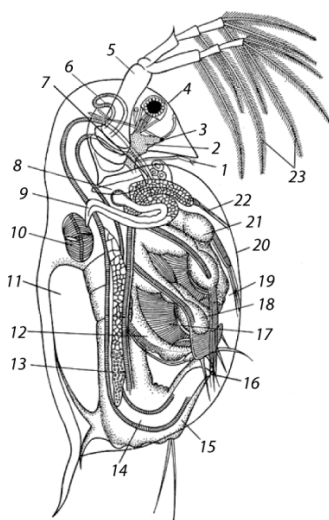


Рис. 12. Строение дафнии. Из Лилиенборга (см. Догель, 1981).

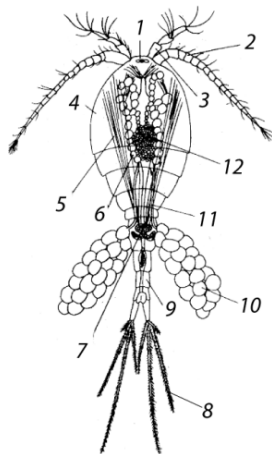


Рис. 13. Строение циклопа. По Клаусу (см. Догель, 1981).

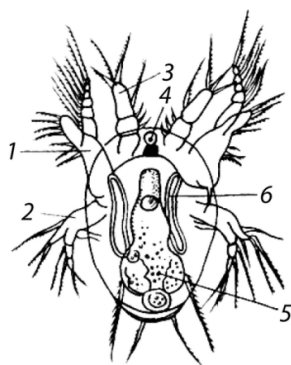


Рис. 14. Строение науплиуса циклопа. По Клаусу (см. Догель, 1981).

### Занятие № 26.

#### ВЫСШИЕ РАКООБРАЗНЫЕ

*Цель занятия:* познакомиться со строением и жизненными функциями высших ракообразных на примере речного рака.

*Материал:* влажные препараты вскрытого речного рака; речные раки

(фиксированный материал); настольные наглядные пособия

«Придатки головы и тела речного рака»; фиксированные крабы, креветки, бокоплав, морские тараканы, мокрицы.

*Оборудование:* стереомикроскопы, ванночка, ножницы, скальпель, препаровальные иглы, пинцет, учебные плакаты со строением и развитием речного рака

#### Содержание работы:

1. Записать в альбоме систематическое положение изучаемого объекта:

Тип: Arthropoda

Подтип: Crustacea

Класс: Malacostraca

Отряд: Decapoda

Семейство: Astacidae

Представитель: *Astacus leptodactylus*.

2. Используя фиксированный раздаточный материал, познакомиться с внешним строением речного рака. Обратит внимание, что тело рака покрыто прочной кутикулой. Рассмотреть сегменты тела. Найти отделы тела: головогрудь и брюшко. Рассмотреть головогрудной щит и найти рострум, стебельчатые глаза, шейную и две жаберно-сердечные бороздки.

3. Рассмотреть строение брюшка. Отметить шесть подвижно сочлененных сегментов и концевую пластинку тельсон, которая вместе с парой сильно сплюснутых ножек шестого сегмента образует хвостовой плавник. Обратит внимание, что хитиновая кутикула в местах сочленения сегментов очень тонкая и мягкая.

4. Рассмотреть строение конечностей головы, грудных и брюшных сегментов. Они сильно отличаются друг от друга. Зарисовать внешнее строение речного рака (рис. 15).

5. Вскрыть свежefиксированного речного рака. Удалить хитиновый покров со спинной стороны рака. Рассмотреть общую картину расположения внутренних органов. В передней части тела найти желудок, два мощных жевательных мускула, органы выделения,

печень, сердце, половую железу (яичник или семенник), кишку. Обнаружить кровеносные сосуды, отходящие от сердца, жабры. Для лучшего понимания обратиться к готовому влажному препарату.

6. После ознакомления с общей картиной расположения органов зарисовать вскрытого речного рака и системы его органов (рис. 16).

7. Изучить разнообразие высших ракообразных по фиксированным материалам. Отметить различие в строении конечностей и форме тела.

8. Изучить строение представителей десятиногих раков крабов и креветок. Отметить различие в строении конечностей и форме тела. Обратит внимание на изменение органов дыхания у мокриц в связи с переходом к наземному образу жизни.

*Рисунки в альбоме: «Конечности речного рака», «Внутреннее строение речного рака».*

*Задание на дом: строение многоножек.*

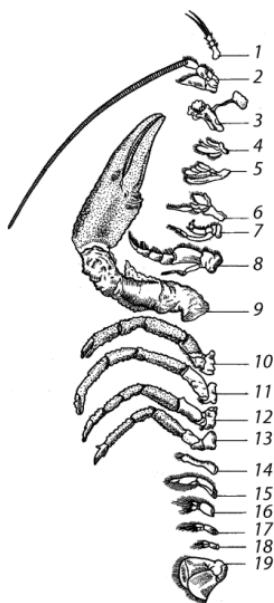


Рис. 15. Конечности речного рака. По Бердникову, 1991.

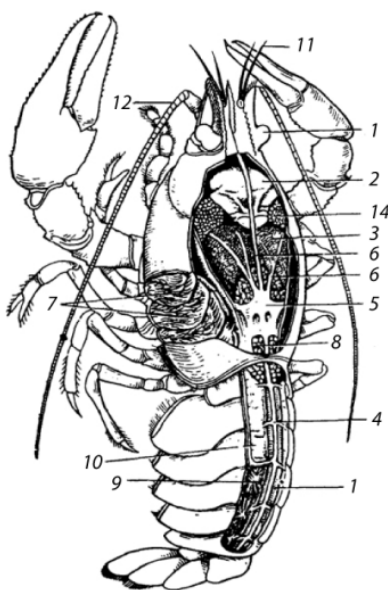


Рис. 16. Внутреннее строение речного рака. По Чебышеву и др., 2000.

## Занятие № 27. МНОГОНОЖКИ

*Цель занятия:* познакомиться со строением губоногих и двупарноногих многоножек.

*Материал:* влажные препараты кивсяков, сколопендр, костянок, геофилов.

*Оборудование:* стереомикроскопы, препаровальные иглы, пинцеты, чашки Петри, учебные плакаты со строением многоножек.

### Содержание работы:

1. Записать в альбоме систематическое положение изучаемых объектов:

Тип: Arthropoda

Подтип: Tracheata

Класс: Chilopoda

Отряд: Lithobiomorpha

Семейство: Lithobiidae

Представитель: *Lithobius forficatus*.

Класс: Diplopoda

Отряд: Julida

Семейство: Julidae

Представитель: *Ommatoiulus sabulosus*.

2. Рассмотреть внешнее строение костянки. Обратить внимание на длинное и сильно уплощенное тело. Выделить два отдела: голову и туловище. На голове найти пару длинных многочленистых усиков и пару стеммоидных глаз, состоящих из 40 простых глазков каждый. Рассмотреть туловищные сегменты, отметить их неравную длину. Подсчитать количество туловищных сегментов. Рассмотреть ходильные конечности и детально изучить их строение. Зарисовать внешнее строение костянки (рис. 17).

3. Под биноклем изучить строение головы и ротовых конечностей костянки. Найти верхнюю губу, мандибулы, максиллы-I и максиллы-II. Зарисовать строение головы и ротовых конечностей (рис. 18).

4. Рассмотреть различных представителей губоногих многоножек геофилов, сколопендр, мухоловок. Выявить различия в строении, связанные с образом жизни.

5. Рассмотреть внешнее строение кивсяка. Отметить, что голова четко отграничена от туловища и несет пару коротких антенн и стеммальные поля, состоящие из диффузно размещенных простых глазков. Рассмотреть туловище, найти диплосомиты, несущие 2 пары ног и стигм. Зарисовать (рис. 19).

6. Изучить строение головы и ротовых конечностей. Найти мандибулы и гнатохиларий.

7. По плакатам ознакомиться с внутренним строением многоножек.

*Рисунки в альбоме:* «Внешнее строение костянки», «Строение головы костянки», «Строение кивсяка».

*Задание на дом:* внешнее строение насекомых.

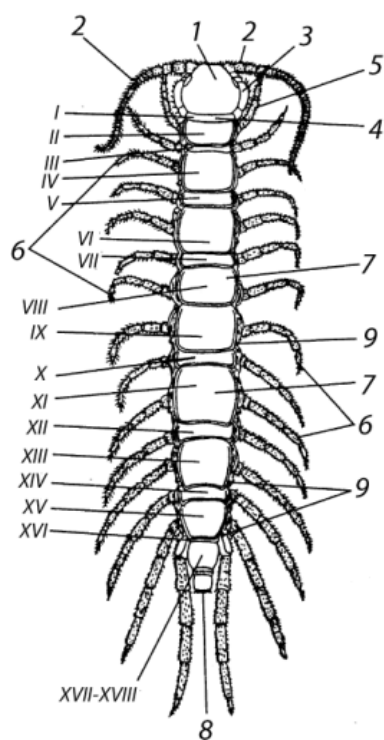


Рис. 17. Внешнее строение косянки. По Догелю, 1981.

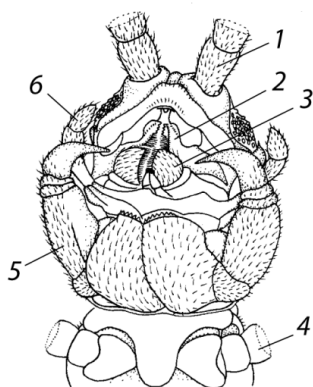


Рис. 18. Строение головы косянки. По Догелю, 1981.

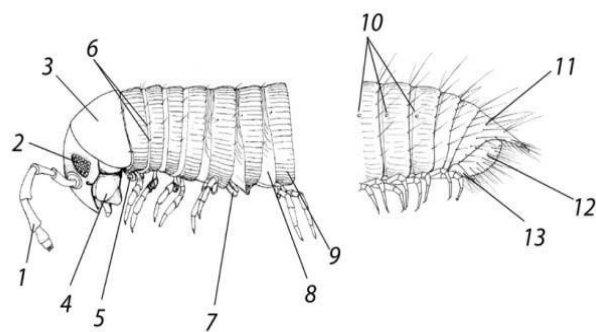


Рис. 19. Внешнее строение кивсяка. По Иванову (см. Догель, 1981).



## Занятие № 28. ВНЕШНЕЕ СТРОЕНИЕ НАСЕКОМЫХ

*Цель занятия:* познакомиться с внешним строением насекомых и разными типами ротовых аппаратов.

*Материал:* сухие и фиксированные насекомые, свежefиксированные тараканы, тотальные препараты ротовых аппаратов.

*Оборудование:* стереомикроскопы, микроскопы, препаровальные иглы, чашки Петри, ножницы, скальпели, листы картона, клей, плакаты со строением насекомых.

### Содержание работы:

1. Записать в альбоме систематическое положение изучаемого объекта:

Тип: Arthropoda

Подтип: Tracheata

Класс: Entognatha

Отряд: Coleoptera

Семейство: Lucanidae

Представитель: *Lucanus cervus*.

2. По представленным коллекционным насекомым изучить внешнее строение. Найти три тагмы тела. Изучить строение головы, тип антенн. Взять умерщвленного таракана. Отделить голову. Отделить от головы антенны, части ротового аппарата. Изучить ротовой аппарат ортоптероидного (грызущего) типа, найти все придатки □ верхнюю губу, верхние челюсти, нижние челюсти, нижнюю губу.

3. Рассмотреть строение грудного отдела. Ножницами отделить грудные конечности, рассмотреть их. Одну из конечностей разделить на сегменты □ тазик, вертлуг, бедро, голень, лапка. Изучить строение предлапки под микроскопом, изготовив временный препарат. Аккуратно отделить обе пары крыльев, рассмотреть, как складываются вторая пара под надкрыльями. Рассмотреть брюшной отдел, отметить отсутствие брюшных конечностей.

4. Отделить все стерниты и тергиты, очистить их от остатков жирового тела. Все склериты в соответствии с их расположением на теле насекомого наклеить на лист картона. Возле каждого сегмента наклеить соответствующие конечность, крылья, приклеить голову и расположить возле нее в правильном порядке ротовые конечности и антенны. Подписать все сегменты и конечности.

5. Зарисовать внешнее строение насекомого, отметив все тагмы, сегменты и конечности (рис. 20).

6. Изучить по влажным и тотальным препаратам строение лакающего, сосущего, колюще-сосущего и фильтрующего ротовых аппаратов. Проследить эволюцию ротовых аппаратов насекомых к принятию жидкой пищи, отметить изменения в строении основных частей исходного грызущего ротового аппарата в ротовых аппаратах разных типов. Зарисовать (рис. 21-25).

*Рисунки в альбоме:* «Внешнее строение насекомых», «Строение грызущего ротового аппарата», «Строение лакающего ротового аппарата», «Строение сосущего (лепидоптероидного) ротового аппарата», «Строение колюще-сосущего ротового аппарата», «Строение фильтрующего ротового аппарата».

*Задание на дом:* внутреннее строение насекомых.

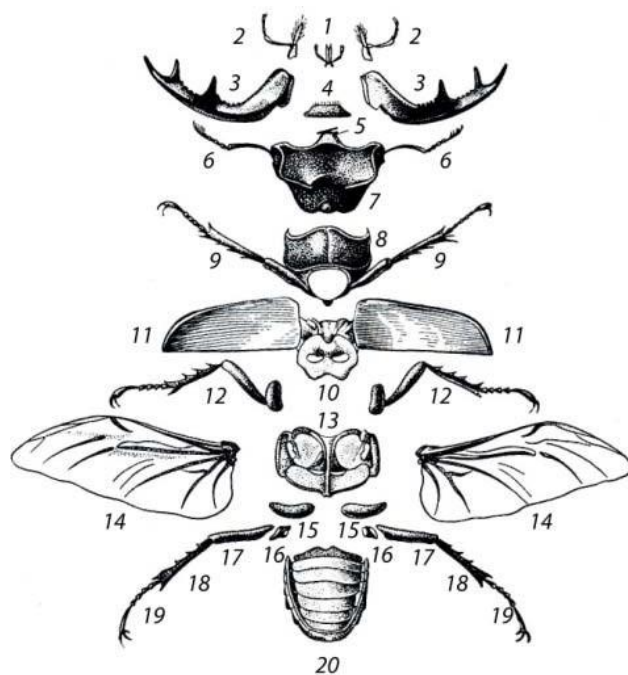


Рис. 20. Внешнее строение насекомых. Из Гилярова (см. Догель, 1981).

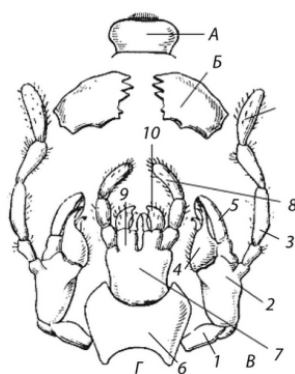


Рис. 21. Строение грызущего ротового аппарата. По Гертвигу (см. Догель, 1981).

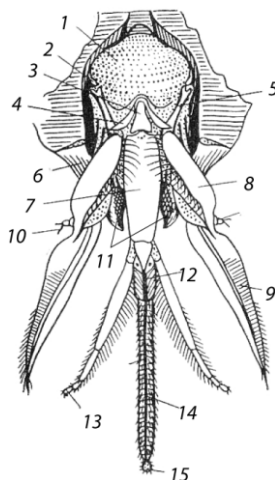


Рис.22. Строение лакающего ротового аппарата. По Gillot, 1980.

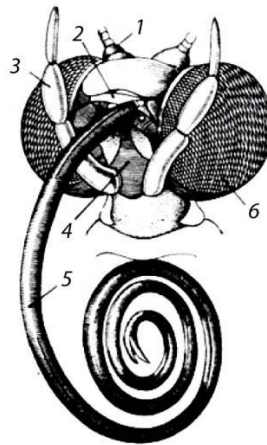


Рис. 23. Строение сосущего ротового аппарата. По Веберу (см. Догель, 1981).

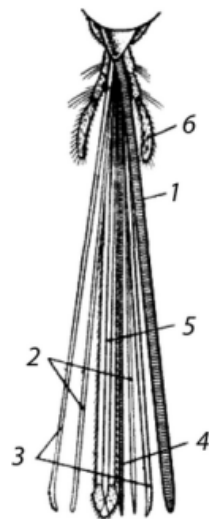


Рис. 24. Строение колюще-сосущего ротового аппарата. По Муру (см. Догель, 1981).

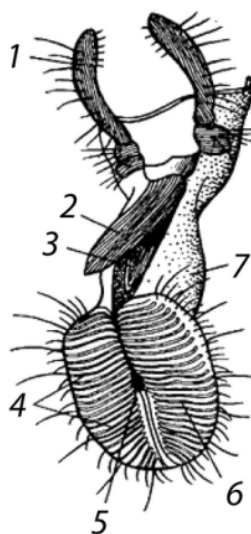


Рис. 25. Строение фильтрующего ротового аппарата. Из Шванвича (см. Догель, 1981).

## Занятие № 29.

### ВНУТРЕННЕЕ СТРОЕНИЕ НАСЕКОМЫХ. РАЗВИТИЕ.

*Цель занятия:* познакомиться с внутренним строением и особенностями развития насекомых.

*Материал:* фиксированные и сухие насекомые, свежее умерщвленные мадагаскарские тараканы, влажные препараты личинок и куколок.

*Оборудование:* стереомикроскопы, скальпели, ножницы, лезвия, препаровальные иглы, лотки с парафиновой подложкой, чашки Петри, предметные и покровные стекла, булавки, учебные плакаты с внутренним строением и развитием насекомых.

#### Содержание работы:

1. Записать в альбоме систематическое положение изучаемого объекта:

Тип: Arthropoda

Подтип: Tracheata

Класс: Entognatha

Отряд: Blattodea

Семейство: Blaberidae

Представитель: *Gromphadorhina portentosa*.

2. Закрепить тело насекомого в ванночке, заполненной изотоническим раствором поваренной соли, дорсальной поверхностью вверх с помощью игл. Лезвием или лопатовидной иглой сделать надрезы вдоль боковых краев брюшка и груди, отделяя тергиты от стернитов. Осторожно отделить тергиты, стараясь не повредить внутренние органы, желательно снять все тергиты вместе.

3. Рассмотреть строение сердечной трубки и ее мускулатуры. Рассмотреть строение трахейной системы и жирового тела, отметить степень развития жирового тела.

4. Аккуратно удалить жировое тело и извлечь пищеварительную систему из тела насекомого. Поместить пищеварительную систему сбоку, расправив и закрепив ее на парафиновой подложке лотка с помощью игл. Очистить от остатков жирового тела и изучить строение. Отделить проventрикулус, вскрыть его и изучить строение зубов. Изготовить временный препарат и под микроскопом подсчитать общее количество зубов и их расположение.

5. На теле насекомого найти брюшную нервную цепочку, изучить ее строение. Отделить половую систему, очистить ее от жирового тела и изучить строение. Определить пол таракана, найти все половые органы. В случае если попалась самка, изучить под микроскопом развивающихся эмбрионов.

6. Зарисовать внутреннее строение насекомых и обозначить все системы и органы (рис. 26).

7. Пользуясь сухими демонстрационными препаратами изучить развитие геми- и голометаболических насекомых. По влажным препаратам изучить строение различных типов личинок □ камподевидных, эруковидных, нимф, наяд, выявить основные отличия в строении.

8. Изучить строение основных типов куколок.

*Рисунки в альбоме:* «Внутреннее строение насекомых».

*Задание на дом:* контрольная работа по модулю.

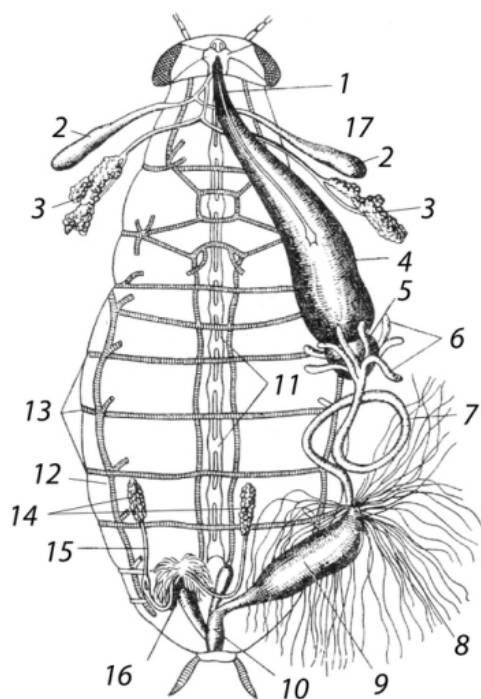


Рис. 26. Внутреннее строение насекомых. По Воронцову, 1982.

**Занятие № 30.**  
**Контрольная работа по модулю**  
**«ЧЛЕНИСТОНОГИЕ».**

**Вопросы для самоподготовки.**

1. Протоартроподы.
2. Трилобиты. Строение. Значение.
3. Развитие ракообразных.
4. Хозяйственное значение ракообразных.
5. Пентастомы (лингватулиды) ☐ наиболее специализированная группа паразитических ракообразных.
6. Олигомеризация гомогенных органов.
7. Филогенез ракообразных.
8. Экологическая роль ракообразных в водоёмах.
9. Адаптации членистоногих к обитанию в наземно-воздушной среде.
10. Симфилы и пауроподы.
11. Основные направления эволюции многоножек.
12. Скрыточелюстные насекомые.
13. Значение насекомых в природе и для человека.
14. Эволюция ротовых аппаратов насекомых.
15. Крылья и полет насекомых.
16. Особенности поведения насекомых, общественные насекомые.

**Ключевые термины к модулю «Членистоногие».** Максиллы Дыхальце Стернит Трахея, Мальпигиевы сосуды Жировое тело Протоцеребрум Крыловидные мышцы Гистолиз Тимпанальные органы Голометаболия Метаморфоз, Скрытая куколка Гнатохилярий Интеркалярный сегмент Церки, Мандибулы Остии Тергит Тельсон, Грибовидные тела,

Плейрит, Пилорические придатки Гистогенез Хордотональные органы Гемиметаболия  
Покрытая куколка Свободная куколка Диплосомит, Антеннулы Эндоподит Акрон Максиллы  
Миксоцель Антенны Экзоподит Эпиподиты Омматидии Фурка Карапакс Науплиус  
Дейтоцеребрум.

*Задание на дом:* строение паукообразных.

## **Модуль № 6. «Паукообразные. Вторичноротые».**

### **Занятие № 31.**

#### **ПАУКООБРАЗНЫЕ**

*Цель занятия:* познакомиться со строением паукообразных на примере паука-крестовика и

*Материал:* фиксированные пауки, препараты хелицер пауков, живые тарантулы.

*Оборудование:* стереомикроскопы, микроскопы, чашки Петри, препаровальные иглы, плакаты со строением пауков.

#### **Содержание работы:**

1. Записать в альбоме систематическое положение крестовика: Тип: Arthropoda

Подтип: Chelicerata

Класс: Arachnida

Отряд: Araneae

Семейство: Araneidae

Представитель: *Araneus diadematus*.

2. Рассмотреть внешнее строение паука на фиксированном материале. Найти головогрудь и брюшко, соединенное тонким стебельком. Отметить, что брюшко лишено конечностей, а с головогрудью сочленяются шесть пар конечностей. В передней части спинного щитка найти простые глаза, отметить их расположение.

3. Перевернуть паука брюшной стороной вверх. Рассмотреть две передние пары ротовых конечностей: хелицеры и педипальпы. Найти ротовое отверстие, ограниченное верхней и нижней губой. На готовых препаратах рассмотреть строение ротовых конечностей паука.

4. Рассмотреть строение наружных половых органов, стигм трахей и легочных мешков, паутинные бородавки и железы. Зарисовать внешнее строение паука (рис. 27).

5. На учебных плакатах изучить внутреннее строение паука. Найти основные системы органов и зарисовать (рис. 28).

6. Изучить живого тарантула в террариуме. Изучить особенности передвижения, поведения, питания, выделения паутины, заботы о потомстве.

*Рисунки в альбоме:* «Внешнее строение паука», «Внутреннее строение паука».

*Задание на дом:* строение и развитие представителей различных отрядов паукообразных.

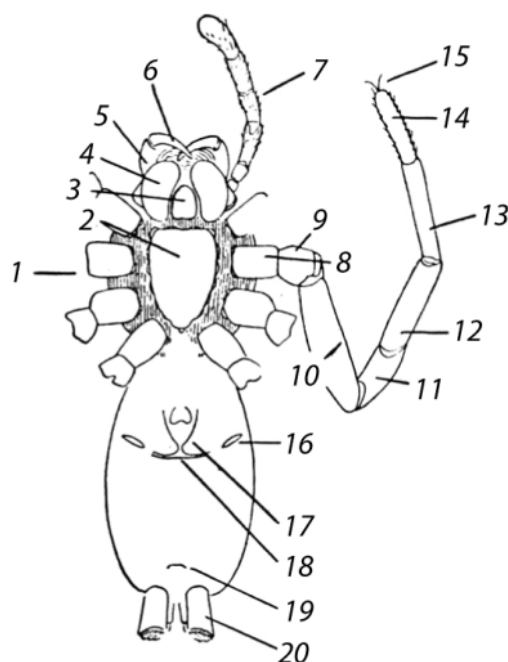


Рис. 27. Внешнее строение паука. По Emerton, 1902.

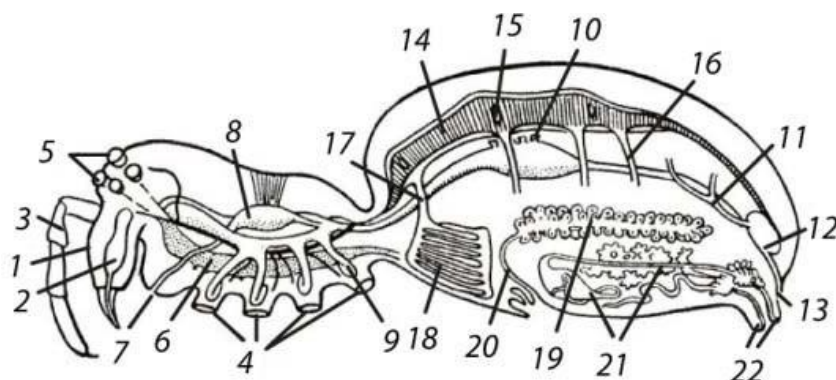


Рис. 28. Внутреннее строение паука. Из Аверинцева (см. Догель, 1981).

### Занятие № 32.

### РАЗНООБРАЗИЕ ПАУКООБРАЗНЫХ

*Цель занятия:* познакомиться со строением и развитием различных представителей паукообразных.

*Материал:* фиксированные представители и тотальные препараты скорпионов, ложноскорпионов, сольпуг, сенокосцев, различных видов клещей.

*Оборудование:* стереомикроскопы, микроскопы, чашки Петри, препаровальные иглы, плакаты со строением паукообразных.

### Содержание работы:

1. Записать в альбоме систематическое положение изучаемых объектов:

Тип: Arthropoda

Подтип: Chelicerata

Класс: Arachnida

Отряд: Scorpiones  
 Семейство: Buthidae  
 Представитель: *Mesobuthus eupeus*.  
 Отряд: Pseudoscorpiones  
 Семейство: Cheliferidae  
 Представитель: *Chelifer* sp.  
 Отряд: Ixodida  
 Семейство: Ixodidae  
 Представитель: *Ixodes persulcatus*.

2. Рассмотреть строение скорпиона. Отметить разделение брюшка на передне- и заднебрюшие, найти тельсон с ядовитой иглой. Обратить внимание на строение педипальп и хелицер, количество и расположение глаз и отверстий легочных мешков. Зарисовать внешнее строение скорпиона (рис. 29).

3. Рассмотреть строение сольпуги. Обратить внимание на 2 отдельных грудных сегмента. Рассмотреть представителей ложноскорпионов и сенокосцев. Выделить характерные черты строения. Зарисовать строение ложноскорпиона (рис. 30).

4. Изучить по влажным и постоянным препаратам строение таежного клеща. Отметить, что все сегменты тела сливаются. Найти гнатосому с ротовыми конечностями и подробно изучить их строение под микроскопом. Рассмотреть половой диморфизм клещей. Зарисовать строение иксодового клеща (Рис. 31).

5. Изучить строение ротового аппарата таежного клеща. Зарисовать, отметить гипостом, хелицеры, педипальпы (рис. 32).

6. Рассмотреть строение представителей других групп клещей □ мезостигматических, панцирных, тромбидиформных (рис. 33). Выявить различия в строении.

*Рисунки в альбоме:* «Внешнее строение скорпиона», «Внешнее строение ложноскорпиона», «Строение таежного клеща», «Ротовые органы таежного клеща».

*Задание на дом:* строение и развитие мшанок.

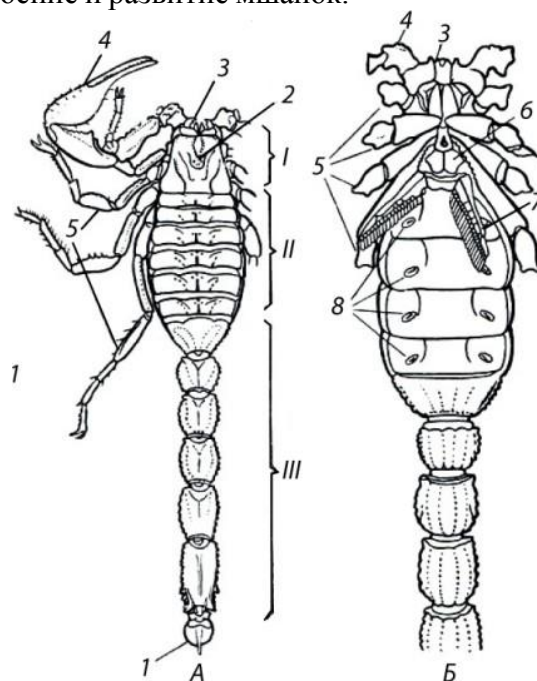


Рис. 29. Внешнее строение скорпиона. А - со спинной стороны, Б - с брюшной стороны. Из Жизни животных, 1969.



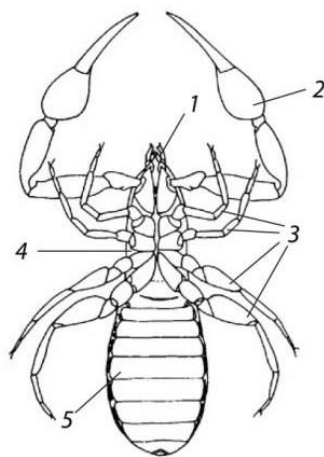


Рис. 30. Внешнее строение ложноскорпиона *Chelifer* sp. По Beaumont и Cassier, 2004.

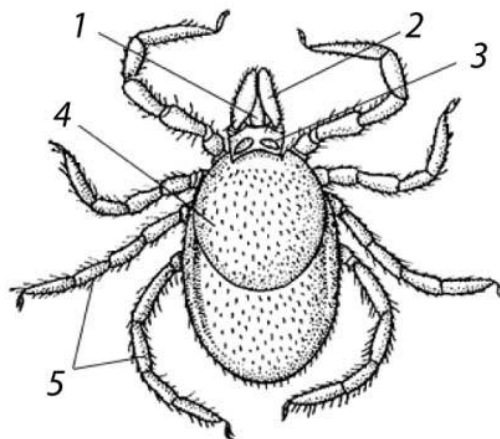


Рис. 31. Строение самки таежного клеща *Ixodes persulcatus*. По Померанцеву (см. Догель, 1981).

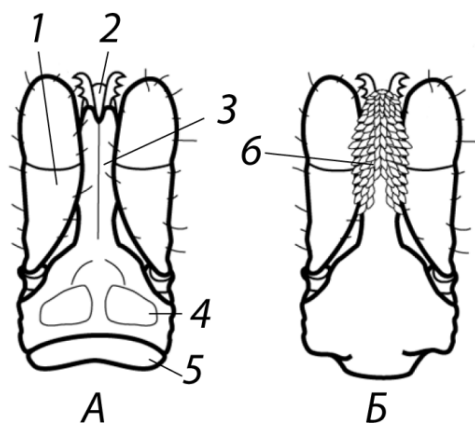


Рис. 32. Ротовые органы таежного клеща. А □ вид сверху, Б □ вид снизу. По Scott Charlesworth, Purdue University.

-

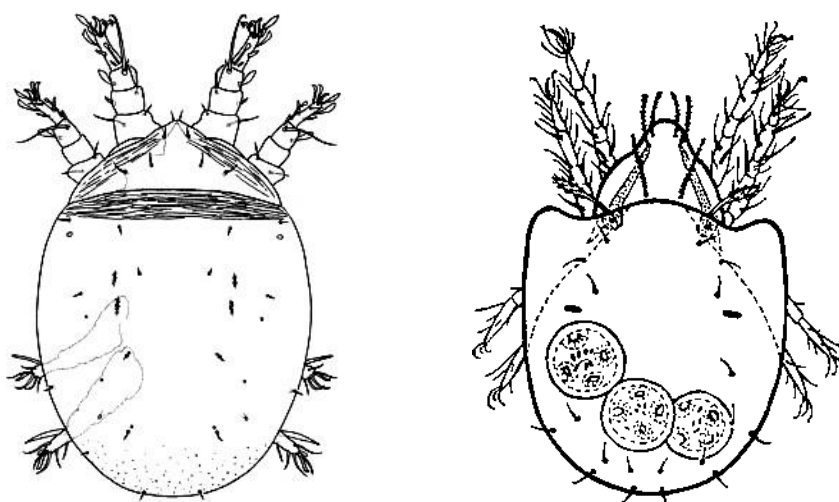


Рис. 3. Различные представители акариформных клещей. По Булановой-Захваткиной, 1967.

### Занятие № 33.

#### МШАНКИ

**Цель занятия:** познакомиться со строением и развитием мшанок. **Материал:** фиксированные колонии мшанок разных видов, тотальные препараты зооидов и статобластов, поперечный срез через колонию. **Оборудование:** стереомикроскопы, микроскопы, чашки Петри, плакаты со строением мшанок.

#### Содержание работы:

1. Записать в альбоме систематическое положение изучаемых объектов:

Тип: Bryozoa

Класс: Phylactolaemata

Отряд: Plumatellida

Семейство: Plumatellidae

Представитель: *Plumatella repens*.

Семейство: Cristatellidae

Представитель: *Cristatella mucedo*.

2. Изучить колонию мшанки кристателлы, способную к передвижению, отметить ее червеобразную форму. Найти верхнюю более выпуклую сторону и нижнюю, именуемую подошвой. На верхней стороне отметить наличие отдельных особей □ зооидов. Отметить прозрачную стенку колонии.

3. Под микроскопом изучить строение зооида мшанки кристателлы. Отметить наличие полипида и цистида, лофофора, щупалец, целома. Зарисовать строение зооида (рис. 34).

4. Изучить поперечный срез через колонию при малом увеличении микроскопа. Отметить общее расположение отдельных особей, коричневых тел и зоны почкования. Рассмотреть полость колонии, которая поделена на септы. Септы проходят в вертикальном направлении от дорсальной к вентральной стенке колонии. Отметить, что они прерывисты и поэтому отдельные части полости тела колонии сообщаются друг с другом.

5. На поперечном срезе подробно рассмотреть строение лофофора и расположенных на нем щупалец.

6. Под микроскопом изучить строение статобластов кристателлы. Отметить

сложную хитиновую оболочку и форму двояковыпуклой линзы, несколько вздутой по краю. Обнаружить в радиальном направлении от центральной части статобласта особые выросты, несущие крючочки в форме якорьков. Зарисовать (рис. 35).

7. Рассмотреть общий вид колонии мшанок плюмателлы. Обратите внимание на массивные размеры колонии и отдельных особей. Отметить цвет колонии.

*Рисунки в альбоме: «Строение зооида мшанки», «Статобласт мшанки».*

*Задание на дом: строение иглокожих.*

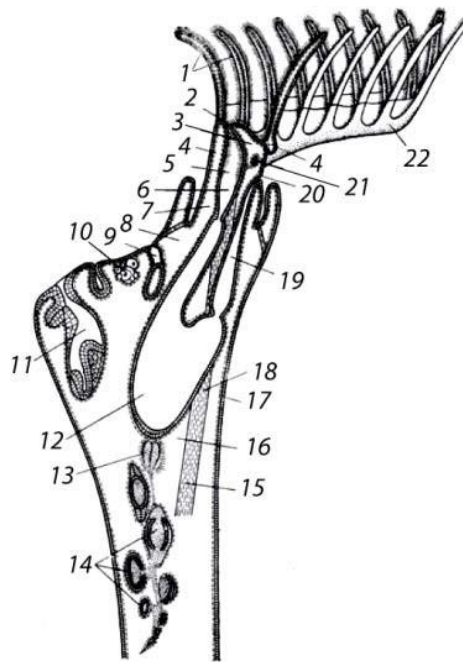


Рис. 34. Строение зооида мшанки. Из Ремане (см. Догель, 1981).

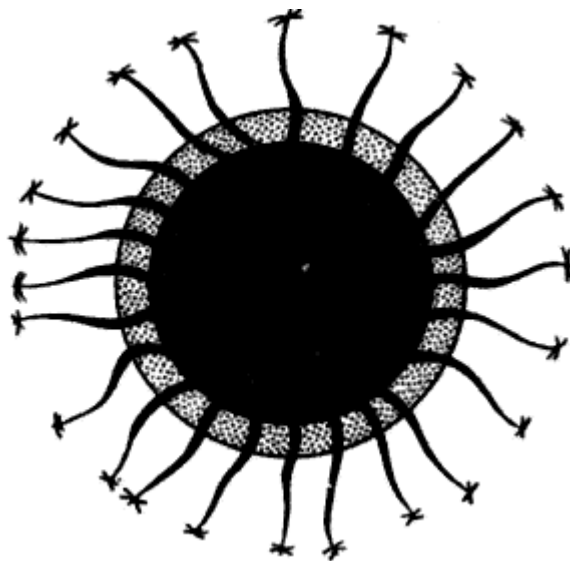


Рис. 35. Статобласт мшанки. По Догелю, 1981.

## Занятие № 34. ИГЛОКОЖИЕ

**Цель занятия:** познакомиться с внешним и внутренним строением иглокожих на примере морской звезды и морского ежа.

**Материал:** влажные и сухие иглокожие □ морская звезда, морской еж, морская лилия, офиура, тотальные препараты личинок иглокожих.

**Оборудование:** стереомикроскопы, микроскопы, ручная лупа, учебные плакаты со строением и развитием иглокожих.

### Ход работы:

1. Записать в альбоме систематическое положение изучаемых объектов:

Тип: Echinodermata

Класс: Asteroidea

Отряд: Forcipulatida

Семейство: Asteriidae

Представитель: *Asterias rubens*.

Класс: Echinoidea

Отряд: Camarodonta

Семейство: Strongylocentrotidae

Представитель: *Strongylocentrotus intermedius*.

2. Рассмотреть внешнее строение морской звезды. Выделить центральный диск и пять отходящих от него лучей. Под стереомикроскопом отыскать мадрепоровую пластинку, анальное отверстие, радиусы, интеррадиусы. На оральной стороне найти ротовое отверстие, амбулакральные борозды с амбулакральными ножками.

3. Изучить строение покровов морских звезд. Найти образования трех типов: педицеллярии, известковые иглы и папулы.

4. Изучить строение морского ежа. Рассмотреть расположение, форму и размеры игл. На вскрытом еже рассмотреть строение панциря и Аристотелева фонаря.

5. По плакатам изучить внутреннее строение иглокожих. Зарисовать внутреннее строение морской звезды и морского ежа, обозначить все органы (рис. 36-37).

6. По влажным препаратам ознакомиться с особенностями строения офиур и морских лилий.

7. По готовым микропрепаратам изучить строение личинок иглокожих. Пользуясь учебными плакатами, ознакомиться с особенностями их развития.

**Рисунки в альбоме:** «Внутреннее строение морской звезды», «Внутреннее строение морского ежа».

**Задание на дом:** контрольная работа по модулю «Паукообразные. Вторичноротые».

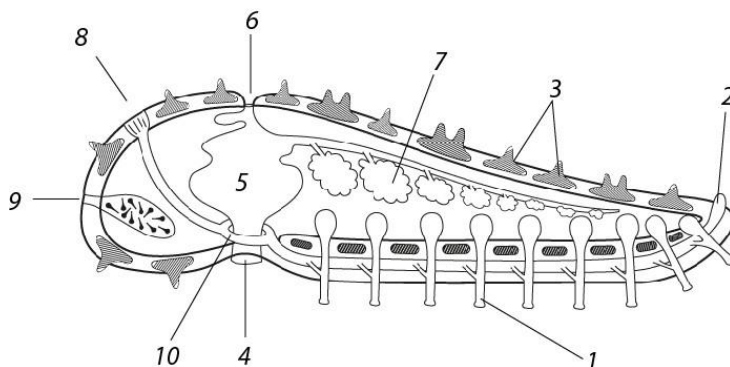


Рис. 36. Внутреннее строение морской звезды. Из открытых интернет источников с изменениями.

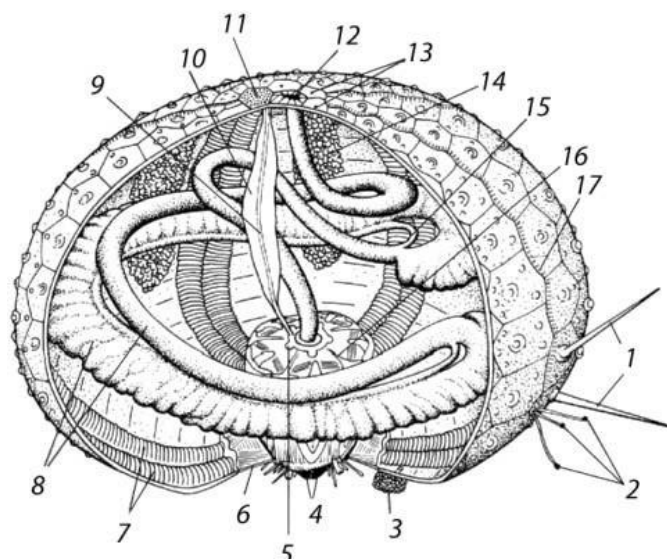


Рис. 37. Внутреннее строение морского ежа. По Storer, Usinger, 1961.

### Занятие № 35. Контрольная работа по модулю «ПАУКООБРАЗНЫЕ. ВТОРИЧНОРОТЫЕ».

#### Вопросы для самоподготовки.

1. Мечехвосты. Строение, образ жизни.
2. Клещи, разнообразие, практическое значение.
3. Клещи как паразиты и переносчики возбудителей опасных заболеваний человека и других животных.
4. Морские пауки.
5. Филогенез хелицерных.
6. Происхождение членистоногих и их место в системе животных.
7. Мшанки. Строение.
8. Плеченогие. Строение. Значение как руководящих ископаемых.
9. Вторичноротые животные. Особенности строения. Происхождение.
10. Общая характеристика иглокожих.
11. Офиуры. Строение, развитие.
12. Голотурии. Строение, развитие.
13. Морские лилии. Строение, развитие.
14. Полухордовые. Сходство с низшими хордовыми.
15. Филогения животного мира.

**Ключевые термины к модулю «Паукообразные. Вторичноротые».** Гребневидные органы Хелицеры, Стерnum Педипальпы, Легкое у паукообразных Гипостом, Эпигина Коксальные железы Гуанин, Орган Женэ Лировидные органы Орган Галлера Перитремальные щитки Эпистом, Лофофор Цистид Оэции Статобласт, Грушевидный орган Радиус Амбулакральные ножки Педицеллярии, Амбула, Эктоневральная нервная система, Перигемальная система Осевого органа, Бипиннария, Половой синус Автотомия Аристотелев фонарь Сферидии, Пиннулы Аурикулярная Брахиолярная Плутеус Диплеврула Кювьеровы органы Полиев пузырь Перипрокт Позвонки (офиуры), Тидемановы железы Осевого комплекса Каменистый канал, Аборальная нервная система Гипоневральная нервная система, Мадрепоровая пластинка Амбулакральная система Интеррадиус, Цифонаут Вибракулы Авикулярная Полипид, «Руки» у плеченогих.

## САМОСТОЯТЕЛЬНОЕ ОБУЧЕНИЕ

Самостоятельная работа студента – важное звено в решении ключевой проблемы высшей школы – обеспечения качества образования. Она способствует решению и закреплению учебного материала, активному и целенаправленному приобретению новых профессиональных знаний и умений, формированию практических навыков; развивает умение работать с научной литературой и информационными источниками, мотивирует к самостоятельному обучению; определяет формирование навыков, умений и знаний, приемов познавательной деятельности; формирует интерес к творческой работе, проводит в жизнь дифференцированный подход к обучению.

### Компетенции, реализуемые в самостоятельной работе

В результате выполнения самостоятельной работы необходимо:

#### знать:

- особенности структурно-функциональной организации животного организма;
- механизмы адаптаций животных к средам обитания в процессе эволюционного развития;
- роль беспозвоночных животных в природе и жизни человека;

#### уметь:

- систематизировать знания о беспозвоночных животных, полученные при изучении научной литературы;
- грамотно излагать теоретический материал о жизни животного организма, его важной роли в жизни человека, других организмов и биосферы в целом;
- использовать знания, полученные в курсе «Зоология беспозвоночных», в повседневной жизни и профессиональной деятельности.

#### владеть:

- навыками работы на компьютере и использования ресурсов Internet.

### Темы самостоятельных работ

1. Сравнительная характеристика строения покровов беспозвоночных животных от протист до нематод.
2. Сравнительная характеристика строения органелл и органов пищеварения беспозвоночных животных.
3. Сравнительная характеристика строения механорецепторов книдарий, червей.
4. Сравнительная характеристика строения фоторецепторов книдарий, червей.
5. Органеллы и органы выделения беспозвоночных животных: сравнительная характеристика на примере червей.
6. Сравнительная характеристика мышц и мышечной системы беспозвоночных животных (на примере книдарий, губок, гребневиков, червей).
7. Эволюция нервной системы беспозвоночных (на примере книдарий, гребневиков, червей).
8. Типы симметрии беспозвоночных животных (сравнительная характеристика от протист до червей).
9. Типы организации беспозвоночных животных на примере протист, губок, пластинчатых, книдарий, червей.
10. Значение корненожек в жизни природы и человека.
11. Споровики – возбудители заболеваний человека.
12. Споровики – возбудители заболеваний животных.
13. Жгутиконосцы – возбудители заболеваний человека, животных и растений.
14. Нематоды – возбудители заболеваний человека.
15. Нематоды – возбудители заболеваний животных.
16. Книдоспории – возбудители заболеваний животных.

17. Микроспоридии – возбудители заболеваний животных.
18. Свободноживущие и инфузории и их роль в жизни природы.
19. Инфузории – возбудители заболеваний человека и животных.
20. Происхождение ресничных червей.
21. Происхождение паразитизма плоских червей.
22. Органы выделения и особенности строения выделительной системы паренхиматозных и первичнополостных червей.
23. Коралловые образования и их происхождение.
24. Сравнительная характеристика строения кожно-мускульного мешка червей.
25. Адаптивные признаки во внешнем строении свободноживущих червей.
26. Адаптивные признаки во внешнем и внутреннем строении паразитических червей.
27. Сравнительная характеристика жизненных циклов корненожек и жгутиконосцев.
28. Сравнительная характеристика жизненных циклов альвеолятных.
29. Сравнительная характеристика жизненных циклов лучистых.
30. Сравнительная характеристика жизненных циклов червей.
31. Сравнительная характеристика жизненных циклов пластинчатых, губок.
32. Разнообразие и значение малощетинковых червей.
33. Разнообразие и значение пиявок.
34. Разнообразие и значение многощетинковых червей.
35. Разнообразие и значение скрыточелюстных насекомых.
36. Разнообразие и значение крылатых насекомых.
37. Разнообразие и значение многоножек.
38. Разнообразие и значение паукообразных.
39. Разнообразие и значение иксодовых клещей.
40. Разнообразие и значение ракообразных.
41. Разнообразие и значение легочных моллюсков.
42. Разнообразие и значение жаберных брюхоногих моллюсков.
43. Разнообразие и значение двустворчатых моллюсков.
44. Разнообразие и значение головоногих моллюсков.
45. Разнообразие и значение иглокожих животных.
46. Разнообразие и значение щетинкочелюстных и щупальцевых животных.
47. Адаптивные признаки во внешнем строении ракообразных к средам обитания.
48. Адаптивные признаки во внутреннем строении ракообразных к средам обитания.
49. Адаптивные признаки во внешнем строении кольчатых червей к средам обитания.
50. Адаптивные признаки во внутреннем строении кольчатых червей к средам обитания.
51. Адаптивные признаки во внешнем строении моллюсков к средам обитания.
52. Адаптивные признаки во внутреннем строении моллюсков к средам обитания.
53. Адаптивные признаки во внешнем и внутреннем строении многоножек к среде обитания.
54. Адаптивные признаки во внешнем и внутреннем строении погонофор к среде обитания.
55. Адаптивные признаки во внешнем и внутреннем строении мечехвостов к среде обитания.
56. Адаптивные признаки во внешнем и внутреннем строении паукообразных к средам обитания.
57. Адаптивные признаки во внешнем строении имаго насекомых к средам обитания.
58. Адаптивные признаки во внешнем и внутреннем строении личинок насекомых к средам обитания.
59. Адаптивные признаки во внутреннем строении имаго насекомых к средам обитания.
60. Адаптивные признаки во внутреннем строении иглокожих животных к среде обитания.
61. Адаптивные признаки во внешнем и внутреннем строении щупальцевых и щетинкочелюстных к среде обитания.

## ГЛОССАРИЙ

**Аборигены** – виды и группы животных, издавна живущих в данной стране.

**Авифауна** – то же, что *орнитофауна*.

**Автотомия, аутоотомия** – самокалечение. Способность некоторых животных отбрасывать части своего тела, например, ящерица, схваченная др. животным, отбрасывает хвост; *голотурии* при вытаскивании их из воды выбрасывают через *анальное отверстие* большую часть внутренностей. Утраченные части обычно восстанавливаются (регенерируют). А. выработалась как защитное приспособление.

**Аккомодация**; *А. глаза* – способность приспосабливаться к рассматриванию предметов на различном расстоянии. Осуществляется перемещением хрусталика глаза вперед или назад (*головоногие моллюски*, рыбы, *земноводные*, некоторые *пресмыкающиеся* и *птицы*) либо путем изменения его кривизны особыми мышцами (большинство пресмыкающихся и птиц, *млекопитающие*).

**Аксолотль** – неотеническая (способная к размножению) *личинка* амбистомы – земноводного из отряда хвостатых (см. *Неотения*).

**Аллантоис** – одна из *зародышевых оболочек амниот*. Образуется как мешкообразный вырост задней кишки *зародыша*. У *низших амниот (пресмыкающиеся и птицы)*, разрастаясь, превращается в большой пузырь, который располагается между *амнионом* и *серозой*. В А. зародыш выделяет свои продукты распада, поэтому А. наз. зародышевым мочевым пузырем. В стенках его развивается мощная сеть кровеносных сосудов, благодаря которым через пористую структуру скорлупы осуществляется газообмен зародыша с окружающей средой. У *высших амниот (млекопитающие)* А. срастается с *серозой* и образуется *хорион*. На нем появляются ворсинки – зачатки *плаценты*.

**Альвеолы** – 1. Концевые отделы альвеолярных желез и мельчайших разветвлений *бронхов* в *легких* в виде мешочков округлой или овальной формы;

2. Небольшие углубления челюстных костей, в которых располагаются корни зубов.

**Амнион** – одна из *зародышевых оболочек амниот*. Развивается в виде складки *эктодермы* и *мезодермы*. После срастания краев складки *зародыш* оказывается сразу в 2 оболочках – во внутренней, или в А., и в наружной, или *серозе*. В полости между зародышем и А. скапливается амниотическая жидкость, предохраняющая зародыш от высыхания и механических повреждений. А. как зародышевая оболочка, кроме *высших позвоночных*, встречается у *акул, насекомых, скорпионов*, а также при *метаморфозе у личинок немертин* и *морских ежей*.

**Амфистилия** – тип сочленения челюстного аппарата с осевым черепом (у древнейших *акул, кистеперых* и *костных ганоидов*).

**Анаболизм** – то же, что *ассимиляция*.

**Анализаторы** – сложная система нервных образований у *высших позвоночных* и человека, осуществляющая восприятие и анализ раздражений из внешней и внутренней среды. Каждый А. состоит из воспринимающего образования (*рецептора*), проводящей части и центрального отдела, расположенного в коре больших полушарий *головного мозга*. К А. относятся все *органы чувств* (зрения, слуха, обоняния и т. д.), а также А. мышц и внутренних органов.

**Адаптация** (приспособление)-приспособление организмов к различным условиям жизни в процессе эволюции.

**Аклиматизация**- приспособление организмов к новым климатическим условиям среды обитания.

**Амфиды**- органы химических чувств.

**Амбулакральная система** – водно-канальная система сосудов *Иглокожих* служащих для движения.

**Анабиоз**- резкое замедление жизненных процессов организма при возникновении неблагоприятных условий для существования(обратимый процесс).



**Анальное отверстие**- заднепроходное отверстие пищеварительной системы.

**Анаморфоз**- развитие с увеличением сегментов или других частей тела организма.

**Акрон**- самый первый членик тела членистоногих.

**Бентос (глубина)**-совокупность организмов обитающих на и в грунте морских и пресных водоёмов.

**Бластопор**- первичный рот.

**Велигер**- личинки морских моллюсков имеющих на теле образование в виде паруса.

**Гастральная полость** –полость тела кишечнотелостных сообщающаяся с внешней средой только одним отверстием, первичная кишка.

**Гемолимфа**- жидкость циркулирующая в сосудах и полости тела беспозвоночных с незамкнутой кровеносной системой. Выполняет функцию крови и лимфы.

**Гермафродит**-организмы имеющие мужскую и женскую половые системы.

**Гиподерма**- слой стенки тела состоящий из крупных эпителиальных клеток, обычно располагается под кутикулой.

**Гомойотермные животные**- теплокровные животные. К ним относятся птицы и млекопитающие.

**Гонадалар**- половые железы животных.

**Детрит**- мелкие органические частички осевшие на дно водоёмов.

**Диапауза**- перерыв, остановка, период временного физиологического покоя в развитии и размножении.

**Диморфизм**- морфофизиологические различия между особями одного вида животных.

**Имаго**- половозрелая стадия развития членистоногих.

**Карапакс**- цельная склеротизированная пластинка покрывающая головогрудь ракообразных.

**Кинетосома**- тельце находящееся у основания жгутика внутри клетки Жгутиконосцев.

**Конкуренция**- форма взаимоотношения организмов выраженная в виде борьбы за существования при недостатке ресурсов в среде обитания.

**Конъюгация**- половой процесс у инфузорий, ошибочно называемый половым размножением.

**Космополит**- виды животных встречающиеся на большей части обитаемых областей земли(практически везде).

**Кутикула**- наружные, плотные, неклеточные покровы некоторых беспозвоночных, основа которого состоит из хитина.

**Метаморфоз**- морфологические изменения организма при постэмбриональном развитии.

**Миксоцел**- смешанная первичная и вторичная полость тела некоторых беспозвоночных.

**Нимфа**- преимагинальная стадия развития членистоногих не имеющих стадию куколки.

**Омматидий**- структурная единица сложного(фасеточного) глаза членистоногих.

**Онтогенез**- индивидуальное развитие организмов.

**Палеозоология**- наука о древних ископаемых животных.

**Педогенез**- личиночное размножение животных.

**Планктон**- совокупность мелких организмов живущих в толще воды.

**Плейрит**- боковая пластинка сегмента членистоногих.

**Пойкилотермные животные**- холоднокровные животные характеризуются непостоянной температурой тела.

**Порошица**- специальная выделительная пора у инфузорий.

**Проглотитиды**- членики тела ленточных червей.

**Протоцефалон**- первичная голова ракообразных.

**Псевдоподий**- ложноножки, временные цитоплазматические выросты у одноклеточных организмов, служащих для движения и захвата пищи.

**Радула**- тёрка, гибкая хитиноидная пластинка покрытая мелкими зубами, расположена на поверхности мускулистого языка в глотке моллюсков.

**Регенерация**- восстановление повреждённых или утерянных частей тела организмов.

**Септа**- поперечная внутренняя стенка между сегментами у кольчатых червей.

**Синцитий-** строение тканей при котором клеточные стенки между клетками частично отсутствуют.

**Сколекс-** головная часть тела ленточных червей.

**Статоцист-** орган равновесия беспозвоночных.

**Стернит-** брюшная пластинка сегмента членистоногих.

**Стигма-** глазок, светочувствительная органелла жгутиконосцев.

**Стилет-** колюще-сосущий ротовой орган нематод.

**Тегумент-** покровы трематод состоящие из погружённого эпителия без ресничек.

**Тельсон-** самый последний членик тела членистоногих .

**Тергит-** спинная пластинка сегмента членистоногих.

**Тифлозоль** – продольно вогнутый участок средней кишки кольчатых червей.

**Фагоцитоз-** активное захватывание и поглощение пищи одноклеточными организмами.

**Филогенез (филогения)-** историческое развитие живых организмов различного таксономического уровня.

**Финна-** пузыревидная личинка ленточных червей паразитирующая в промежуточном хозяине.

**Фурка-** вилообразный отросток на конце тела низших ракообразных.

**Хитин-** сложное азотистое соединение входящее в состав кутикулы.

**Целом-** вторичная полость тела.

**Цефализация-** объединение передних сегментов тела в головной отдел у членистых организмов.

**Шизогония-** бесполое размножение споровиков.

**Эволюция-** необратимый процесс исторического изменения животных.

**Экдизон-** линочный гормон насекомых.

**Экзувий-** старые покровы членистоногих после линьки.

**Элитры-** хитинизированные передние крылья жуков.

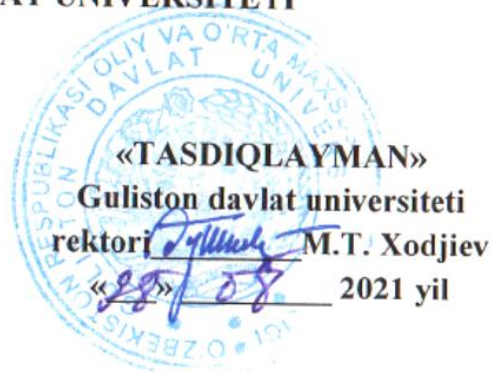
**Эмбрион (зародыш)-** первичное развитие животных организмов.

**Эндемики (местные)-** организмы различного таксономического уровня ограниченные в распространении небольшой географической областью.

**Этология-** наука изучающая поведение животных.

# **ПРИЛОЖЕНИЯ**

**O'ZBEKISTON RESPUBLIKASI**  
**OLIY VA O'RTA MAXSUS TA'LIM VAZIRLIGI**  
**GULISTON DAVLAT UNIVERSITETI**



**“ZOOLOGIYA”**  
**FANINING O‘QUV DASTURI**

Bilim sohasi: 500000- Tabiiy fanlar, matematika va statistika  
Ta'lim sohasi: 510000- Biologiya va turdosh fanlar  
Ta'lim yo'nalishi: 60510100- Biologiya (Turlari *bo'yicha*)

**Guliston-2021**

Fan / modul kodi ZOOB212		O'quv yili 2022-2023	Semestr 3-4	ECTS - Kreditlar 6+6 = 12	
Fan / modul turi Majburiy		Ta'lim tili O'zbek / rus		Haftadagi dars soatlari 6	
1.	Fanning nomi		Auditoriya mashg'ulotlari (soat)	Mustaqil ta'lim (soat)	Jami yuklama (soat)
	Zoologiya		180	180	360
2.	<p><b>I. Fanning mazmuni</b></p> <p>Fanni o'qitishdan maqsad - talabalarga hayvonlarning morfologiyasi, biologiyasi, ekologiyasi, etologiyasi, filogenezi, sistematikasi va zoogeografiyasi; hayvonot olamining xilma-xilligi; hayvonlarning ko'payish usullari; o'sishi va rivojlanishini turli tumanligi; ularni morfologik, anatomik, fiziologik va ekologik muammolari bo'yicha ta'lim berishdir. Buning uchun quyidagi vazifalar bajariladi: talabalarni zoologiyaning asosiy vazifalari va qonunlari; hayvonlarning morfologiyasi, biologiyasi, ekologiyasi, etologiyasi, filogenezi, sistematikasi va zoogeografiyasi; hayvonot olamining xilma-xilligi; hayvonlarning ko'payish usullari; o'sishi va rivojlanishini turli tumanligi; ularni morfologik, anatomik, fiziologik va ekologik muammolar kabilar bilan zamonaviy pedagogik texnologiyalar asosida tanishtiriladi.</p> <p>Fanning vazifasi - fanning tadqiqot uslublari; xayvonot olami xilma-xilligi; bir xo'jayralilar va ko'p xo'jayralilar; ko'p xujayralilarning kelib chiqish nazariyalari; xayvonlarni umurtqali va umurtqasizlarga bo'linishi, morfologik, anatomik, fiziologik va ekologik aspektlari; xayvonlar klassifikatsiyasi; muxim vakillari va ularning ahamiyati; xayvonlarning ko'payish usullari; o'sishi va rivojlanishi fanning xalq xo'jaligi, qishloq xo'jaligi, tibbiyot muammolarini xal qilishda tutgan o'rnini ochib berish.</p> <p><b>II. Asosiy nazariy qism (ma'ruza mashg'ulotlari)</b></p> <p><b>II.I. Fan tarkibiga quyidagi mavzular kiradi:</b></p> <p><b>1-mavzu. Zoologiya faniga kirish</b></p> <p>Zoologiya fanining ob'ektlari va predmeti. Fanning maqsad va vazifalari. Zoologiya fanining boshqa fanlar tizimida tutgan o'rni. Fanning rivojlanishidagi asosiy bosqichlar va uning shakllanishiga katta hissa qo'shgan olimlar. O'zbekistonda zoologik tadqiqotlarning rivojlanishi. Hayvonlarning hozirgi zamon zoologik sistematikasi, asosiy sistematik birliklar.</p> <p><b>2-mavzu. Protozoologiya</b></p> <p>Ho'jayra – bir butun organizm sifatida. Eukariot xo'jayra tuzilishi: xo'jayralar xarakatchanligi; moddalar yutishi; oziqni xazm qilish; tsitoplazmani tsirkulyatsiyasi; xo'jayra sekretsiya qiladigan moddalar; ayirish, ko'payish va jinsiy jarayonlar. Xo'jayralar kommunikatsiyasi va simbiozi. Eukariot xo'jayralarni kelib chiqishi.</p> <p>Bir ho'jayralilar (Sodda hayvonlar) tuzilishi va funktsiyalari. Sodda hayvonlar hujayrasining ko'p vazifaliligi va organellalari. Ko'payishi va xayot tsikllari. Ularning rivojlanishida jinsiy va jinssiz nasllar gallanishi. Tinch holati va tarqalish davrlari (tsistalar va sporalar). Sodda xayvonlar xilma-xilligi.</p> <p>Euglenozoa tipi, Euglenoidea sinfi. Vakillari tuzilishida hayvon va o'simliklarga xos umumiylik. Kinetoplastida sinfi. Umumiy tuzilishi, rivojlanishi, klassifikatsiyasi va patogen vakillari.</p> <p>Chlorophyta tipi, volvokslar. Koloniya bo'lib yashovchi xivchinlilar.</p> <p>Yoqali xivchinlilar Chlorophyta tipi (Choanoflagellata), Retortamonada va Axostylata tiplari.</p> <p>Alveolata tipi. Dinoflagellata kenja tipi: umumiy belgilari; vakillari axamiyati. Kipriklilar (Ciliophora) kenja tipi: xo'jayra tuzilishi va funktsiyalari; lokomotsiya; oziqlanishi; yadroviy dimorfizm; ekskretsiya; jinssiz va jinsiy ko'payishi; vakillarini xilma-xilligi. Erkin yashovchi infuzoriyalar. Parazit infuzoriyalar. Sporalilar Apicomplexa</p>				

Sporozoa. kenja tipi: tuzilishidagi umumiy belgilari; vakillarini xilma-xilligi. Koktsidioz, toksoplazmoz kasalliklari. Qon sporalilari. Bezgak qo'zg'atuvchilari, tuzilishi, rivojlanish tsikllari.

Amyobasimon bir xo'jayralilar. Amyobasimon hujayra tuzilishi va uning xillari. Yolg'onoyoqlar - tuzilishi, vazifasi, oziqlanish va ko'payishi. Amyobalarni xilma-xilligi. Kasallik qo'zg'atuvchi amyobalar. Foraminiferalar va aktinopodalar. Radiolaria, Heliozoa, Acantharea sinflari. O'ziga xos belgilari, vakillari.

Bir hujayrali hayvonlarning filogeniyasi.

### **3-mavzu. Parazoa lar. G'ovaktanlilar (Porifera) va Plastinkasimonlar (Placozoa) tiplari**

G'ovaktanlilar(Porifera): tuzilishi; tana devori; filtratsiya; skeleti; lokomotsiya va xo'jayralarni organizmda xarakatlanishi; fiziologik kompartmentalizatsiyalanish; oziqlanish; ichki transport, gaz almashinuvi va ayiruv jarayonlari; integratsiya; biologik faol metabolitlar va boshqa organizmlar bilan assotsiatsiya; bioeroziya; ko'payish; g'ovaktanlilar xilma-xilligi; paleontologiyasi va filogeniyasi.

Plastinkasimonlar (Placozoa): umumiy tuzilishi, xo'jayralari.

### **4-mavzu. Eumetazoa lar. Bo'shliqichlilar (Cnidaria) tipi**

Umumiy tavsifi: tana shakli va yakka yashovchi vakillarini simmetriyasi; koloniyalar shakli; skelet; muskulatura va xarakatlanish; asab tizimi; knidotsitlar va knidalar; interstitsial xo'jayralar; ovqat xazm qilish tizimi, oziqlanish va ichki transport; gaz almashinuvi va ayirish; ko'payish va rivojlanish.

Korall poliplar (Anthozoa) sinfi: polip tuzilishi; muskulatura va asab tizimi; qisqarish va rostlanish; oziqlanish va ichki transport; gaz almashinish va ayirish; ko'payish va o'sish; turlar xilma-xilligi. Anthozoa filogeniyasi.

Medusozoa taksoni. Stsifoid meduzalar (Scyphozoa) sinfi: tana tuzilishi va funktsiyalari; ko'payishi va rivojlanish tsikli. Scyphozoa-lar xilma-xilligi, asosiy turkumlari. Filogeniyasi.

Gidrasimonlar (Hydrozoa) sinfi: umumiy tavsifi; poliplar; meduzalar; koloniyalar; gidrasimonlar xilma-xilligi, turkumlar va vakillar; filogeniyasi.

Bo'shliqichlilar filogeniyasi.

### **5-mavzu. Billateral simmetriyalilar. Yassi chuvalchanglar (Platyhelminthes) tipi**

Billateral simmetriya – yangi imkoniyatlar. Tsefallashuv – yo'naltirilgan izlashga imkoniyat: xarakatchan va o'tiroq bilateriyalar. Muskullar – taqib qilishga imkoniyat. Tuproqda xarakatlanish mexanizmlari. Kompartmentlashuv-fiziologik boshqaruv va ixtisoslashuv. Ichki transport. Gaz almashinuv va nafas olish pigmentlari. Ekskretsia. Ko'payish va rivojlanish: jinsiy ko'payish; determinatsiya; gastrulyatsiya; mezodermani shakllanishi; blastopor. Bilateriyalar filogeniyasi.

Yassi chuvalchanglar (Platyhelminthes) - umumiy tavsifi

Kiprikli chuvalchanglar(Turbellaria) sinfi: tavsifi; tana devori; muskulatura va lokomotsiya; asab tizimi va sezgi a'zolari; parenxima; ovqat xazm qilish tizimi va oziqlanish; ichki transport; ekskretsia. Ko'payish: jinssiz ko'payish va regeneratsiya; jinsiy ko'payish va rivojlanish. Kiprikli chuvalchanglar xilma-xilligi: turkumlar va vakillari. Turbellaria-lar filogeniyasi. So'rg'ichlilar (Trematoda) sinfi: tuzilishi va funktsiyalari; parazitlik qilib yashashga moslanish, yopishuvchi organlari, jinsiy tizimi va ko'payishi; biologiyasi va xayot tsikllari. Odam va uy hayvonlarining parazit vakillari. Cercomeromorpha. Monogenetik so'rg'ichlilar (Monogenea) sinfi: tana tuzilishi; ko'payishi; xayot tsikllari; vakillari. Tasmason chuvalchanglar (Cestoda) sinfi: tana tuzilishi va funktsiyalari; ko'payishi va vakillarini xayot tsikllari.

Yassi chuvalchanglar (Platyhelminthes) filogeniyasi va kelib chiqishi.

### **6-mavzu. Mollyuskalar (Mollusca) tipi**

Mollyuskalar tuzilishini umumiy rejasi: mantiya; chig'anoq; mantiya bo'shlig'i; jabralar; osfradiyalar; oyoq; oziqlanish; tselom; ichki transport; ekskretsia; asab tizimi va sezgi a'zolari; ko'payishi va rivojlanishi.

Aplacophora sinfi: tana shakli; vakillarini xilma-xilligi.

Xitonlar (Polyplacophora) sinfi: mantiya; chig'anoq; oyoq va lokomotsiya; mantiya bo'shlig'i va ventilyatsiya; oziqlanishi; ichki transport; ayiruv tizimi; asab tizimi va sezgi a'zolari; ko'payishi va rivojlanishi; xilma-xilligi.

Monoplacophora sinfi: umumiy tavsifi, vakillari.

Qorinoqqlilar (Gastropoda) sinfi: tavsifi; sistematikasi bo'yicha dastlabki muloxazalar; tuzilishi rejasini evolyutsiyasi va kelib chiqishi; oyog'i, xarakatlanishi va yashash joylari; oziqlanish va ovqatni xazm qilish; oziqlanish va sistematika; oziqlanish ekologiyasi; ekskretsiya; ichki transport; asab tizimi va sezgi a'zolari; ko'payishi va rivojlanishi; xilma-xilligi va evolyutsiyasi.

Boshoyoqlilar (Cephalopoda) sinfi: tana shakli; chig'anog'i; xarakatlanishi; adaptiv xilma-xilligi; oziqlanishi; gaz almashinuvi; ichki transport va ayirish tizimi; asab tizimi va sezgi a'zolari; teri qoplamasi va xromatik organlar; ko'payishi va rivojlanishi; vakillarini xilma-xilligi. Boshoyoqli mollyuskalar filogeniyasi.

Ikki pallalilar (Bivalvia) sinfi: tana shakli; chig'anog'i; mantiyasi; oyog'i; jabralari va oziqlanish usullari evolyutsiyasi; plastinkajabralilarni adaptiv radiatsiyasi; ichki transport, gaz almashinuv va ayirish tizimlari; asab tizimi va sezgi a'zolari; ko'payishi va rivojlanishi; ikki pallali mollyuskalar filogeniyasi.

Kurakoyoqli mollyuskalar (Scaphopoda) sinfi: tana shakli; mantiya va mantiya bo'shlig'i; chig'anog'i; oziqlanishi, ichki transport va ayirish tizimlari; asab tizimi va sezgi a'zolari; ko'payishi va rivojlanishi; vakillarini xilma-xilligi vasinfni filogeniyasi.

Mollyuskalar filogeniyasi: mollyuskalar tuzilishi, kelib chiqishi va evolyutsiyasi.

#### **7-mavzu. Xalqali chuvalchanglar (Annelida) tipi**

Tana tuzilishi va funktsiyalari: segmentatsiya; tana devori; asab tizimi; tselom va qon aylanish tizimi; ayiruv va ovqat xazm qilish tizimlari; ko'payishi va rivojlanishi. Xalqali chuvalchanglar xilma-xilligi va filogeniyasi. Evolyutsiyasi va segmentlanishni o'rni.

Ko'p tuklilar (Polychaeta) sinfi: umumiy tuzilishi va funktsiyalari; tana devori va yashash naychalari; muskulatura va lokomotsiya; asab tizimi va sezgi a'zolari; ovqat xazm qilish tizimi va oziqlanish; gaz almashinish, ichki transport va ayirish tizimlari. Ko'payishi: regeneratsiya; jinssiz va jinsiy ko'payish; epitokiya; rivojlanish va metamorfoz.

Belbog'chalilar (Clitellata) taksoni. Kam tuklilar (Oligochaeta) sinfi: umumiy belgilari; tana devori va tselom; lokomotsiya, asab tizimi va sezgi a'zolari; oziqlanish va ovqat xazm qilish tizimi; qon aylanish tizimi va gaz almashinuvi; ayiruv tizimi va diapauza; ko'payishi va rivojlanishi; Oligochaeta-lar xilma-xilligi, dengizda va quruqlikda yashovchi vakillari.

Zulksimonlar (Hirudinomorpha) sinfi: umumiy tavsifi; xaqiqiy zuluklar (Euhirudinea) taksoni, organlari tuzilishi va funktsiyalari; ko'payishi va rivojlanishi; kichik taksonlar vakillarini xilma-xilligi. Belbog'chalilar filogeniyasi.

#### **8-mavzu. Onixoforalar (Onychophora) va imillab yuruvchilar (Tardigrada) tipi**

Onixoforalar (Onychophora) tipi: tashqi tuzilishi; tana devori va lokomotsiya; oziqlanish; ichki transport, nafas olish va ayirish; asab tizimi va sezgi a'zolari; ko'payishi va rivojlanishi; vakillari xilma-xilligi va filogeniyasi.

Imillab yuruvchilar (Tardigrada) tipi: tashqi tuzilishi; tana devori; muskulaturasi va lokomotsiya; nafas olish va ayirish; asab tizimi va sezgi a'zolari; ko'payishi va rivojlanishi; vakillari xilma-xilligi va filogeniyasi.

#### **9-mavzu. Bo'g'imoyoqlilar (Arthropoda) tipi**

Umumiy belgilari. Tashqi tuzilishi: segmentlashish; tagmozis; tsefallashish; bo'g'imlar o'simtalari. Tana devori: kiprikchalar va xivchinlar; ekzoskelet. Muskulatura va xarakatlanish: funktsional morfologiyasi va fiziologiyasi. Tselom va mezoderma. Ichki transport. Ekskretsiya. Nafas olish va oziqlanish jarayonlari. Asab tizimi. Sezgi a'zolari: tashqi va ichki retseptorlar. Ko'payishi, rivojlanishi va filogeniyasi. Trilobitsimonlar (Trilobitomorpha) kenja tipi: tashqi tuzilishi; rivojlanishi; ekologiyasi; xilma-xilligi; filogeniyasi.

### **10-mavzu. Xelitseralilar (Chelicerata) kenja tipi**

Tashqi tuzilishi. Qilichdumlilar (Xiphosura) sinfi: tashqi tuzilishi; oziqlanishi; ichki transport; nafas olishi; ekskretsiya; asab tizimi va sezgi a'zolari; ko'payishi va rivojlanishi.

O'rgimchaksimonlar (Arachnida) sinfi: tashqi tuzilishi; oziqlanishi; nafas olishi; ichki transport; ekskretsiya; asab tizimi va sezgi a'zolari; ko'payishi va rivojlanishi. Asosiy turkumlari va muxim vakillari: Qisqichbaqachayonlar (Eurypterida), Chayonlar (Scorpiones), Telefonlar (Uropygi), Chilviroyoqlar (Amblypygi), O'rgimchaklar (Araneae), Soxta chayonlar (Pseudoscorpiones), Solpugalar (Solifugae), Pichano'rarlar (Opiliones), Kanalar (Acari); o'rgimchaksimonlar filogeniyasi.

Xelitseralilar filogeniyasi.

### **11-mavzu. Qisqichbaqasimonlar (Crustacea) kenja tipi**

Qisqichbaqasimonlar (Crustacea) kenja tipi. Umumiy tavsifi: tashqi tuzilishi; oziqlanishi; ichki transport; nafas olishi; ekskretsiya; asab tizimi va sezgi a'zolari; ko'payishi va rivojlanishi. Qisqichbaqasimonlar sinflari: Remipedia; Cehpalocarida; Jabraoyoqlilar (Anostraca). Bargoyoqlilar (Phyllopoda): xarakatlanishi, oziqlanishi nafas olishi, ichki transport va ekskretsiya, asab tizimi va sezgi a'zolari, ko'payishi va rivojlanishi, kichik taksonlar va vakillari, filogeniyasi. Yuksak qisqichbaqasimonlar (Malacostraca) sinfi: umumiy tavsifi; asosiy turkumlari va vakillari, filogeniyasi. Jag'oyoqlilar (Maxillopoda) sinfi: umumiy tavsifi; asosiy taksonlari, vakillari; filogeniyasi. Qisqichbaqasimonlar filogeniyasi.

### **12-mavzu. Traxeyalilar (Tracheata) kenja tipi**

Umumiy belgilari. Ko'poyoqlilar (Myriapoda) sinfi. Asosiy taksonlari: Laboyoqlilar (Chilopoda); Symphyla; Ikki juftoyoqlilar (Diplopoda); Pauropoda. Filogeniyasi.

Xasharotlar sinfi yoki oltiyoqlilar (Hexapoda): umumiy tavsifi; tashqi tuzilishi; qanotlari va uchishi; oziqlanishi; ichki transport; nafas olishi; ayirish tizimi; asab tizimi va sezgi a'zolari; ko'payishi va rivojlanishi. Ekologiyasi: koevolutsiyasi, parazit va parazitoid turlari, kommunikatsiyalari. Xasharotlar xilma-xilligi: asosiy turkumlari va muxim vakillari. Xasharotlarni axamiyati.

### **13-mavzu. Cycloneuralia katta tipi**

Umumiy tavsifi. Qorinkiprikilar (Gastrotricha) tipi: umumiy tavsifi, xilma-xilligi. To'garak chuvalchanglar (Nematoda) tipi: tana shakli; tana devori; asab tizimi va sezgi organlari; xarakatlanishi; oziqlanishi; ayiruv tizimi; ko'payishi va rivojlanishi. Parazit nematodalar va ularning odam, qishloq xo'jalik hayvonlari va o'simliklar uchun ahamiyati. Qil chuvalchanglar (Nematomorpha) tipi: umumiy belgilari, xilma-xilligi. Priapulida, Loricifera, Kinorhyncha tiplari, vakillarini xilma-xilligi. Cycloneuralialar filogeniyasi.

### **14-mavzu. Gnathifera katta tipi**

Umumiy tavsifi. Gnathostomulida tipi: tavsifi, xilma-xilligi.

Micrognathozoa va Syndermata taksonlari. Gnathifera filogeniyasi.

### **15-mavzu. Kamptozoa va Cyclophora tiplari**

Kamptozoa: tana shakli; ichki tuzilishi, organlari funktsiyasi; filogeniyasi, xilma-xilligi. Cyclophora: tana shakli; ko'payishi va xayot tsikli; ekologiyasi; filogeniyasi.

### **16-mavzu. Lophophorata katta tipi**

Phoronida tipi. Elkaoyoqlilar (Brachiopoda) tipi: tana shakli, lofofor va oziqlanish; ichki a'zolari tuzilishi va faoliyati; ko'payishi va rivojlanishi; turlari xilma-xilligi. Mshankalar (Bryozoa) tipi: tana shakli; koloniyalari; zooidlar polimorfizmi, ularni aloqalari; funikulyar tizimi; muskulaturasi; oziqlanishi; gaz almashinishi, ichki transport, asab tizimi va ekskretsiya; ko'payishi va rivojlanishi; turlari xilma-xilligi. Lophophoratalar filogeniyasi.

### **17-mavzu. Ikkilamchi og'izlilar (Deuterostomata). Ignaterililar (Echinodermata) tipi**

Umumiy biologiyasi. Ontogenezda besh nurli simmetriyani rivojlanishi. Eleutherozoa kenja tipi. Dengiz yulduzlari (Asteroidea) sinfi: tana shakli, devori va skeleti; ambulakral tizimi; lokomotsiya; gaz almashinuvi; asab tizimi; ovqat xazm qilish tizimi va oziqlanishi; ichki transport; ekskretsiya; ko'payishi va rivojlanishi; metamorfoz; turlar xilma-xilligi.



Ilondumlilar (Ophiuroidea) sinfi: tashqi va ichki tuzilishi, xayot faoliyati. Dengiz tipratikanlari (Echinozoa) sinfi: tashqi va ichki tuzilishi, o'ziga xos xususiyatlari. Dengiz ko'zachelari (Holothuroidea) sinfi: tashqi tuzilishi, tana devori, shakli, xayot tarzi, ichki tuzilishi va organlar faoliyati, ko'payishi va rivojlanishi, turlari xilma-xilligi. Pelmatozoa kenja tipi. Dengiz nilufarlari (Crinoidea) sinfi: tana shakli, devori; muskulaturasi va lokomotsiya; ovqat xazm qilish tizimi va oziqlanish; ichki transport; gaz almashinuvi va ekskretsiya; asab tizimi; ko'payishi va rivojlanishi; turlari xilma-xilligi. Ignaterililar paleontologiyasi va filogeniyasi.

## **II. Qism Umurtqalilar zoologiyasi bo'yicha:**

### **1-mavzu. Umurtqalilar zoologiyasi. Xordalilar tipi – Chordata**

Umurtqalilar zoologiyasining ob'ektlari va predmeti. Fanning rivojlanish tarixi va uslublari. Fanning maqsad va vazifalari. Tipning umumiy ta'rifi. Xordalilarni hayvonot olami sistemasida tutgan o'rni. Xordalilarni o'ziga xos muhim belgilari va ularning biologik ahamiyati. Xordalilarning kelib chiqishi.

#### **2- mavzu. Chala xordalilar tipi**

Balanogloss misolida tip vakillari tuzilishining asosiy belgilari. Tarqalishi, turlar soni, biologiyasi, chala xordasi.

#### **3 – mavzu. Pardalilar yoki lichinka xordalilar kenja tipi**

Kenja tip vakillarini tuzilishining asosiy belgilari. Astsidiyalar sinfi. Biologik xususiyatlari: yakka va koloniya bo'lib yashovchi, o'troq va erkin suzuvchi turlari. Astsidiyaning tuzilishi, ko'payishi va rivojlanishi: jinsiy va jinssiz ko'payish, lichinkaning tuzilishi va rivojlanish davrlari. Salplar sinfi. Biologiyasi: yakka va kolonial turlari. Salp va bochyonochkalarining tuzilishi va rivojlanishi. Metogenez va uning biologik ahamiyati. Appendikulyariyalar sinfi. Biologiyasi, tuzilishi, ko'payishi va rivojlanishi. Pardalilarning kelib chiqishi va evolyutsiyasi xaqidagi g'oyalar. Neogeniya g'oyasi (Garstrang), A.N.Severtsov va N.A.Livanov qarashlari. Xordalilar evolyutsiyasini tushinishda A.O.Kovalevskiy izlanishlarining ahamiyati.

#### **4-mavzu. Bosh suyaksizlar kenja tipi**

Boshxordalilar sinfi. Tuzilishining asosiy belgilari va sistematikasi. Kelib chiqishi. Lantsetnikning tuzilishi va biologiyasi. Boshxordalilar hayot tarzi va amaliy ahamiyati.

#### **5-mavzu. Bosh suyaklilar yoki umurtqalilar kenja tipi**

Umurtqalilarning kelib chiqishi. Tuzilishining asosiy belgilari: o'q skeleti, bosh skeleti, qo'l-oyoq skeletlari, ovqat hazm qilish tizimi, nafas olish tizimi va sezgi a'zolari. Tuzilishining murakkablashishi, a'zolarining taraqqiyoti – umurtqalilar progressiv evolyutsiyasining asosiy sharti ekanligi.

#### **6- mavzu. Jag'sizlar bo'limi (infratip). To'garak og'izlilar katta sinfi**

Sinf vakillarining tuzilishi va umumiy belgilari. To'garak og'izlilarning kelib chiqishi va evolyutsiyasi. Minoganing tuzilishi va hayot kechirishi: skeleti, nafas olish tizimi, ovqat hazm qilish tizimi, ovqatlanishi, qon aylanish tizimi. Minoga va miksinalar tuzilishidagi farqlar. To'garak og'izlilarning amaliy ahamiyati.

#### **7-mavzu. Jag'lilar bo'limi (infratip). Baliqlar. Tog'ayli baliqlar sinfi.**

Baliqlar katta sinfi. Baliqlar umurtqalilarning birlamchi suvda hayot kechiruvchi vakili sifatida, baliqlar katta sinfining biologik va morfologik ta'rifi. Harakat-tayanch tizimi, tuzilishining asosiy belgilari. Baliqlar-suv hayvoni sifatida: nafas olish, qon aylanish va ayirish tizimlari tuzilishi. Tog'ayli baliqlar sinfi. Tuzilishining asosiy belgilari, tog'ayli baliqlarning kelib chiqishi, evolyutsiyasi va sistematikasi. A'zolar tizimi bo'yicha tuzilishiga ta'rif. Ko'payishi va rivojlanish xususiyatlari. Tuz va suv almashinuvi. Tog'ayli baliqlarning amaliy ahamiyati.

#### **8-mavzu. Suyakli baliqlar katta sinfi**

Katta sinfnin morfologik va anatomik belgilari, xususiyatlari. Hozirgi zamon suyakli baliqlarning kelib chiqishi va sistematikasi. Karp balig'i misolida suyakli baliqlarning tashqi tuzilishi va a'zolar tizimi. Shul'aqanotlilar sinfining ta'rifi: katta turkumlari, tog'ayli

ganoidlar, suyakli ganoidlar, ko'p qanotlilar, suyakli baliqlar to'dasi. Ularning tuzilishi xususiyatlari. Fiziologiyasi va hayot kechirishi. Kaftqanotlilar sinfining ta'rifi: katta turkumlari, cho'tqaqanotlilar va ikki xil nafas oluvchilar, ularning tuzilishi, xususiyatlari, fiziologiyasi, hayot kechirishi va umurtqali hayvonlar sistemasi va evolyutsiyasida tutgan o'rni. Baliqlar ekologiyasi. Biologik to'dalar va ularga xos bo'lgan moslanish xususiyatlari: ko'payishi, migratsiyasi, ovlanishdagi ahamiyati, baliqchilik yo'nalishi. O'zbekiston ixtiofaunasining o'ziga xos vakillari: aborigenlari, introduksiya (boshqa joydan olib kelingan) qilinganlari. O'rta Osiyoda ovlanadigan, noyob va yo'qolish havfi ostida turgan baliqlarning vakillari.

#### **9-mavzu. To'rtoyoqlilar katta sinfi. Amfibiyalar - suv va quruqlikda yashovchilar sinfi.**

Quruqlikda yashovchi umurtqalilarning kelib chiqishi. Umurtqalilar quruqlikka chiqishidagi ekologik va morfologik moslanishlari. Suv va quruqlikda yashovchilarning ilk vakillari sifatida paleozoy davrida yashagan amfibiya – stegotsefallar.

Amfibiyalar - suv va quruqlikda yashovchilar sinfi.

Sinfning umumiy biologik va morfologik tavsifi. Sinfning sistematikasi: oyoqsizlar turkumi, dumli va dumsiz amfibiyalar. Ko'l baqasi misolida amfibiya tuzilishi va biologik xususiyatlari.

Amfibiyalar biologiyasi: asosiy ekologik guruhlari, ovqatlanishi, ko'payishi, rivojlanishi, nasl uchun qayg'urish usullari. O'rta Osiyoda yashovchi amfibiyalarning amaliy ahamiyati va ulardan foydalanish muammolari, sun'iy ko'paytirish, muhofaza qilish.

#### **10-mavzu. Reptiliyalar - sudralib yuruvchilar sinfi**

Anamniya va amniotlarning morfologik va fiziologik belgilari: rivojlanishi, tuxumining tuzilishi, murtak qobig'ining paydo bo'lishi. Teri va uning tarkibiy qismlari. Ayiruv tizimining xususiyatlari va bu xususiyatlarning quruqlikda hayot kechirishga o'tish bilan bog'liqligi. Reptiliyalarning kelib chiqishi va evolyutsiyasi. Qazilma shakllari va ularning morfologik hamda ekologik turli-tumanligi. Hozirgi zamon reptiliyalarining sistematikasi; turkumlari: tumshuqboshlilar, timsohlar, toshbaqalar, tangachalilar va ularning qisqacha ta'rifi.

#### **11 – mavzu. Reptiliyalar tuzilishi va fiziologiyasi**

Tangachalilar vakillari – tez kaltakesak misolida reptiliyalar tuzilishi va fiziologiyasi. Hayot kechirishi, ko'payishi, ovqatlanishi, mavsumiy xossalari xulq atvorining issiq iqlim sharoitiga moslanish xususiyatlari. Reptiliyalarning amaliy ahamiyati.

O'rta Osiyo gerpetofaunasining o'ziga xos vakillari. Zaharli ilon turlari, ularning yashash sharoiti va muhofaza qilinishi. Sahro biotsenozida sudralib yuruvchilarning ahamiyati. Qizil Kitob sahifasidan joy olgan sudralib yuruvchilar vakillari.

#### **12- mavzu. Qushlar sinfi**

Sinf vakillari tuzilishining asosiy xususiyatlari. Qushlarning kelib chiqishi va ularning evolyutsion taraqqiyoti. Hozirgi zamon qushlarining sistematikasi va turkumlariga qisqacha ta'rif. Uy kaptari misolida qushlarning ichki va tashqi tuzilishi. Qushlarning moslanish xususiyatlari, fiziologiyasi, terisi, pat tuzilishi, nafas olish, ayiruv, asab tizimi va sezgi a'zolari.

#### **13-mavzu. Qushlar ekologiyasi**

Qushlar ekologiyasi: geografik tarqalishi, ekologik guruhlari, uchishga moslanish belgilari, ko'payishi, rivojlanishi, nasl uchun qayg'urishi, mavsumiy xossalari. Migratsiya va uning sabablari. Qushlarning tabiat va xo'jalikdagi ahamiyati. O'rta Osiyo ornitofaunasining turli-tumanligi va asosiy vakillari. Qushlarning ovlanadigan, noyob va qo'riqlanadigan turlari. O'zbekiston Qizil Kitobiga kiritilgan qushlar va ularning yashash sharoitlari. O'zbekistonda ornitologik kuzatishlar olib borishdagi asosiy muammolar.

#### **14-mavzu. Sut emizuvchilar yoki darrandalar sinfi**

Sinfning umumiy ta'rifi. Sut emizuvchilarning kelib chiqishi va evolyutsiyasiga sabab bo'lgan omillar. Qirilib ketgan turlari va ularning qadimgi reptiliyalar bilan aloqadorligi va evolyutsiyasi. Hozirgi zamon sut emizuvchilarining sistematikasi: bir teshiklilar, xaltalilar,

yo'ldoshlilar va ularning asosiy biologik xususiyatlari. Yo'ldoshli sut emizuvchilar sistematikasi va ularning turkumlariga qisqacha ta'rif. Asosiy a'zolar tizimiining morfologik va funktsional ta'rifnomasi; teri qoplag'ichlari, skeleti. Nafas olish, ovqat hazm qilish, qon aylanish va limfatik tizimi. Siydik-ta'nosil tizimi. Asab tizimi va sezgi a'zolari. Markaziy asab tizimi va bosh miyasining tuzilishidagi o'ziga xos xususiyatlari.

### **15 – mavzu. Sut emizuvchilar biologiyasi, geografik tarqalishi va ekologik guruhlari**

Xulq atvorining (etologiyasi) murakkab shakllari. Sut emizuvchilar biologiyasi, geografik tarqalishi. Ekologik guruhlari. Suv muhitini ikkilamchi o'zlashtirish, mavsumiy ritm. Ularning ovqatlanishi va ekotizimdagi o'rni, ovlanadigan turlari, ulardan mahsulot tayyorlash, muhofaza qilish, qishloq ho'jaligi zararkunandalari, kasal tarqatuvchi va xonakilashtirilgan turlari. O'rta Osiyo sutemizuvchilarining turli-tumanligi. Ovlanadigan, yo'qolib borayotgan va qo'riqlanadigan turlari. O'zbekiston Qizil Kitobiga kiritilgan sut emizuvchilar turlari va ularning tarqalishi. O'zbekistonda teriologiya muammolari va sut emizuvchilarni o'rganishga bag'ishlangan asosiy yo'nalishlar.

### **III. Amaliy mashg'ulotlari buyicha ko'rsatma va tavsiyalar**

Amaliy mashg'ulotlar uchun quyidagi mavzular tavsiya etiladi:

#### **Umurtqasizlar zoologiyasi**

1. *Euglena viridis* ning tuzilishi va ko'payishi.
2. Kinetoplastida (Kinetoplastidlar) sinfi vakillari, tripanosoma, lyambliya, leyshmaniya va trixomonas ning tuzilishi.
3. Parametsiya (tufelka) infuzoriyasining tuzilishi va ko'payishi.
4. Suvarak gregarinasining tuzilishi va rivojlanishi.
5. Bezgak plazmodiumi ning tuzilishi va rivojlanish tsikli
6. Amyoba, artsella, difflyugiya, foraminifera larning tuzilishi.
7. G'ovaktanlilarning tashqi va ichki tuzilishi
8. Chuchuk suv gidrasi va kolonial vakil – obeliyaning tuzilishi va ko'payishi.
9. Aureliya meduzasining tuzilishi va rivojlanishi.
10. *Dendrocoelum lacteum* (oq planariya) ning tashqi va ichki tuzilishi.
11. Jigar qurtining tashqi va ichki tuzilishi hamda rivojlanish tsikli
12. Qoramol solityori, cho'chqa solityori hamda exinokokning tuzilishi va rivojlanishi.
13. Baqachanoq va tok shillig'ining tuzilishi.
14. *Sepia officinalis* (karakatitsa) ning tashqi va ichki tuzilishi.
15. Nereis yoki qum chuvapchangining tuzilishi.
16. Yomg'ir chuvalchangining tashqi va ichki tuzilishi.
17. Chayon, falanga, o'rgimchak va kananing tashqi hamda ichki tuzilishi.
18. Dafniya va siklopning tuzilishi.
19. Daryo qisqichbaqasining tashqi va ichki tuzilishi.
20. *Lillobius forficatus* (kostyanka) ning tashqi tuzilishi
21. Suvarak, chigirtka va qo'ng'izning tashqi hamda ichki tuzilishi.
22. Odam askaridasining tashqi va ichki tuzilishi.
23. Dengiz yulduzining tashqi va ichki tuzilishi.

#### **Umurtqalilar zoologiyasi**

1. *Balanoglossus gigas* tuzilishining asosiy xususiyatlari.
2. Xordalilarning umumiy tuzilishi. Salp va appendikulyariyalar sinfi vakillarining tuzilishi.
3. Astsidiyaning tuzilishi, ko'payishi va rivojlanishi
4. Bosh suyaksizlar kenja tipi. Tuzilishining asosiy belgilari va sistematikasi. Kelib chiqishi.
5. Lantsetnikning tashqi va ichki tuzilishi
6. Umurtqalilar kenja tipi. Sistematik guruhlari, skelet tuzilishi, qon aylanish va ovqat hazm qilish tizimlari.

7. Umurtqalilarning nafas olish va ayirish tizimlari.
8. Minoga va miksining tashqi va ichki tuzilishi
9. Tikanli akulaning tashqi va ichki tuzilishi
10. Karp balig'ining tashqi va ichki a'zolari.
11. Suyakdor baliqlar skeletining tuzilishi
12. Ko'l baqasining tashqi va ichki tuzilishi
13. Ko'l baqasi skeletining tuzilishi
14. Ko'l baqasining ko'payishi va rivojlanishi
15. Sudralib yuruvchilarning tashqi va ichki tuzilishi
16. Sudralib yuruvchilar skeletining tuzilishi
17. Qora ilonnig jag' va zahar tishining tuzilishi
18. Qushlarning uchishga moslanish belgilari, turli- tumanligi
19. Kaptarning ichki va tashqi tuzilishi
20. Qushlar skeletining tuzilishi
21. Quyon misolida sutemizuvchilarning tashqi va ichki a'zolari tuzilishi.
22. Sut emizuvchilar skeletining tuzilishi

**IV. Kurs ishi mashg'ulotlari bo'yicha ko'rsatma va tavsiyalar**  
*Kurs ishi mashg'ulotlari uchun quyidagi mavzular tavsiya etiladi:*

#### **Umurtqasizlar zoologiyasi**

1. Umurtqasiz xayvonlarning xilma-xilligi turli muxit sharoitida yashashga moslashuvi natijasi;
2. Umurtqasiz hayvonlar dunyosining filogenetik bog'lanishi;
3. Ko'p hujayrali hayvonlarning kelib chiqish nazariyalari;
4. Umurtqasiz hayvonlar a'zolar tizimi evolyutsiyasi;
5. Kasallik qo'zg'atuvchi bir hujayralilar;
6. Yassi chuvalchaglarning rivojlanish tsikli – parazitik hayot mahsuli;
7. Bo'g'imoyoqlilarning keng tarqalish sabablari;
8. Umurtqasiz hayvonlarda metameriya xolati mohiyati;
9. Birlamchi va ikkilamchi og'izlilar – hayvonlar evolyutsiyasining ikki yo'nalishi;
10. Metamorfozni umurtqasiz hayvonlar uchun ahamiyati.

#### **Umurtqalilar zoologiyasi**

1. O'rta Osiyo umurtqalilar faunasining biologik xilma-xilligi va zoogeografiyasi;
2. O'rta Osiyo tekisliklari, suv havzalari va tog' xududlarida yashovchi umurtqali hayvonlar;
3. O'rta Osiyo suv havzalarida uchraydigan baliq turlari va ularning ekologik guruhlari;
4. Suvda ham quruqda yashovchilar quruqlikka chiqish sabablari va moslanish xususiyatlari;
5. O'zbekistonda uchraydigan zaharli ilonlar va ular zaharining xususiyatlari;
6. Qushlarning uchishga moslanish belgilari, uchish xillari;
7. O'zbekistonda uchraydigan sut emizuvchilar, ovlanadigan vakillari, kasallik tarqatuvchi va noyob turlari;
8. O'zbekiston xududiga oxirgi o'n yilliklarda kirib kelgan umurtqali hayvon turlari, ularning biologik xilma-xillikka ta'siri;
9. Noyob va yo'qolib borayotgan hayvonlarni asrashga qaratilgan dastur va loyihalar;
10. O'zbekistonning muhofazaga olingan xududlari.

#### **V. Mustaqil ta'lim va mustaqil ishlar**

Mustaqil ta'lim uchun tavsiya etiladigan mavzular:

1. Taroqsimonlar (Ctenophora) tipi
2. Nemertea tipining umumiy tavsifi, xilma-xilligi va filogeniyasi.
3. Orthonectida va Dicyemida tiplari.
4. Echiura va Sipuncula tiplari

	<p>5. Dengiz o'rgimchaklari (Picnogonida) sinfi</p> <p>6. Qiljag'lilar (Chaetognatha) tipi.</p> <p>7. Hayot paydo bo'lishi haqidagi zamonaviy tasavvurlar.</p> <p>8. Hayvonlar sistematikasining maqsadi, uslublari, qisqacha tarixi va uning o'rni.</p> <p>9. Hayvon organizmi hujayra va to'qimalarining tuzilishi va rivojlanish shartlari.</p> <p>Mustaqil o'zlashtiriladigan mavzular bo'yicha talabalar tomonidan referatlar tayyorlash va uni taqdimot qilish tavsiya etiladi.</p>
3.	<p><b>VI. Fan o'qitilishining natijalari (shakllanadigan kompetentsiyalar)</b></p> <p>Fanni o'zlashtirish natijasida talaba:</p> <ul style="list-style-type: none"> <li>-morfologik, anatomik, fiziologik va ekologik aspektlari; xayvonlar klassifikatsiyasi; muxim vakillari va ularning ahamiyati; xayvonlarning ko'payish usullari to'g'risida <b>tasavvurga ega bo'lishi;</b></li> <li>-xayvonlarning o'sishi va rivojlanishi fanning xalq xo'jaligi, qishloq xo'jaligi, tibbiyot muammolarini hal qilishda tutgan o'rni bo'yicha <b>ko'nikmalariga ega bo'lishi;</b></li> <li>-hayvonlarni aniqlash, o'rganish va kuzatuvlar olib borishda kerakli asbob-uskunalaridan foydalanish; turli xayvonlarni yig'ish, kuzatish, ichki va tashqi tuzilishini o'rganish; noyob xayvonlarni muxofaza qilish, ulardan oqilona foydalana olish; xayvonot olami vakillarini turgacha aniqlash haqida <b>malakalarga ega bo'lishi kerak.</b></li> </ul>
4.	<p><b>VII. Ta'lim texnologiyalari va metodlari:</b></p> <ul style="list-style-type: none"> <li>• ma'ruzalar;</li> <li>• interfaol keys-stadilar;</li> <li>• amaliy mashg'ulotlar;</li> <li>• guruhlarda ishlash;</li> <li>• taqdimotlarni qilish;</li> <li>• individual loyihalar;</li> <li>• jamoa bo'lib ishlash va himoya qilish uchun loyihalar.</li> </ul>
5.	<p><b>VIII. Kreditlarni olish uchun talablar:</b></p> <p>Fanga oid nazariy va uslubiy tushunchalarni to'la o'zlashtirish, tahlil natijalarini to'g'ri aks ettira olish, o'rganilayotgan jarayonlar haqida mustaqil mushohada yuritish va oraliq nazorat shakllarida berilgan vazifa va topshiriqlarni bajarish, yakuniy nazorat bo'yicha og'zaki ishni topshirish. Ishchi o'quv dasturida belgilangan baholash tartibi asosida ijobiy baholar doirasida baholangan talabalarga kreditlar beriladi. Talaba belgilangan talim olish natijalariga erisha olmagan taqdirda, kreditlar berilmaydi.</p>
6.	<p><b>Asosiy adabiyotlar</b></p> <ol style="list-style-type: none"> <li>1. Рупперт Э.Э., Фокс Р.С., Бернс Р.Д. Зоология беспозвоночных. В 4-х томах, перевод с англ., «Академия», Москва-2008 г.</li> <li>2. C.P.Hickman, L.S.Roberts, S.L.Keen, A.Larson, H.Ianson, D.J. Eisen-hour Zoology, 14 edition, 2008, McGraw-Hill, USA, p 922.</li> <li>3. Мавлянов О.М., Хуррамов Ш.Х., Эшова Х.С. Умуртқасизлар зоологияси. Тошкент, OFSET PRINT, 2006. 550 б.</li> <li>4. Наумов С.П. Умуртқали ҳайвонлар зоологияси (А.Абдуллаев таржимаси), Тошкент. 1995 йил. «Ўқитувчи» нашриёти. 260 б.</li> <li>5. Дадаев С., Сапаров Қ. Умуртқалилар зоологияси. Тошкент. Турон-Иқбол нашриёти, 2019 йил. 717 б.</li> </ol> <p><b>Qo'shimcha adabiyotlar</b></p> <ol style="list-style-type: none"> <li>1. Догель В.А. Зоология беспозвоночных. Изд. 7. Москва. Высшая школа. 1981. 606 с.</li> <li>2. Вестхайде В., Ригер Р. Зоология беспозвоночных. В 2-х томах, перевод с немец., КМК, Москва – 2008 г.</li> <li>3. Мўминов Б.А., Эшова Х.С., Рахимов М.Ш. Умуртқасиз ҳайвонлар зоологиясидан амалий машғулотлар. Тошкент, PATENT PRESS, 2005.190 б</li> </ol>

	<p>4. Мўминов Б.А., Эшова Х.С., Рахимов М.Ш. Зоология (1-қисм умуртқасизлар зоологиясидан амалий машғулотлар). Тошкент, Сано-стандарт, 2018.174 б.</p> <p>5. Мўминов Б.А., Эшова Х.С., Рахимов М.Ш. Зоология (1-қисм умуртқасизлар зоологиясидан амалий машғулотлар). Тошкент, Фан ва технологиялар, 2019.176 б.</p> <p>6. Дадаев С., Сапаров Қ. Зоология (хордалилар) ОЎЮ талабалари учун дарслик.”Иқтисод-Молия”, Т. 2010.</p> <p>7. Дадаев С.Д., Мавлонов О.М. Зоология. Тошкент, 2010</p> <p>8. Константинов В.М. Зоология позвоночных. М., “Академия”, 2007г.</p> <p>9. Константинов В.М. и др. Лабораторный практикум по зоологии позвоночных. М., «Академия», 2001.</p> <p>10. Лаханов Ж.А. Умуртқалилар зоологияси. ОЎЮ талабалари учун дарслик. Т. 2005.</p> <p>11. Шарова И.Х. Зоология беспозвоночных. Москва, Владос, 2002.</p> <p><b>Axborot manbaalari</b>  <a href="http://www.ziyonet.uz">http: www.ziyonet.uz.</a>  <a href="http://www.pedagog.uz">www. pedagog.uz</a>  <a href="http://www.maik.ru">www. maik.ru</a>  <a href="http://www.edu.ru">www.edu.ru</a></p>
7.	<p>Fanning o‘quv dasturi O‘zbekiston respublikasi Oliy va o‘rta maxsus ta’lim vazirligining 2021 yil 16 iyuldagi №-311 sonli buyrug‘i asosida, 60510100-Biologiya (Turlari bo‘yicha) bakalavriat ta’lim yo‘nalishining malaka talablari va o‘quv rejasi asosida ishlab chiqildi.</p> <p>Guliston davlat universiteti Kengashining 2021 yil 28.08 dagi 1 -sonli bayonnomasi bilan tasdiqlangan.</p>
8.	<p><b>Fan / modul uchun mas’ullar:</b>  <b>A.T.Karimqulov</b> - GulDU, “Biologiya” kafedrası dotsenti, biologiya fanlari nomzodi  <b>F.Gaibnazarova</b> - GulDU, “Biologiya” kafedrası dotsenti, biologiya fanlari bo‘yicha falsafa doktori</p>
9.	<p><b>Taqrizchilar:</b>  <b>M.Sh.Raximov</b> - O‘zMU, “Zoologiya” kafedrası mudiri, biologiya fanlari doktori, dotsent</p>

**O‘ZBEKISTON RESPUBLIKASI  
OLIY VA O‘RTA MAXSUS TA’LIM VAZIRLIGI**

**GULISTON DAVLAT UNIVERSITETI**

**“TASDIQLAYMAN”**

O‘quv ishlari bo‘yicha prorektor

\_\_\_\_\_  
J.H.Karshibaev

2022 yil “ \_\_\_\_ ” \_\_\_\_\_

**ZOOLOGIYA**

**FANINING SILLABUSI**

<b>Bilim sohasi:</b>	500000 – Tabiiy fanlar, matematika va statistika
<b>Ta’lim sohasi:</b>	510000 – Biologiya va turdosh fanlar
<b>Ta’lim yo’nalishi:</b>	60510100 – Biologiya (turlari bo’yicha)
<b>O’quv soatlari hajmi:</b>	360 soat
<b>Ma’ruza</b>	90 (3-semestr 46 s., 4-semestr 44 s.)
<b>Amaliy mashg’ulot</b>	90 (3-semestr 46 s., 4-semestr 44 s.)
<b>Mustaqil ta’lim</b>	180 (3-semestr 90 s., 4-semestr 90 s.)

**Guliston-2022**

Mazkur sillabus Guliston davlat universiteti Kengashining 2021 yil 28 avgustdagi 1-sonli bayonnomasi bilan tasdiqlangan “Zoologiya” fani dasturi asosida tayyorlangan.

Mazkur sillabus “Tabbiy fanlar” fakulteti Kengashining 2022 yil “\_\_\_” avgustdagi yig‘ilishida muhokama qilinib, tasdiqlash uchun tavsiya etilgan. (1-sonli bayonnoma).

Mazkur sillabus “Biologiya” kafedrasining 2022 yil “\_\_\_” avgustdagi yig‘ilishida muhokama qilinib, tasdiqlash uchun tavsiya etilgan. (1-sonli bayonnoma).

**Tuzuvchi:**

A.T.Karimqulov GulDU “Biologiya” kafedrasini dotsenti,  
biologiya fanlari nomzodi, dotsent

**Taqrizchilar:**

A.Pozilov GulDU “Biologiya” kafedrasini professori,  
biologiya fanlari doktori, professor

**“Biologiya” kafedrasini mudiri:** \_\_\_\_\_ **O.X.Yunusov**

**Tabbiy fanlar fakulteti dekani:** \_\_\_\_\_ **M.M.Ergashev**

**O‘quv-uslubiy boshqarma boshlig‘i** \_\_\_\_\_ **I.Xudoyberdiev**



## SILLABUS

<b>OTMning nomi va joylashgan manzili:</b>		Guliston davlat universiteti	Guliston shahr, 4-mavze		
<b>Kafedra:</b>		Biologiya	“Tabiiy fanlar” fakulteti tarkibida		
<b>Fan modul kodi</b> ZOOB212		<b>O‘quv yili</b> 2022-2023	<b>Semestr</b> 3-4	<b>ECTS - Kreditlar</b> 12	
<b>Fan modul turi</b> Majburiy		<b>Ta’lim tili</b> O’zbek/rus		<b>Haftadagi dars soatlari</b> 6	
<b>I</b>	<b>Fanning nomi</b>		<b>Auditoriya mashg’ulotlari (soat)</b>	<b>Mustaqil ta’lim (soat)</b>	<b>Jami yuklama (soat)</b>
	<b>Biokimyo va molekulyar biologiya</b>		180	180	360
	<b>Fanni (kursni) olib boradigan o’qituvchi to’g’risida ma’lumot:</b>		b.f.n.,dotsent Karimqulov Abdulla Tojiqulovich	<b>e-mail:</b> abdullak2006@yandex.ru	
	<b>Ta’lim sohasi va yo’nalishi:</b>		510000 – “Biologiya va turdosh fanlar” ta’lim sohasi	60510100-Biologiya	
	<b>Dars vaqti va joyi:</b>		Bosh bino 1- ma’ruzalar zali,430-437 auditoriya	Kursning davomiyligi:	06.09.2022-07.06.2023
	<b>Individual grafik asosida ishlash vaqti:</b>		dushanba, chorshanba va juma kunlari 14.00 dan 18.00 gacha		

### II. Fanning mazmuni:

<b>Fanning dolzarbligi va qisqacha mazmuni:</b>	<p><b><u>Fanni o‘qitishdan maqsad</u></b> – talabalarga hayvonlarning morfologiyasi, biologiyasi, ekologiyasi, etologiyasi, filogenezi, sistematikasi va zoogeografiyasi; hayvonot olamining xilma-xilligi; hayvonlarning ko‘payish usullari; o‘shishi va rivojlanishini turli tumanligi; ularni morfologik, anatomik, fiziologik va ekologik muammolari bo‘yicha ta’lim berishdir. Buning uchun quyidagi vazifalar bajariladi: talabalarni zoologiyaning asosiy vazifalari va qonunlari; hayvonlarning morfologiyasi, biologiyasi, ekologiyasi, etologiyasi, filogenezi, sistematikasi va zoogeografiyasi; hayvonot olamining xilma-xilligi; hayvonlarning ko‘payish usullari; o‘shishi va rivojlanishini turli tumanligi; ularni morfologik, anatomik, fiziologik va ekologik muammolar kabilar bilan zamonaviy pedagogik texnologiyalar asosida tanishtiriladi.</p> <p><b><u>Fanning vazifasi</u></b> - fanning tadqiqot uslublari; xayvonot olami xilma-xilligi; bir xo‘jayralilar va ko‘p xo‘jayralilar; ko‘p xujayralilarning kelib chiqish nazariyalari; xayvonlarni umurtqali va umurtqasizlarga bo‘linishi, morfologik, anatomik, fiziologik va ekologik aspektlari; xayvonlar klassifikatsiyasi; muxim vakillari va ularning ahamiyati; xayvonlarning ko‘payish usullari; o‘shishi va rivojlanishi fanning xalq xo‘jaligi, qishloq xo‘jaligi, tibbiyot muammolarini xal qilishda tutgan o‘rmini ochib berish.</p> <p>Ushbu fanni chuqur o‘zlashtirishda nazariy bilimlar bilan amaliy mashg‘ulotlar uyg‘unlashtirilgan holda amalga oshiriladi.</p>
<b>Talabalar uchun talablar</b>	- o‘qituvchiga va guruhdoshlarga nisbatan hurmat bilan munosabatda bo‘lish;

	<ul style="list-style-type: none"> <li>- universitet ichki tartib - intizom qoidalariga rioya qilish;</li> <li>- uyali telefonni dars davomida o'chirish;</li> <li>- berilgan uy vazifasi va mustaqil ish topshiriqlarini o'z vaqtida va sifatli bajarish;</li> <li>- ko'chirmachilik (plagiat) qat'iy man etiladi;</li> <li>- darslarga qatnashish majburiy hisoblanadi, dars qoldirilgan holatda qoldirilgan darslar qayta o'zlashtirilishi shart;</li> <li>- darslarga oldindan tayyorlanib kelish va faol ishtirok etish;</li> <li>- talaba o'qituvchidan so'ng, dars xonasiga - mashg'ulotga kiritilmaydi;</li> <li>- talaba reyting ballidan norozi bo'lsa, e'lon qilingan vaqtdan boshlab 1 kun mobaynida apellyatsiya komissiyasiga murojaat qilishi mumkin.</li> </ul>
<b>Elektron pochta orqali munosabatlar tartibi</b>	Professor-o'qituvchi va talaba o'rtasidagi aloqa elektron pochta orqali ham amalga oshirilishi mumkin, <b>telefon orqali baho masalasi muhokama qilinmaydi, baholash faqatgina universitet hududida, ajratilgan xonalarda</b> va dars davomida amalga oshiriladi. Elektron pochtani ochish vaqti soat 15.00 dan 20.00 gacha.

### **III. Fan mavzulari va ularga ajratilgan soatlar taqsimoti:**

<b>T/r</b>	<b>Ma'ruza mavzulari</b>	<b>Dars soatlari hajmi</b>
<b>1-qism (3-semestr). Umurtqasizlar zoologiyasi</b>		
1.	Zoologiya faniga kirish	2
2.	Protozoologiya	4
3.	Parazoa lar. G'ovaktanlilar (Porifera) va Plastinkasimonlar (Placozoa) tiplari	2
4.	Eumetazoa lar. Bo'shliqichlilar (Cnidaria) tipi	4
5.	Billateral simmetriyalilar. Yassi chuvalchanglar (Platyhelminthes) tipi	4
6.	Mollyuskalar (Mollusca) tipi	4
7.	Xalqali chuvalchanglar (Annelida) tipi	4
8.	Onixoforalar (Onychophora) va imillab yuruvchilar (Tardigrada) tipi	2
9.	Bo'g'imoyoqlilar (Arthropoda) tipi	2
10.	Xelitseralilar (Chelicerata) kenja tipi	2
11.	Qisqichbaqasimonlar (Crustacea) kenja tipi	2
12.	Traxeyalilar (Tracheata) kenja tipi	2
13.	Cycloneuralia katta tipi	4
14.	Gnathifera katta tipi	2
15.	Kamptozoa va Cyclophora tiplari	2
16.	Lophophorata katta tipi	2
17.	Ikkilamchi og'izlilar (Deuterostomata). Ignaterililar (Echinodermata) tipi	2
	<b>Jami</b>	<b>46</b>
<b>2-qism (4-semestr). Umurtqalilar zoologiyasi</b>		
1.	Umurtqalilar zoologiyasi. Xordalilar tipi – Chordata	2
2.	Chala xordalilar tipi	2
3.	Pardalilar yoki lichinka xordalilar kenja tipi	4
4.	Bosh suyaksizlar kenja tipi	2
5.	Bosh suyaklilar yoki umurtqalilar kenja tipi	2
6.	Jag'sizlar bo'limi (infratip). To'garak og'izlilar katta sinfi	4
7.	Jag'lilar bo'limi (infratip). Baliqlar. Tog'ayli baliqlar sinfi.	2
8.	Suyakli baliqlar katta sinfi	4

9.	To'rtoyoqlilar katta sinfi. Amfibiyalar - suv va quruqlikda yashovchilar sinfi.	4
10.	Reptiliyalar - sudralib yuruvchilar sinfi	4
11.	Reptiliyalar tuzilishi va fiziologiyasi	2
12.	Qushlar sinfi	4
13.	Qushlar ekologiyasi	2
14.	Sut emizuvchilar yoki darrandalar sinfi	4
15.	Sut emizuvchilar biologiyasi, geografik tarqalishi va ekologik guruhlari	2
	<b>Jami</b>	<b>44</b>

T/r	Amaliy mashg'ulot mavzulari	Dars soatlari hajmi
<b>1-qism (3-semestr). Umurtqasizlar zoologiyasi</b>		
1.	<i>Euglena viridis</i> ning tuzilishi va ko'payishi	2
2.	Kinetoplastida (Kinetoplastidlar) sinfi vakillari, tripanosoma, lyambliya, leyshmaniya va trixomonas ning tuzilishi	2
3.	Parametsiya (tufelka) infuzoriyasining tuzilishi va ko'payishi	2
4.	Suvarak gregarinasining tuzilishi va rivojlanishi	2
5.	Bezgak plazmodiumi ning tuzilishi va rivojlanish tsikli	2
6.	Amyoba, artsella, difflyugiya, foraminifera larning tuzilishi	2
7.	G'ovaktanlilarning tashqi va ichki tuzilishi	2
8.	Chuchuk suv gidrasi va kolonial vakil – obeliyaning tuzilishi va ko'payishi	2
9.	Aureliya meduzasining tuzilishi va rivojlanishi	2
10.	<i>Dendrocoelum lacteum</i> (oq planariya) ning tashqi va ichki tuzilishi	2
11.	Jigar qurtining tashqi va ichki tuzilishi hamda rivojlanish tsikli	2
12.	Qoramol solityori, cho'chqa solityori hamda exinokokning tuzilishi va rivojlanishi	2
13.	Baqachanoq va tok shillig'ining tuzilishi	2
14.	<i>Sepia officinalis</i> (karakatitsa) ning tashqi va ichki tuzilishi	2
15.	Nereis yoki qum chuvapchangining tuzilishi	2
16.	Yomg'ir chuvalchangining tashqi va ichki tuzilishi	2
17.	Chayon, falanga, o'rgimchak va kananing tashqi hamda ichki tuzilishi	2
18.	Dafniya va siklopning tuzilishi	2
19.	Daryo qisqichbaqasining tashqi va ichki tuzilishi	2
20.	<i>Lillobius forficatus</i> (kostyanka) ning tashqi tuzilishi	2
21.	Suvarak, chigirtka va qo'ng'izning tashqi hamda ichki tuzilishi	2
22.	Odam askaridasining tashqi va ichki tuzilishi	2
23.	Dengiz yulduzining tashqi va ichki tuzilishi	2
	<b>Jami</b>	<b>46</b>
<b>2-qism (4-semestr). Umurtqalilar zoologiyasi</b>		
1.	<i>Balanoglossus gigas</i> tuzilishining asosiy xususiyatlari	2
2.	Xordalilarning umumiy tuzilishi. Salp va appendikulyariyalar sinfi vakillarining tuzilishi	2
3.	Astsidiyaning tuzilishi, ko'payishi va rivojlanishi	2
4.	Bosh suyaksizlar kenja tipi. Tuzilishining asosiy belgilari va sistematikasi. Kelib chiqishi	2
5.	Lantsetnikning tashqi va ichki tuzilishi	2
6.	Umurtqalilar kenja tipi. Sistematik guruxlari, skelet tuzilishi, qon	2

	aylanish va ovqat hazm qilish tizimlari	
7.	Umurtqalilarning nafas olish va ayirish tizimlari	2
8.	Minoga va miksining tashqi va ichki tuzilishi	2
9.	Tikanli akulaning tashqi va ichki tuzilishi	2
10.	Karp balig'ining tashqi va ichki a'zolari	2
11.	Suyakdor baliqlar skeletining tuzilishi	2
12.	Ko'l baqasining tashqi va ichki tuzilishi	2
13.	Ko'l baqasi skeletining tuzilishi	2
14.	Ko'l baqasining ko'payishi va rivojlanishi	2
15.	Sudralib yuruvchilarning tashqi va ichki tuzilishi	2
16.	Sudralib yuruvchilar skeletining tuzilishi	2
17.	Qora ilonning jag' va zahar tishining tuzilishi	2
18.	Qushlarning uchishga moslanish belgilari, turli- tumanligi	2
19.	Kaptarning ichki va tashqi tuzilishi	2
20.	Qushlar skeletining tuzilishi	2
21.	Quyov misolida sutemizuvchilarning tashqi va ichki a'zolari tuzilishi	2
22.	Sut emizuvchilar skeletining tuzilishi	2
	<b>Jami</b>	<b>44</b>

#### **IV. Mustaqil ta'lim va mustaqil ishlar:**

Talabalar auditoriyada olgan nazariy bilimlarini mustahkamlash uchun mustaqil talim tizimiga asoslanib mustaqil ish bajaradilar. Bunda ular asosiy va qo'shimcha adabiyotlarni o'rganib hamda Internet saytlaridan foydalanib referatlar va ilmiy dokladlar tayyorlaydilar, amaliy mashg'ulot mavzusiga doir uy vazifalarini bajaradilar.

<b>№</b>	<b>Mustaqil ta'lim mavzulari</b>	<b>Soat hajmi</b>
<b>1-qism (3-semestr). Umurtqasizlar zoologiyasi</b>		
1	Amaliy mashg'ulotlarga tayyorgarlik	30
2	Taroqsimonlar (Ctenophora) tipi	10
3	Nemertea tipining umumiy tavsifi, xilma-xilligi va filogeniyasi	10
4	Orthonectida va Dicyemida tiplari	10
5	Echiura va Sipuncula tiplari	10
6	Dengiz o'rgimchaklari (Picnogonida) sinfi	10
7	Qiljag'lilar (Chaetognatha) tipi.	10
	<b>Jami</b>	<b>90</b>
<b>2-qism (4-semestr). Umurtqalilar zoologiyasi</b>		
1	Amaliy mashg'ulotlarga tayyorgarlik	30
2	Hayot paydo bo'lishi haqidagi zamonaviy tasavvurlar	20
3	Hayvonlar sistematikasining maqsadi, uslublari, qisqacha tarixi va uning o'rni	20
4	Hayvon organizmi hujayra va to'qimalarining tuzilishi va rivojlanish shartlari	20
	<b>Jami</b>	<b>90</b>

#### **V. Fan o'qitilishining natijalari (shakllanadigan kompetentsiyalar):**

Fanni o'zlashtirish natijasida talaba:

- morfologik, anatomik, fiziologik va ekologik aspektlari; xayvonlar klassifikatsiyasi; muxim vakillari va ularning ahamiyati; xayvonlarning ko'payish usullari to'g'risida *tasavvurga ega bo'lishi*;

- -hayvonlarning o'sishi va rivojlanishi fanning xalq xo'jaligi, qishloq xo'jaligi, tibbiyot muammolarini xal qilishda tutgan o'rni bo'yicha **ko'nikmalariga ega bo'lishi**;
- -hayvonlarni aniqlash, o'rganish va kuzatuvlar olib borishda kerakli asbob-uskunalaridan foydalanish; turli xayvonlarni yig'ish, kuzatish, ichki va tashqi tuzilishini o'rganish; noyob xayvonlarni muxofaza qilish, ulardan oqilona foydalana olish; xayvonot olami vakillarini turgacha aniqlash haqida **malakalarga ega bo'lishi kerak**.

#### **VI. Ta'lim texnologiyalari va metodlari:**

- ma'ruzalar;
- interfaol keys-stadilar;
- amaliy mashg'ulotlar;
- guruhlarda ishlash;
- taqdimotlarni qilish;
- individual loyihalar;
- jamoa bo'lib ishlash va himoya qilish uchun loyihalar.

#### **VII. Kreditlarni olish uchun talablar:**

Fanga oid nazariy va uslubiy tushunchalarni to'la o'zlashtirish, tahlil natijalarini to'g'ri aks ettira olish, o'rganilayotgan jarayonlar haqida mustaqil mushohada yuritish va oraliq nazorat shakllarida berilgan vazifa va topshiriqlarni bajarish, yakuniy nazorat bo'yicha og'zaki ishni topshirish.

#### **VIII. TALABALAR BILIMINI BAHOLASH TIZIMI:**

Nazorat turi	1-OB	2-OB	YaB
O'tkazilish vaqti	8- hafta	16-hafta	17-18 hafta
Nazorat shakli	Yozma*	Yozma*	Yozma, og'zaki

**Oraliq baholash:** fanning ma'ruza qismiga tegishli teng yarmi o'tib bo'lingandan so'ng so'ng OB olinadi. Bunda o'tilgan mavzularga doir 3 ta nazariy yozma savollari varianti tarqatiladi. Oldindan tuzilgan 3 ta yozma variantlarini to'la echgan talabaga har bir to'g'ri javob uchun maksimal 5 baho beriladi.

**Yakuniy baholash** o'tilgan barcha mavzular bo'yicha tuzilgan variantlar asosida o'tkaziladi. Bunda har bir talabaga semestr davomida o'tilgan mavzular bo'yicha 3 ta nazariy yozma savol va 1 tadan amaliy mashg'ulot bo'yicha og'zaki savol variantlari tarqatiladi. Talaba yozma va og'zaki javobning har biridan maksimal 5 bahodan to'plash imkoniyatiga ega. Umumiy baxo o'rtacha arifmetika asosida chiqariladi.

\*Izoh. Nazoratlardagi har bir savol va topshiriqlar quyidagi baholash mezonlari bo'yicha baholanadi.

a) **“5” (a'lo)** baho uchun talabaning bilim darajasi quyidagilarga javob berishi lozim:

- Hulosa va qaror qabul qilish;
- Ijodiy fikrlay olish;
- Mustaqil mushohada yurita olish;
- Olgan bilimlarini amalda qo'llay olish;
- Mohiyatini tushunish;
- Bilish, aytib berish;
- Tasavvurga ega bo'lish;

b) **“4” (yaxshi)** baho uchun talabaning bilim darajasi quyidagilarga javob berishi lozim:

- Mustaqil mushohada yurita olish;
- Olgan bilimlarini amalda qo'llay olish;

- Mohiyatini tushunish;
- Bilish, aytib berish;
- Tasavvurga ega bo'lish;
- v) “3” (**qoniqarli**) baho uchun talabaniing bilim darajasi quyidagilarga javob berishi lozim:
- Mohiyatini tushunish;
- Bilish, aytib berish;
- Tasavvurga ega bo'lish;
- g) talabaniing bilim darajasi “2” (**qoniqarsiz**) deb quyidagi hollarda baholanadi:
- Aniq tasavvurga ega bo'lmaslik;
- Javoblarda xatoliklarga yo'l qo'yilganlik;
- Bilmaslik.

#### **IX. Asosiy va qo'shimcha axborot manbalari:**

<b>Asosiy adabiyotlar:</b>	<ol style="list-style-type: none"> <li>1. Рупперт Э.Э., Фокс Р.С., Бернс Р.Д. Зоология беспозвоночных. В 4-х томах, перевод с англ., «Академия», Москва-2008 г.</li> <li>2. C.P.Hickman, L.S.Roberts, S.L.Keen, A.Larson, H.Ianson, D.J. Eisen-hour Zoology, 14 edition, 2008, McGraw-Hill, USA, p 922.</li> <li>3. Мавлянов О.М., Хуррамов Ш.Х., Эшова Х.С. Умurtқасизлар зоологияси. Тошкент, OFSET PRINT, 2006. 550 б.</li> <li>4. Наумов С.П. Умurtқали хайвонлар зоологияси (А.Абдуллаев таржимаси), Тошкент. 1995 йил. «Ўқитувчи» нашриёти. 260 б.</li> <li>5. Дадаев С., Сапаров Қ. Умurtқалилар зоологияси. Тошкент. Турон-Иқбол нашриёти, 2019 йил. 717 б.</li> </ol>
<b>Qo'shimcha adabiyotlar:</b>	<ol style="list-style-type: none"> <li>1. Догель В.А. Зоология беспозвоночных. Изд. 7. Москва. Высшая школа. 1981. 606 с.</li> <li>2. Вестхайде В., Ригер Р. Зоология беспозвоночных. В 2-х томах, перевод с немец., КМК, Москва – 2008 г.</li> <li>3. Мўминов Б.А., Эшова Х.С., Рахимов М.Ш. Умurtқасиз хайвонлар зоологиясидан амалий машғулотлар. Тошкент, PATENT PRESS, 2005.190 б</li> <li>4. Мўминов Б.А., Эшова Х.С., Рахимов М.Ш. Зоология (1-қисм умurtқасизлар зоологиясидан амалий машғулотлар). Тошкент, Сано-стандарт, 2018.174 б.</li> <li>5. Мўминов Б.А., Эшова Х.С., Рахимов М.Ш. Зоология (1-қисм умurtқасизлар зоологиясидан амалий машғулотлар). Тошкент, Фан ва технологиялар, 2019.176 б.</li> <li>6. Дадаев С., Сапаров Қ. Зоология (хордалилар) ОЎЮ талабалари учун дарслик.”Иқтисод-Молия”, Т. 2010.</li> <li>7. Дадаев С.Д., Мавлонов О.М. Зоология. Тошкент, 2010</li> <li>8. Константинов В.М. Зоология позвоночных. М., “Академия”, 2007г.</li> <li>9. Константинов В.М. и др. Лабораторный практикум по зоологии позвоночных. М., «Академия», 2001.</li> <li>10. Лаханов Ж.А. Умurtқалилар зоологияси. ОЎЮ</li> </ol>

	талабалари учун дарслик. Т. 2005. 11. Шарова И.Х. Зоология беспозвоночных. Москва, Владос, 2002.
<b>Axborot manbaalari</b>	1. <a href="http://www.ziyounet.uz">http: www.ziyounet.uz</a> . 2. <a href="http://www.pedagog.uz">www. pedagog.uz</a> 3. <a href="http://www.maik.ru">www. maik.ru</a> 4. <a href="http://www.edu.ru">www.edu.ru</a>

## ТЕСТЫ

**Какое питание характерно для животных организмов?**

гетеротрофное  
миксотрофное  
автотрофное  
хемотрофное

**Как называется историческое развитие животных организмов?**

филогенез  
эмбриогенез  
онтогенез  
партеогенез

**Какие органоиды движения характерны для Саркодовых?**

псевдоподии  
жгутики  
реснички  
параподии

**Какая органелла не встречается у голый амёбы?**

хромотофор  
митохондрия  
сократительная вакуоля  
ядро

**Какой образ жизни у Споровиков?**

паразиты  
свободноживущие  
симбионты  
хищники

**В каких кровяных клетках паразитирует малярийный плазмодий?**

эритроциты  
лейкоциты  
тромбоциты  
гемоциты

**Какой тип простейших находится на верхней ступени эволюции?**

инфузории  
саркодовые

жгутиковые

книдоспоридии

**В чём главное отличие животных организмов от растений?**

в способе питания  
в способности передвигаться  
в способе размножения  
во внешнем виде

**Кто является основателем теории «гастрей» происхождения многоклеточных животных?**

Геккель  
Мечников  
Захваткин  
Хаджи

**В чем суть теории «фагоцителла» о происхождении многоклеточных?**

иммиграция клеток шаровидной колонии одноклеточных в полость колонии  
инвагинация стенки шаровидной колонии одноклеточных организмов  
целлюляризация многоядерных одноклеточных

в результате питания одних одноклеточных другими одноклеточными

**В чём суть теории «гастрей» о происхождении многоклеточных?**

инвагинация стенки шаровидной колонии одноклеточных организмов  
иммиграция клеток шаровидной колонии одноклеточных в полость колонии  
целлюляризация многоядерных одноклеточных

в результате питания одних одноклеточных другими одноклеточными

**В чём суть «синцитиальной» теории**

**происхождения многоклеточных?**

целлюляризация                      многоядерных  
одноклеточных

иммиграция клеток шаровидной  
колонии одноклеточных в полость  
колонии

инвагинация стенки шаровидной  
колонии одноклеточных организмов  
в результате питания одноклеточных  
другими одноклеточными

**Кто из жгутиковых вызывает у  
людей «сонную болезнь» ?**

трипаносома

лейшмания

лямблия

трихомонос

**Где расположены трихоцисты у  
инфузорий?**

эктоплазма

эндоплазма

вакуоль

ядро

**Что происходит в процессе  
конъюгации у инфузории?**

обновление генофонда

размножение

образование цисты

усиление движения

**Какие клетки не встречаются в  
мезоглее губок?**

хоаноциты

колленциты

амёбациты

архециты

**Как называется средний слой  
находящийся между эктодермой и  
энтодермой у кишечнополостных?**

мезоглея

миксоцель

целом

первичная полость

**Какую функцию выполняют  
ропалии у сцифомедуз?**

контроль равновесия

питание

дыхание

защита от врагов

**Что такое регенерация?**

восстановление

приобретение

движение

возбуждение

**Для каких беспозвоночных  
животных характерно строение тела  
по типу аскон, сикон, лейкон?**

губки

кишечнополостные

гребневики

пластинчатые

**Какой тип симметрии тела  
характерен для сцифомедуз?**

радиальный

билатеральный

ассиметричный

зеркальный

**Что покрывает тело турбеллярий?**

реснички

слизь

спикулы

кутикула

**Какая форма кишечника у  
трематод?**

разветвленная

изогнутая

бесформенная

трубковидная

**Укажите представителя ленточных  
червей.**

*Diphyllobothrium latum*

*Fasciola hepatica*

*Dactylogyrus vastator*

*Dendrocoelum lacteum*

**Кто является хозяином  
половозрелого эхинококка?**

собака

циклоп

корова

человек

**Из каких мышечных тканей состоит  
мускулатура Nematoda?**

гладких

поперечно-полосатых

кольцевых

диагональных

**Что относится к выделительной  
системе нематод?**

фагоцитарные клетки

протонефридии

метанефридии

максиллярные железы

**Какая полость тела у круглых  
червей?**

первичная

вторичная



миксоцель  
паренхиматозная  
**Укажите возбудителя болезни «элифантиазис».**  
нитчатка Банкрофта  
трихинелла  
аскарида  
медицинский струнец  
**Какая полость тела у кольчатых червей?**  
вторичная  
первичная  
смешанная  
гастральная  
**Какие выделительные органы у дождевого червя?**  
метанефридии  
максиллярные железы  
протонефридии  
мальпигиевы сосуды  
**Для каких червей при развитии характерна стадия финны?**  
ленточных  
сосальщиков  
круглых червей  
пиявок  
**У каких животных имеется кожно-мускульный мешок?**  
черви  
губки  
членистоногие  
моллюски  
**Кто является основным «хозяином» бычьего солитёра?**  
человек  
корова  
лошадь  
овца  
**Укажите животных обладающих метамерной половой системой.**  
ленточные черви  
моллюски  
членистоногие  
трематоды  
**На какой стадии развития печеночный сосальщик попадает в организм основного хозяина?**  
адолескарий  
мирацидий  
редия  
спороциста  
**Какая полость тела характерна для**

**трематод?**  
паренхиматозная  
гастральная  
вторичная  
первичная  
**Какая система органов редуцирована у бычьего солитера?**  
пищеварительная  
нервная  
выделительная  
половая  
**Какая система органов отсутствует у плоских червей?**  
кровеносная  
выделительная  
нервная  
половая  
**Через кого человек заражается риштой?**  
циклоп  
комар  
дафния  
моллюск  
**Какая полость тела называется целомом?**  
вторичная  
первичная  
гастральная  
парагастральная  
**Какую функцию выполняют метанефридии у дождевого червя?**  
выделения  
осязания  
питания  
размножения  
**Какие органы дыхания у нереиса?**  
жабры  
легкие  
трахеи  
отсутствуют  
**Для какой части пищеварительной системы дождевого червя характерен тифлозоль?**  
средняя кишка  
мускульный желудок  
пищевод  
задняя кишка  
**Какое практическое значение имеют дождевые черви?**  
обогащают гумусом почву  
вредят растениям  
уничтожают вредных насекомых

практического значения нет

**Какое вещество содержащееся в слюне пиявок препятствует свертыванию крови ?**

гирудин

хитин

кутикула

меланин

**Какой тип нервной системы у полихет?**

брюшная нервная цепочка

разбросанно-узловой

ортогон

сетчатый

**Какое морфологическое строение средней кишки у пиявок?**

с боковыми выростами

трубковидное

мешковидное

не развита

**Какие выделительные органы у ракообразных?**

коксальные железы

метанефридии

фагоцитарные клетки

протонефридии

**Из скольких сегментов состоит грудной отдел насекомых?**

3

4

7

5

**Какая сегментация тела у членистоногих?**

гетерономная

гомономная

не сегментированная

ложная сегментация

**Из каких частей состоит тело насекомых?**

голова, грудь, брюшко

голова, брюшко

голова, грудь

головогрудь, брюшко

**Максилла какая часть ротового аппарата насекомых?**

нижняя челюсть

верхняя челюсть

верхняя губа

нижняя губа

**Где расположена ядовитая железа каракурта?**

в хелицерах

в тельсоне

в педипальпах

в акроне

**Кто из паукообразных являются эктопаразитами позвоночных?**

клещи

пауки

скорпионы

сольпуги

**При помощи, каких органов дышат скорпионы?**

легкие

жабры

трахеи

кожа

**К какой системе органов чувств относятся омматидии?**

зрение

слух

обоняние

осязание

**Какие органы дыхания у многоножек?**

трахеи

легкие

жабры

кожа

**Какие органы выделения у сколопендры?**

мальпигиевые сосуды

метанефридии

протонефридии

коксальные железы

**Какое количество видов в классе Насекомые?**

1,5 миллионов

100 тысяч

5 миллионов

5 тысяч

**Какие органы выделения у каракатицы?**

почки

коксальные железы

мальпигиевы сосуды

протонефридии

**Какие беспозвоночные животные, обладают мантией?**

моллюски

кишечнополостные

кольчатые черви

гребневики

**Какая группа организмов считается предками насекомых?**

кольчатые черви

плоские черви

немертины

круглые черви

**На каких сегментах тела насекомых расположены крылья?**

2-3 грудные сегменты

1-3 грудные сегменты

1-2 грудные сегменты

1-2 брюшные сегменты

**К какому типу беспозвоночных животных относятся насекомые?**

Arthropoda

Anellida

Echinodermata

Nemathelminthes

**Какой тип нервной системы у моллюсков?**

разбросанно-узловой

брюшная нервная цепочка

ортогон

диффузный

**Какие органы движения у иглокожих?**

амбулакральные ножки

педипальпы

параподии

жгутики

**Какова функция аристотелева фонаря у морских ежей?**

жевательная

осветительная

равновесия

осязательная

**Какую функцию выполняют в организме насекомых нефроциты?**

выделения

питания

защитную

размножения

**Укажите представителя членистоногих дышащего трахеями?**

таракан

рак

паук

скорпион

**Какая полость тела у насекомых?**

миксоцель

только целом

только первичная

гастральная

**Какие рецепторы обеспечивают обоняние насекомых?**

хеморецепторы

механорецепторы

терморецепторы

фоторецепторы

**В какую систему органов у членистоногих входят**

**протоцеребрум, дейтоцеребрум и тритоцеребрум?**

нервная

дыхательная

кровеносная

выделительная

**Какова функция коксальных желёз речного рака?**

выделения

осязания

защитная

размножения

**Какие органы дыхания у клеща?**

трахеи

легкие

жабры

кожа

**У каких членистоногих имеются хелицеры?**

паукообразных

насекомых

многоножек

ракообразных

**Где расположена ядовитая железа скорпиона?**

тельсон

акрон

педипальпа

хелицера

**Где расположены паутинные бородавки у паука-крестовика?**

брюшко

педипальпы

хелицеры

грудь

**Мандибула, какая часть ротового аппарата насекомых?**

верхняя челюсть

верхняя губа

нижняя челюсть

нижняя губа

## ВОПРОСЫ ИТОГОВОГО КОНТРОЛЯ

1. Объект, предмет и развитие зоологии.
2. Тип Euglenozoa (жгутиконосцы). Классификация, строение, размножение, развитие и филогения.
3. Тип Chlorophyta (зеленые водоросли), класс Chlorophyceae, отряд Volvocida. Строение, размножение, развитие и филогения.
4. Тип Choanoflagellata (воротничковые жгутиконосцы).
5. Типы Retortamonada и Axostylata (гетеротрофные жгутиконосцы). Строение и разнообразие.
6. Тип Alveolata (альвеолата), подтип Dinoflagellata. Классификация, строение, размножение и развитие.
7. Тип Alveolata (альвеолата), подтип Ciliophora (инфузории). Классификация, строение, размножение и развитие.
8. Тип Alveolata (альвеолата), подтип Apicomplexa (споровики). Классификация, строение, размножение и развитие.
9. Типы Caryoblasta, Heterolobosa и Amoebozoa. Строение и разнообразие.
10. Тип Foraminifera (фораминиферы). Строение и разнообразие.
11. Тип Actinopoda (актиноподы). Строение и разнообразие.
12. Филогения одноклеточных животных.
13. Возникновение и эволюция многоклеточных животных.
14. Тип Porifera (губки). Классификация, строение, размножение, развитие и филогения.
15. Тип Placozoa (пластинчатые). Классификация, строение, размножение, развитие и филогения.
16. Тип Cnidaria (стрекающие). Классификация, строение, размножение, развитие и филогения.
17. Тип Stenophora (гребневики). Классификация, строение, размножение, развитие и филогения.
18. Билатерально симметричные животные.
19. Тип Platyhelminthes (плоские черви). Классификация, строение, размножение, развитие и филогения.
20. Neodermata, класс Trematoda. Строение, размножение и развитие.
21. Neodermata, класс Monogenea. Строение, размножение и развитие.
22. Neodermata, класс Cestoda. Строение, размножение и развитие.
23. Происхождение и развитие Neodermata.
24. Mesozoa, типы Orthonectida и Dicyemida (эндопаразиты). Общая характеристика и филогения.
25. Тип Nemertea (хоботковые хищники). Общая характеристика и филогения.
26. Тип Mollusca (моллюски). Классификация, строение, размножение, развитие и филогения.
27. Тип Mollusca (моллюски), класс Aplousobranchia. Строение, размножение, развитие и разнообразие.
28. Тип Mollusca (моллюски), класс Polyplacophora. Строение, размножение, развитие и разнообразие.
29. Тип Mollusca (моллюски), класс Monoplacophora. Строение, размножение и развитие.
30. Тип Mollusca (моллюски), класс Gastropoda. Строение, размножение, развитие и филогения.
31. Тип Mollusca (моллюски), класс Cephalopoda. Строение, размножение, развитие и филогения.
32. Тип Mollusca (моллюски), класс Bivalvia. Строение, размножение, развитие и филогения.
33. Тип Mollusca (моллюски), класс Scaphopoda. Строение, размножение, развитие и филогения.

34. Тип Annelida (кольчатые черви). Классификация, строение, размножение, развитие и филогения.
35. Тип Annelida (кольчатые черви), класс Polychaeta. Строение, размножение, развитие, разнообразие и филогения.
36. Тип Annelida (кольчатые черви), Clitellata (поясковые черви), класс Oligochaeta. Строение, размножение, развитие, разнообразие и филогения.
37. Тип Annelida (кольчатые черви), Clitellata (поясковые черви), класс Hirudinomorpha. Строение, размножение, развитие, разнообразие и филогения.
38. Тип Echiura (круглые черви с хоботком). Строение, размножение, развитие, разнообразие и филогения.
39. Тип Sipuncula (щупальцевые черви). Строение, размножение, развитие, разнообразие и филогения.
40. Тип Onychophora (наземные червеобразные). Строение, размножение, развитие, разнообразие и филогения.
41. Тип Tardigrada (тихоходки). Строение, размножение, развитие, разнообразие и филогения.
42. Тип Arthropoda (членистоногие). Классификация, строение, размножение, развитие и филогения.
43. Подтип Trilobitomorpha. Строение, размножение, развитие, разнообразие и филогения.
44. Подтип Chelicerata (хелицеровые), класс Xiphosura (мечехвосты). Строение, размножение и развитие.
45. Подтип Chelicerata (хелицеровые), класс Arachnida (паукообразные), строение, размножение, развитие, разнообразие и филогения.
46. Подтип Chelicerata (хелицеровые), класс Pycnogonida (многоколенчатые или морские пауки). Внешнее и внутреннее строение. Филогения подтипа Chelicerata.
47. Подтип Crustacea (ракообразные), класс Remipedia. Строение и размножение.
48. Подтип Crustacea (ракообразные), класс Cephalocarida. Строение и размножение.
49. Подтип Crustacea (ракообразные), класс Anostraca. Строение и размножение.
50. Подтип Crustacea (ракообразные), класс Phyllopoda. Строение, размножение, развитие, разнообразие и филогения.
51. Подтип Crustacea (ракообразные), класс Malacostraca. Строение, размножение, развитие, разнообразие и филогения.
52. Подтип Crustacea (ракообразные), класс Copepoda. Строение, размножение, развитие, разнообразие.
53. Подтип Crustacea (ракообразные), классы Mystacocarida, Tantulocarida, Ascothoracida. Внешнее и внутреннее строение.
54. Подтип Crustacea (ракообразные), класс Cirripedia (уконогие раки). Строение, размножение, развитие, разнообразие.
55. Подтип Crustacea (ракообразные), класс Ostracoda (ракушковые раки). Строение, размножение, развитие, разнообразие.
56. Подтип Crustacea (ракообразные), класс Branchiura (карповые вши). Внешнее и внутреннее строение.
57. Подтип Crustacea (ракообразные), класс Pentastomida (пятиустки, или язычковые). Внешнее и внутреннее строение.
58. Подтип Tracheata (трахейнодышащие), надкласс Myriapoda (многоножки). Классификация, строение, размножение, развитие и филогения.
59. Подтип Tracheata (трахейнодышащие), надкласс Hexapoda (насекомые). Классификация, строение, размножение, развитие.
60. Надтип Cycloneuralia (циклонеуральные). Общая характеристика, классификация и филогения.
61. Тип Gastrotricha (брюхоресничные). Общая характеристика и разнообразие.
62. Тип Nematoda (круглые черви). Строение, размножение и развитие.

63. Тип Nematomorpha (волосатики). Строение и разнообразие.
64. Типы Priapulida (приапулиды), Loricifera (лорициферы), Kinorhyncha (киноринхи). Строение и разнообразие.
65. Надтип Gnathifera (гнатифера). Общая характеристика, классификация и филогения.
66. Типы Kamptozoa (камптозоа) и Cycliophora (циклиофора). Классификация, строение, размножение, развитие и филогения.
67. Надтип Lophophorata (лофофоровые). Классификация, строение, размножение, развитие и филогения.
68. Тип Chaetognatha (щетинкочелюстные). Строение, размножение, развитие, разнообразие и филогения.
69. Тип Echinodermata (иглокожие). Строение, размножение, развитие, разнообразие и филогения.

# **УЧЕБНО-МЕТОДИЧЕСКИЙ КОМПЛЕКС ПО ЗООЛОГИИ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ**

**А.Т.Каримкулов**

**Гулистан – 2022**

**Рецензент: А.Пазилов** – профессор кафедры Биологии ГулГУ, доктор биологических наук.

707000, г. Гулистан, 4-микрорайон,  
Гулистанский государственный университет

Тел.: + 998672254042

Факс: +998672250275

[www.guldu.uz](http://www.guldu.uz)